



MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E TECNOLOGIA – MCT
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM
Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais

**A INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS SOBRE O
CRESCIMENTO FOLIAR E UM INDICADOR DE ESTRESSE
FISIOLÓGICO EM QUATRO ESPÉCIES HERBÁCEAS DE SUB-
BOSQUE NA AMAZÔNIA CENTRAL**

SIMONE BENEDET FONTOURA

Manaus, Amazonas.

Setembro de 2007.

SIMONE BENEDET FONTOURA

**A INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS SOBRE O
CRESCIMENTO FOLIAR E UM INDICADOR DE ESTRESSE
FISIOLÓGICO EM QUATRO ESPÉCIES HERBÁCEAS DE SUB-
BOSQUE NA AMAZÔNIA CENTRAL**

ORIENTAÇÃO: Dra. FLÁVIA R.C. COSTA

Co-Orientação: Dra. Gislene Ganade

Dissertação apresentada ao Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais – PIPG-BTRN, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus, Amazonas.

Setembro de 2007.

FICHA CATALOGRÁFICA

Fontoura, Simone Benedet

A influência de variáveis ambientais sobre o crescimento foliar e um indicador de estresse fisiológico em quatro espécies herbáceas de sub-bosque na Amazônia Central./Simone Benedet Fontoura – Manaus: INPA/UFAM 2007.

Dissertação de Mestrado – Área de concentração: Ecologia

1. Herbáceas de sub-bosque 2. Distribuição espacial 3. Crescimento

Sinopse:

Foram analisados o crescimento e a razão F_v/F_m de quatro espécies herbáceas de sub-bosque em relação à gradientes ambientais de proporção de argila do solo, inclinação e abertura do dossel na Reserva Ducke, Manaus.

Palavras-chave:

Gradiente ambiental, Proporção de argila do solo, Inclinação, Luminosidade.

DEDICATÓRIA

À Maíra, minha filha, que com seus olhos estrelados e o sorriso florido me faz compreender o sentido verdadeiro da vida: o amor, a alegria, a brincadeira e a descoberta.

Ao Simão, meu companheiro, amigo, colega, conselheiro... que com seu amor e seu imenso poço de serenidade tornam o mundo muito mais simples e a vida mais linda.

À minha mãe (Juracy), meu pai (Adroaldo) e meu irmão (Geovanne), que mesmo distantes sempre estiveram muito presentes e me fazendo feliz com as maiores virtudes familiares: a amizade e o amor incondicional.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pela bolsa de estudo concedida durante toda realização do curso de Mestrado.

À Coordenação de Pesquisas em Ecologia do INPA, pela infra-estrutura e apoio logístico.

À minha orientadora, Flávia Costa, por ter concedido parte dos dados para a pesquisa. Pela amizade e grande tranquilidade que transmitiu durante todo o tempo. E é claro, pelas incontáveis vezes que me recebeu até em sua casa e jamais pestanejou em prontificar-se a orientar.

À minha co-orientadora, Gislene Ganade, que tem o dom de traduzir a ciência com simplicidade.

À Marta Riveira Carreras, que coletou os dados de crescimento no intervalo de 2003/2004.

Ao Dr. Ricardo Marengo, pelo empréstimo dos clips para medir estresse fisiológico.

Ao Dr. José Francisco Gonçalves, pelo empréstimo da esteira para medição de área foliar.

À Dra. Izolde Ferraz pelo empréstimo do aparelho de medição de área foliar.

Ao Lúcio, pela paciência em ensinar o funcionamento da esteira de medição de área foliar.

À Gabriela Zuquim pelo empréstimo da lente hemisférica, máquina fotográfica e do tripé para as fotografias de dossel.

À Tânia Pimentel, do Laboratório de Solo e Planta, pelo apoio nas análises de solo e pelo trado.

Ao pessoal da Reserva Florestal Adolpho Ducke pelo apoio no alojamento durante os campos.

Aos Senhores Lorival, João e Palheta, motoristas do INPA, pelas alegres conversas nas idas e vindas.

Ao 'Flecha', mateiro "bom que só", pela paciência em esperar uma grávida andar no mato, pela compreensão nos estados emocionais alterados pelo barrigão e pelos vinhos de patauá.

Aos colegas Viviane (turma) e Heitor (Badpi) pelo empréstimo das botas e do mosquiteiro.

Às colegas Helena e Fernanda pela ajuda no campo e as conversas filosóficas pelas ladeiras da Ducke.
À Beverly Franklin, secretária da Ecologia, pela sua disposição em buscar soluções, seu jeito extrovertido, dissolvendo nossa testa enrugada de estresse que os trâmites burocráticos nos causam.

À Elisa Wandelli, que me deu pouso, alimento, conselhos, carinho..., e cuja amizade, amor e sensibilidade são inerentes aos seres humanos nobres. O agradecimento é pouco por tudo que me fez. E é óbvio, ao Braga, Iúna, Tainá, Iago e Dona Graciete que na atmosfera amorosa de sua casa tornaram-se amigos muito queridos. A saudade será uma constante daqui pra frente. À Mirim e o Galo, pelas risadas e por despertar na Maíra o amor à natureza e aos animais.

À Manô e ao Bogão, que com sua amizade e companheirismo fizeram os momentos chatos e difíceis ficarem divertidos, e pelos inúmeros “quebra-galhos” concedidos.

À Rosa, pela visão de mundo, companhia, apoio intelectual e os conselhos a colocar os pés no chão quando o pensamento quer voar .

Ao Simão, meu grande amor que além das aulas sobre solos, é um companheiro maravilhoso e compreensivo até nos períodos de ausência e tensão. Minha admiração e meu amor só crescem a cada dia.

À Maíra, minha florzinha, que me deu muita inspiração com seus olhos risonhos e cheios de brilho. Ela me mostrou que ser mãe não é empecilho para nada, e sim um renascer: a maternidade foi o melhor ‘título’ que ganhei

Aos meus pais, irmão, tias, tios, primos, avó, amigos, que sempre depositaram muita confiança e ânimo nas minhas andanças acadêmicas, me apoiando sempre em todos os caminhos que decidi percorrer. A todos sou muito grata e feliz por tê-los “perto”.

À Carla, Carlucy, Jovani, Angélica, Jeová, Alberico, Dona Zuila e Seu Alberico, pelo alegre convívio da grande família amazonense. Pelo apoio incondicional, pelo carinho e por me sentir incorporada na família do Simão desde o primeiro instante.

À Floresta Amazônica, por existir e por nos fazer sentir na pele a evolução biológica e a complexa rede ecológica à qual estamos interligados. Sua magnitude e beleza só é compreendida quando se pisa em seu solo.

“COMUNHÃO

Os verdadeiros poetas não lêem os outros poetas.

Os verdadeiros poetas lêem os pequenos anúncios dos jornais.”

Mario Quintana

RESUMO

Embora os padrões de distribuição de plantas herbáceas tenham sido amplamente estudados recentemente, há pouco conhecimento sobre suas causas. Para entender como os padrões de distribuição podem estar associados ao desempenho das plantas, crescimento, dinâmica foliar e estresse fisiológico de 4 espécies foram monitorados durante 2 anos. O estudo foi realizado em uma área de 4 km² de uma Floresta tropical de terra-firme na Reserva Ducke, Manaus, Brasil. Indivíduos de cada espécie (*Monotagma spicatum*-29, *Calathea altissima*-36, *Triplophyllum dicksonioides*-43 e *Spathanthus unilateralis*-28) foram selecionados ao longo de toda a amplitude de suas distribuições, os quais todas as folhas foram marcadas com etiquetas metálicas e anéis plásticos coloridos. As plantas foram visitadas ao final da estação de crescimento de cada ano para contagem e medida de folhas novas e mortas. O indicador de estresse fisiológico (razão F_v/F_m) foi medido através de um fluorímetro. As medidas de textura do solo, inclinação e disponibilidade de luz foram obtidas para cada planta. As relações entre crescimento relativo, dinâmica foliar e estresse fisiológico com os fatores ambientais foram analisados através de regressões múltiplas. A maior parte das plantas teve um balanço negativo ou nulo entre ganho e perda foliar, e o crescimento relativo foi negativo ou nulo em pelo menos um dos anos. Em geral, o crescimento não foi melhor em condições ambientais onde as espécies são mais abundantes e o estresse fisiológico não foi alto onde elas não são abundantes. Para algumas espécies, dinâmica foliar esteve associada com inclinação do terreno. Crescimento ou dinâmica foliar aumentaram com a disponibilidade de luz para duas espécies com distribuição restrita ao longo do gradiente de solo, mas não para duas espécies generalistas em solo, que parecem necessitar de uma quantidade maior de luz que a encontrada na amostragem. Os resultados indicam que herbáceas de sub-bosque têm crescimento lento, e sugerem que os padrões de distribuição não são determinados pelo desempenho da planta em resposta a gradientes ambientais após a fase de estabelecimento inicial.

PALAVRAS-CHAVE

Crescimento, estresse fisiológico, distribuição espacial, herbáceas de sub-bosque, luz.

ABSTRACT

Although the patterns of herb distribution have been widely studied in recent years, little is known about their causes. In order to understand how distribution patterns may be linked to plant performance, growth, leaf dynamics and physiological stress of 4 species were monitored during 2 years. The study was conducted in an area of 4 km² of terra-firme tropical Forest at Reserva Ducke, Manaus, Brazil. Individuals of each species (*Monotagma spicatum*-29, *Calathea altissima*-36, *Triplophyllum dicksonioides*-43 and *Spathanthus unilateralis*-28) were selected over the entire amplitude of their distributions, and all leaves were tagged with plastic rings. Plants were visited at the end of the growing season of each year to count and measure new leaves, and note dead leaves. Physiological stress indicator (ratio F_v/F_m) was measured with a fluorimeter. Measures of soil texture, slope and light availability were obtained for each plant. The relationships between relative growth, leaf dynamics and physiological stress with the environmental factors were analyzed with multiple regressions. Most plants had null or negative balance between leaf gain and loss, and relative growth was negative or null in a least one of the years. Generally, growth was not better in the environmental conditions where the species are more abundant and physiological stress was not higher where they are not abundant. For some species, leaf dynamics was associated with terrain slope. Growth or leaf dynamics increased with light availability for the two species with more restricted distribution along the soil gradient, but not for the two soil generalist species, which seem to need a greater amount of light than included in the sample. Results indicate that understory herbs have slow growth, and suggest that distribution patterns are not determined by plant performance in response to environmental gradients after plants pass the initial establishment phase.

KEY-WORDS

Growth, physiological stress, distribution patterns, understory herbs and light.

SUMÁRIO

1. Introdução	01
2. Objetivos	04
3. Material e Métodos	04
4. Resultados	12
5. Discussão	23
6. Conclusão	26

Referências Bibliográficas

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa da Reserva Ducke e área de estudo

Figura 2: Espécies selecionadas para estudo

Figura 3: Forma de marcação das plantas e medição de estresse fisiológico

Figura 4: Freqüências de Crescimento relativo em área foliar de *Monotagma spicatum*

Figura 5: Gráficos de crescimento relativo, balanço, ganho e perda foliar de *M. spicatum*

Figura 6: Freqüências de Balanço Foliar Relativo de *M. spicatum*

Figura 7: Gráficos de regressões múltiplas de *M. spicatum*

Figura 8: Freqüências de Crescimento relativo em área foliar de *Calathea altissima*

Figura 9: Gráficos de crescimento relativo, balanço, ganho e perda foliar de *C. altissima*

Figura 10: Freqüências de Balanço Foliar Relativo de *C. altissima*

Figura 11: Freqüências de Crescimento relativo em área foliar de *Triplophyllum dicksonioides*

Figura 12: Gráficos de crescimento relativo, balanço, ganho e perda foliar de *T. dicksonioides*

Figura 13: Freqüências de Balanço Foliar Relativo de *T. dicksonioides*

Figura 14: Gráficos de regressões múltiplas de *T. dicksonioides*

Figura 15: Freqüências de Crescimento relativo em área foliar de *Spathanthus unilateralis*

Figura 16: Gráficos de crescimento relativo, balanço, ganho e perda foliar de *S. unilateralis*

Figura 17: Freqüências de Balanço Foliar Relativo de *S. unilateralis*

Figura 18: Gráficos de regressões múltiplas de *S. unilateralis*

1 INTRODUÇÃO

Existe grande debate na literatura sobre a importância relativa dos fatores determinísticos e históricos influenciando a distribuição de espécies e a organização de comunidades. Um grupo de autores sugere que a limitação de dispersão seja o fator mais importante, sendo seu efeito observado através de padrões de distribuição espacialmente autocorrelacionados (Tuomisto *et al.*, 1995; Condit *et al.*, 2002; Duivenvoorden *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2003a; 2003b), enquanto outro grupo sugere que fatores determinísticos como solo e/ou topografia sejam mais importantes (Kahn, 1987; Poulsen & Baslev, 1991; Tuomisto & Ruokolainen, 1994; Tuomisto *et al.*, 1995; Lovett, 1996; Poulsen, 1996; Tuomisto & Poulsen, 1996; Ehrenfeld *et al.*, 1997; Clark *et al.*, 1998; Tuomisto & Poulsen, 2000; Vormisto *et al.*, 2000; Cardoso & Schiavini, 2002; Duque *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2003a; Vormisto *et al.*, 2004; Costa *et al.*, 2005; Tuomisto & Ruokolainen, 2005).

A distribuição espacial de espécies herbáceas em florestas tropicais tem sido discutida pelos ecólogos recentemente. Vários autores mostraram que a distribuição das espécies herbáceas está associada com topografia (Poulsen & Baslev, 1991; Tuomisto *et al.*, 1995; Poulsen, 1996; Tuomisto & Poulsen, 2000; Vormisto *et al.*, 2000; Tuomisto *et al.*, 2003a; Costa *et al.*, 2005) ou gradientes edáficos (Tuomisto & Ruokolainen, 1994; Tuomisto & Poulsen, 1996; Tuomisto *et al.*, 2002; Tuomisto & Ruokolainen, 2005). Poucos estudos examinaram o efeito de gradientes de luminosidade sobre a distribuição espacial (Jones *et al.*, 2006; Zuquim, 2006), mas várias pesquisas mostraram que o crescimento das espécies de sub-bosque responde a gradientes de luz (Bentley, 1979; Smith, 1987; Montgomery & Chazdon, 2002; Elemans, 2004). Embora os padrões de distribuição ao longo destes gradientes ambientais já tenham sido bem documentados, faltam informações mais detalhadas a respeito das causas dos padrões de distribuição espacial observados.

O ambiente de sub-bosque é caracterizado pelo baixo nível de luz difusa (Turnbull & Yates, 1993), sendo que menos de 2% da radiação solar que incide sobre a floresta chega a ele (Chazdon & Fetcher, 1984; Oberbauer *et al.*, 1988; Canham, 1990). Além disso, durante a passagem de luz pelo dossel, a qualidade e a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) são alteradas até chegar ao sub-bosque (Turnbull & Yates, 1993). Este ambiente apresenta uma variação de luz devido aos *sunflecks*, pequenos raios de sol que adentram pelas aberturas do dossel (Chazdon & Pearcy, 1991). Estes *sunflecks* podem contribuir de 10 até 85% da densidade de fluxo de fótons do sub-bosque (Pearcy, 1987; Chazdon, 1986; 1988), e

sua duração e intensidade podem ser definitivos no ganho de carbono para as plantas que vivem neste ambiente (Pearcy, 1987; Chazdon & Pearcy, 1991). Além disso, a arquitetura do dossel também contribui na quantidade de luz que chega ao sub-bosque (Kabakoff & Chazdon, 1996), portanto, esta heterogeneidade luminosa pode afetar as plantas de diferentes maneiras (Chazdon & Fetcher, 1984; Chazdon, 1986).

Alguns autores mencionam a luminosidade como o fator mais importante a influenciar e/ou limitar o crescimento e sobrevivência das plantas (Denslow, 1987; Chazdon, 1988; Denslow *et al.*, 1990), principalmente em ambientes sombreados (Fredeen & Field, 1996). Alguns trabalhos dedicados à compreensão da dinâmica de plantas de sub-bosque mostraram que aumentos na quantidade de luz foram a causa de aumento da abundância (Smith, 1987; Costa & Magnusson, 2002), crescimento, reprodução, longevidade foliar e alocação de biomassa (Bentley, 1979; Chazdon, 1986; Smith, 1987; Elemans, 2004) de espécies herbáceas. O aumento da incidência luminosa pode também aumentar a taxa fotossintética e, conseqüentemente, aumento no ganho de carbono (Chazdon, 1986, Mulkey, 1986), além de alterar o padrão de alocação de biomassa em plantas de diferentes requerimentos luminosos (Elemans, 2004). Em ambientes de clareiras já foram constatadas maior produção e troca de folhas em herbáceas de sub-bosque (Bentley, 1979; Mulkey *et al.*, 1991) e maior biomassa de folhas em plântulas de espécies arbóreas (Montgomery & Chazdon, 2002). Quando expostas às condições de clareiras, plantas de sub-bosque podem apresentar um rápido crescimento (Mulkey, 1986) e colonização devido a indivíduos pouco desenvolvidos que já estavam no local e que crescem sob a nova condição de luz (Smith, 1987).

No entanto, os requerimentos de luz de cada espécie variam, de acordo com sua história de vida (Crawley, 1986), o que pode provocar diferentes efeitos da luz sobre as plantas. Quando a intensidade e a duração da luz excedem a quantidade requerida por uma planta, esta atinge seu ponto de saturação, onde não há mais aumento da taxa fotossintética, que passa a ser constante (Marengo & Lopes, 2005). Portanto, o aumento da intensidade luminosa pode aumentar o estresse fisiológico em plantas com baixos níveis de saturação. Plantas tolerantes à sombra crescendo em clareiras podem apresentar maior grau de fotoinibição (Araus & Hogan, 1994), também observado durante um experimento em uma floresta tropical, onde houve um rápido decréscimo no rendimento da fotossíntese (F_v/F_m) em poucas horas de exposição a altos níveis de luz (Lovelock *et al.*, 1994). Este efeito também pôde ser observado em outros tipos de florestas (Lemos-Filho, 2000). Em geral, existe uma relação entre um ponto alto de saturação e um ponto baixo de compensação: uma planta capaz

de explorar elevados níveis de luz é uma planta incapaz de adaptar-se a condições de baixa luminosidade (Larcher, 2000).

O solo representa também um fator importante na dinâmica de espécies vegetais, pois é o principal meio de obtenção de água e nutrientes (Taiz & Zeiger, 2004). Na região da Amazônia Central foi constatada uma forte correlação entre propriedades físico-químicas do solo e altitude (Mertens, 2004). As proporções de argila, de carbono orgânico e N total aumentam nos locais mais altos, sendo a argila inversamente relacionada à proporção de areia (Chauvel *et al.*, 1987; Magalhães *et al.*, 1998; Luizão *et al.*, 2004; Mertens, 2004). Esta variação nas propriedades e características do solo pode influenciar a variação nos padrões de distribuição das plantas. Existe uma carência de informações a respeito da influência do solo no crescimento e sobrevivência de plantas herbáceas de sub-bosque e a maior parte da literatura disponível diz respeito a plântulas lenhosas (Walters & Reich, 1996).

Engelbrecht *et al.* (2007) mostraram que a disponibilidade de água no solo, associada a sensibilidade das espécies à seca é um mecanismo a influenciar os padrões de distribuição das espécies em florestas tropicais. A retenção de água pelo solo depende de alguns fatores, dentre eles a textura e a topografia (Taiz & Zeiger, 2004). Neste sentido, a biomassa de herbáceas no sub-bosque pode ser maior em ambientes mais úmidos (Davis *et al.*, 1998). Adicionalmente, vários autores mostraram que a topografia local influencia o potencial hídrico do solo (Daws *et al.*, 2002; Gibbons & Newbery, 2002; Baker *et al.*, 2003). Em florestas tropicais úmidas no Panamá foi registrado maior potencial matricial do solo nas encostas do que nos platôs (Daws *et al.*, 2002). Considerando também a perda de água pelas plantas, ambientes mais úmidos e próximos a cursos de água podem contribuir para melhorar o rendimento fotossintético das plantas, quando associados a condições de luminosidade adequadas.

O estresse hídrico pode ocorrer por déficit ou excesso de água. Quando há déficit pode ocorrer fechamento dos estômatos, redução da área foliar e diminuição do crescimento; já o excesso pode causar também fechamento dos estômatos, complicações na respiração pela escassez de oxigênio e diminuição do crescimento (Larcher, 2000; Taiz & Zeiger, 2004).

Considerando o exposto acima, é possível dizer que os padrões de distribuição espacial de espécies vegetais podem ser influenciados em três estágios. Inicialmente uma espécie pode ter sua distribuição diretamente limitada pela dispersão de propágulos, que irá depender desde suas características intrínsecas (forma da semente e de eclosão) até os agentes dispersores. O segundo estágio a influenciar a distribuição seria o estabelecimento inicial da planta desde a germinação ao estabelecimento da plântula. Neste estágio, espera-se que a ação

de predadores e do microambiente determinem a capacidade de estabelecimento. No terceiro estágio, espera-se que os fatores ambientais e bióticos atuem como filtros, determinando a permanência ou exclusão da planta. A ação dos filtros, se forte, poderia então condicionar distribuições restritas a determinados habitats. Neste sentido, é possível analisar certas respostas de plantas de sub-bosque à variações ambientais na tentativa de compreender a que ponto estas condições do ambiente podem estar influenciando a permanência das espécies em determinadas condições ambientais, e por conseguinte, explicar em parte sua distribuição.

2 OBJETIVOS

2.1 Geral

Analisar a resposta do crescimento foliar e de um indicador de estresse fisiológico de quatro espécies herbáceas de sub-bosque na Amazônia Central, em relação ao solo, topografia e luminosidade local.

2.2 Específicos

Determinar como o crescimento foliar de quatro espécies herbáceas de sub-bosque responde à variação na textura do solo, inclinação e abertura de dossel;

Determinar como a razão F_v/F_m (indicadora de estresse fisiológico) de quatro espécies herbáceas de sub-bosque responde à variação na textura do solo, inclinação e abertura de dossel.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

A pesquisa foi desenvolvida na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada 26 km a noroeste de Manaus, coordenadas 02°55' S, 59°59' W (Figura 1a). A reserva possui uma área de 100 Km² (10.000 ha) e está situada em uma “Floresta de Terra-firme”, classificada em quatro grupos distintos de flora: floresta de platô, floresta de vertente, floresta de campinarana e floresta de baixio (Ribeiro *et al.* 1999).

Nesta região a Floresta Amazônica ocorre sobre um latossolo amarelo argiloso (Embrapa 1999), que faz parte da Formação Barreiras, caracterizada por depósitos terciários flúvio-lacustres (Chauvel *et al.* 1987, Sombroek 2000). Próxima aos escudos brasileiro e guianense, os quais geraram os depósitos da formação (Brasil, 1978), possui um relevo com fortes elevações topográficas, compreendendo topos e vales escarpados em “V” (Ribeiro *et al.* 1999). Estas variações altitudinais estão relacionadas a uma variação na textura do solo, onde há um gradiente de aumento da porcentagem de argila à medida que aumenta a elevação, e proporcionalmente um declínio na porcentagem de areia contidas no solo (Chauvel *et al.* 1987). A pluviosidade média anual é de aproximadamente 2.400 mm, ocorrendo uma estação seca entre julho e outubro, e a temperatura média anual é de 26°C (Marques-Filho *et al.* 1981).

3.2 Espécies estudadas

Foram escolhidas para este estudo quatro espécies herbáceas abundantes e com diferentes padrões de distribuição ao longo do gradiente de solo e topografia (Costa *et al.* 2005): *Monotagma spicatum* (Aubl.) Macbride, *Calathea altissima* (Poeppig & Endl.) Koern, *Triplophyllum dicksonioides* (Fée) Holttum e *Spathanthus unilateralis* Desv.

M. spicatum e *C. altissima* pertencem à família Marantaceae, que se caracteriza por plantas herbáceas terrestres, rizomatosas e perenes (Dahlgren *et al.* 1985, Kennedy *et al.* 1988) de distribuição pantropical (Kennedy *et al.* 1988). As marantáceas, comuns no sub-bosque de florestas de terra-firme na Amazônia (Costa *et al.* 2002), são encontradas com frequência em toda RFAD, onde são as mais diversas dentre as ervas e dominam o sub-bosque de campinaranas (Hopkins 2005). *M. spicatum* tem sua distribuição essencialmente na Amazônia (Flora da Reserva Ducke, dados não publicados), é uma planta acaule de até 1,3 m de altura (Andersson 1997), apresenta rizoma subterrâneo ou parcialmente aéreo (Flora da Reserva Ducke, dados não publicados) (Figura 2a). *C. altissima* ocorre na América Central, Guianas, Peru e norte do Brasil (Kennedy *et al.* 1988). É uma planta acaule que atinge até 1,5 m de altura (Figura 2a), suas folhas e inflorescência emergem diretamente do rizoma (Costa *et al.* 2002, Kennedy *et al.* 1988), sendo seu pico de floração na região de Manaus entre novembro e janeiro (Costa *et al.* 2002) (Figura 2b).

T. dicksonioides pertence à família Tectariaceae, de distribuição tropical (Moran 1995), mas que na região neotropical apresenta apenas três espécies (Holttum 1986). *T. dicksonioides* é uma samambaia terrestre encontrada na Colômbia, Venezuela, Guiana,

Suriname, Guiana Francesa, Peru e norte do Brasil. Na RFAD é muito comum podendo atingir até 60 cm de altura (Flavia Costa, observação de campo). Apresenta caule curto com tricomas na margem, pecíolo e raquis sulcados, todos de cor castanhos e Soros arredondados nas extremidades das nervuras (Prado 2005) (Figura 2c).

S. unilateralis pertence à família Rapateaceae, caracterizada por plantas herbáceas perenes, paludosas e de rizoma espesso. Ocorrem na região neotropical, sendo nas Guianas o centro de diversidade. *S. unilateralis* é uma espécie freqüente no norte da América do Sul e ocorre preferencialmente nos baixios ou locais alagados sazonalmente da RFAD (Forzza & Costa 2005). Apresenta folhas lanceoladas de ápice e bainha longo-atenuados e inflorescências envoltas em uma bráctea. Pode atingir até 1 m de altura na RFAD (Flavia Costa, observação de campo) e apresentam flores no período de novembro (Boom 1997) (Figura 2d).

3.3 Coleta de dados

Os dados foram coletados em três fases. A primeira foi realizada entre maio e agosto de 2003 por Flávia R.C. Costa, incluindo a marcação das plantas, medição do crescimento foliar, razão F_v/F_m e inclinação. A segunda foi realizada entre julho e agosto de 2004, por Marta Rivera Carreras, incluindo as medições de crescimento foliar e razão F_v/F_m . A terceira fase foi realizada no ano de 2005, no âmbito do curso de mestrado. Durante este período foram realizadas as medições de crescimento foliar e razão F_v/F_m , coleta de folhas de plantas não marcadas para fins de determinação da equação alométrica de área foliar de cada espécie, medidas de abertura de dossel e coleta de solo em cada planta, e análises das amostras de solo e das fotografias hemisféricas realizadas.

Entre março e maio de 2003 foram marcados com etiquetas metálicas permanentes indivíduos de *M. spicatum* (29), *C. altissima* (36), *T. dicksonioides* (43) e *S. unilateralis* (28), distribuídos ao longo de todo o gradiente topográfico no quadrado formado pelas trilhas LO1-LO3 e NS1-NS3 da Reserva Ducke, totalizando uma área de 4 km² (Figura 1b). Cada planta teve suas folhas identificadas individualmente com um anel plástico colorido ou combinações de cores para que novas folhas pudessem ser identificadas (Figura 3a). A escolha dos indivíduos foi feita de modo a contemplar os seguintes requisitos: distância mínima entre indivíduos de 100 m; cobertura uniforme de todo o gradiente ambiental no qual a espécie foi observada na RFAD e distribuição uniforme de tamanhos dos indivíduos sobre todo o gradiente. Embora tenha sido feito um grande esforço para localizar indivíduos que estivessem nos limites dos habitats e nas condições mais extremas de luz, estes indivíduos

foram raros e, portanto não foram incluídos com a mesma frequência que os indivíduos ocorrentes em seus habitats e condições mais comuns.

3.3.1 Crescimento Foliar

Entre os anos de 2003 e 2005, cada indivíduo foi visitado para medições do comprimento das folhas e número de folhas, observando nascimento (ganho foliar) e mortalidade (perda foliar) das mesmas. As medidas foram realizadas em Jul-2003, Ago-2004 e Jul-2005, no final da estação de crescimento (Flavia Costa, observação de campo). De forma que foram instituídos para as análises dois períodos: 1 (2003 a 2004) e 2 (2004 a 2005). O período 3 corresponde ao total de tempo analisado (2003-2005).

O balanço foliar relativo (BFR) foi calculado para cada período de medição de acordo com seguinte fórmula:

$$\text{BFR (Período } X_1 - X_2) = \frac{(\text{n}^\circ \text{ folhas } X_2 - \text{n}^\circ \text{ folhas } X_1)}{\text{n}^\circ \text{ folhas } X_1}$$

De forma que para os gráficos de frequências e análises de regressão o valor foi multiplicado por 100, resultando a porcentagem de folhas que a planta perdeu (sinal negativo) ou ganhou (sinal positivo) em relação ao número inicial da planta no período analisado.

O crescimento em área foliar foi calculado medindo-se a soma da área foliar de todas as folhas vivas de um indivíduo, ao final do período de crescimento, entre julho e agosto de cada ano. Em campo foi mensurado o comprimento de cada folha viva, do ápice à base da lâmina foliar, com auxílio de uma régua. A área foliar foi então estimada a partir de uma equação alométrica relacionando área e comprimento da folha. Para gerar a equação, foram coletadas aleatoriamente 90 folhas de cada espécie, medidos o comprimento da lâmina com régua e área foliar com aparelho medidor de área foliar, e feita uma regressão entre comprimento e área foliar.

Cada espécie teve uma equação para determinação de área foliar, sendo que esta foi determinada através da transformação dos valores de comprimento (C) e área (A) em escala logarítmica ($\log^A = a + b \cdot \log^C$). As equações ficaram assim determinadas:

$$M. \textit{spicatum}: \log^A = -0,697 + (1,98 * \log^C) R^2 = 0.98$$

$$C. \textit{altissima}: \log^A = -0,652 + (2,03 * \log^C) R^2 = 0.95$$

$$T. \textit{dicksonioides}: \log^A = -0,402 + (2,02 * \log^C) R^2 = 0.93$$

$$S. \textit{unilateralis}: \log^A = -0,968 + (1,82 * \log^C) R^2 = 0.95$$

O crescimento relativo em área foliar (CRAF) foi calculado para cada período da seguinte forma:

$$\text{CRAF (Período } X_1 - X_2) = \frac{\text{área foliar } X_2 - \text{área foliar } X_1}{\text{área foliar } X_1}$$

3.3.2 Razão F_v/F_m

Após ser capturada pela clorofila *a*, a luz pode percorrer três vias de dissipação: fotoquímica para realização da fotossíntese, calor e fluorescência (luz emitida). Estas três formas de dissipação de energia competem entre si. A emissão da fluorescência representa a quantidade de energia luminosa não utilizada pelo aparelho fotossintético e alterações nos padrões de emissão significam presença de danos ao processo de fotossíntese da planta (Krause & Weis, 1991).

A emissão da fluorescência segue a chamada curva de Kautsky (Taiz & Zeiger, 2004). Quando o tecido fotossintético é iluminado a fluorescência sofre uma elevação inicial, F_0 , que representa a emissão de luz pelas moléculas excitadas de clorofila *a* (Krause & Weis, 1991). Esta emissão sobe até atingir um pico, chamado F_m , que representa a fluorescência máxima, o fechamento dos centros de reação fotoquímica (Bolhar-Nordenkampf *et al.* 1989) e o nível de saturação de luz para o tecido fotossintético (Taiz & Zeiger, 2004). O parâmetro F_v representa o incremento de fluorescência de F_0 a F_m e chama-se fluorescência variável. A razão F_v/F_m indica o rendimento quântico da fase fotoquímica da fotossíntese (Taiz & Zeiger, 2004).

A medida da emissão da fluorescência pela clorofila *a* tem sido usada para detectar danos ao aparelho fotossintético causados por estresse luminoso, hídrico, ou por deficiência nutricional. Em plantas saudáveis, F_v/F_m está entre 0,6 e 0,8 (Bolhar-Nordenkampf *et al.* 1989) e em plantas sob estresse este valor diminui, sendo considerado um indicador de dano fotoinibitório em plantas sob estresse ambiental (Bolhar-Nordenkampf *et al.* 1989).

Para determinar o estresse crônico, é necessário que a planta esteja sob adaptação ao escuro para que as medidas de fluorescência sejam tomadas. Entre os anos de 2003 e 2005, nos períodos de início e/ou meio da época seca foram feitas medidas de emissão de fluorescência da clorofila *a* com um fluorímetro portátil modelo PEA MK2, Hansatech (Figura 3b). Estas medidas podem ser consideradas indicadoras do estresse fisiológico crônico das plantas.

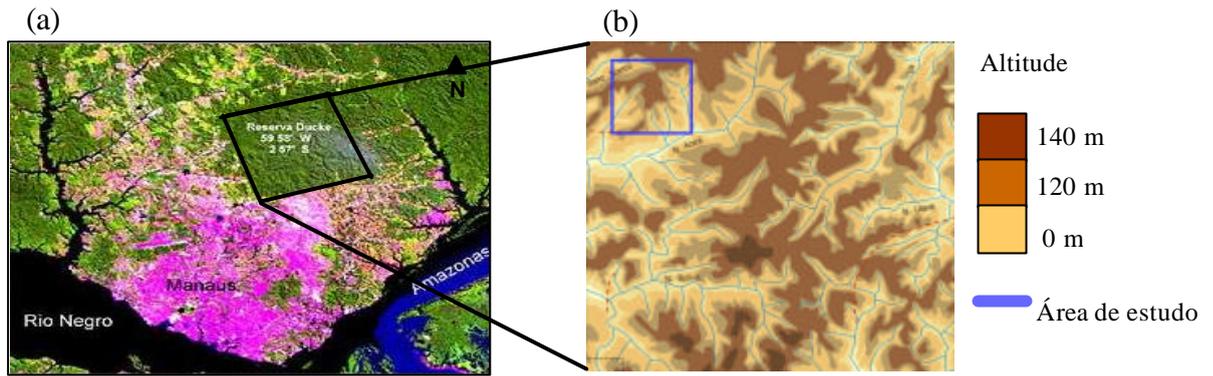


Figura 1. Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke (10.000 ha) na região de Manaus (a) e Mapa de altitude da Reserva localizando a área de estudo de 4 Km² (b).

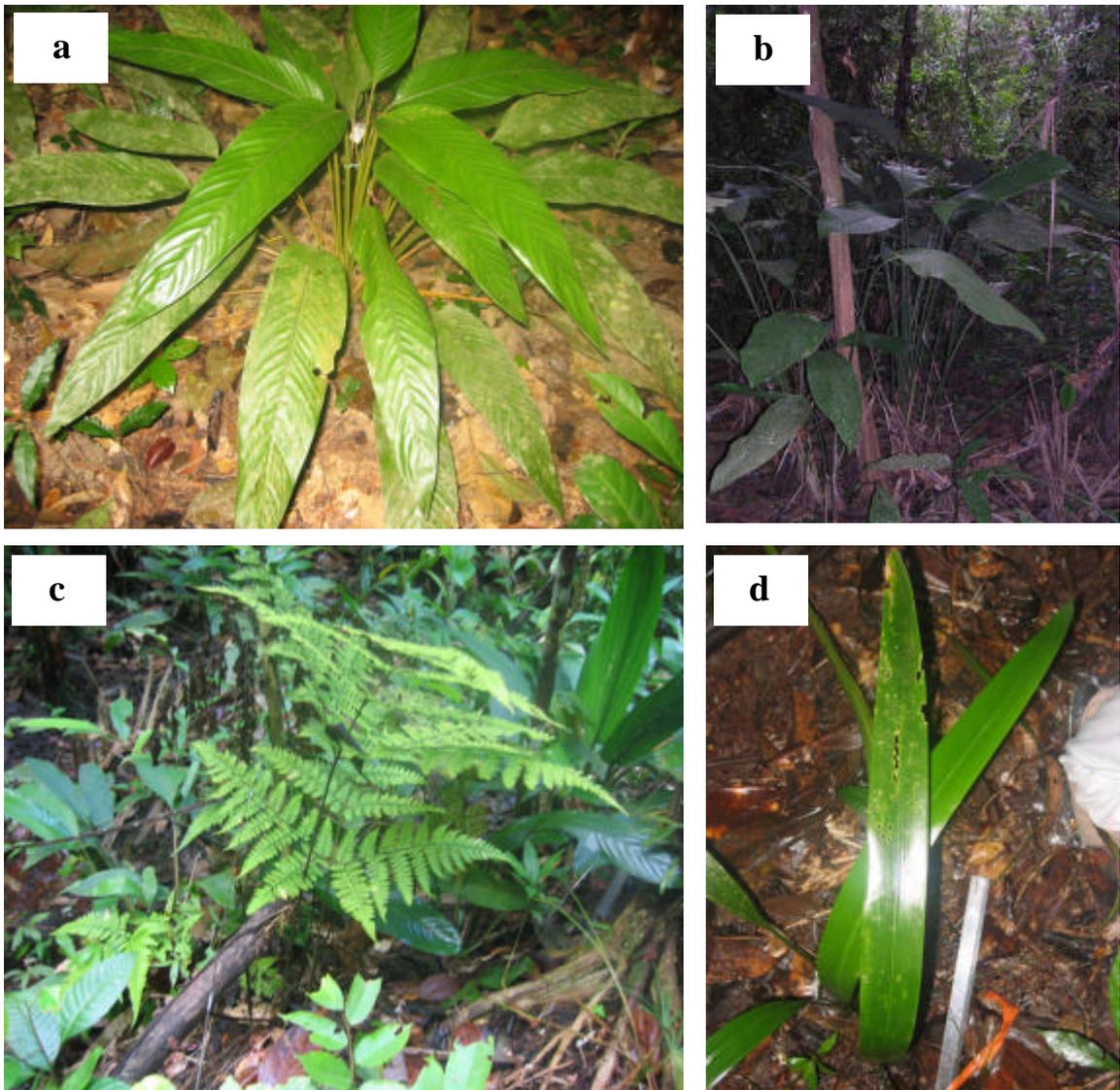


Figura 2. Herbáceas de sub-bosque estudadas: (a) *M. spicatum*, (b) *C. altissima*, (c) *T. dicksonioides*, (d) *S. unilateralis*



Figura 3. Indivíduo com folhas identificadas (a). Medição da emissão de fluorescência com fluorímetro portátil. (b).

As medidas foram realizadas entre 5h00 e 8h00, período de baixa intensidade luminosa e para evitar que o aumento da temperatura interferisse nas medidas (Atsushlishida *et al.* 2001). Os indivíduos analisados ficaram sob aclimação no escuro para que a medida fosse tomada. O período de aclimação foi de 10 minutos entre 5h00 e 5h30, onde ainda não há luminosidade na mata, e de 30 minutos para o restante do tempo de medições.

3.3.3 Textura do solo

Foi coletada uma amostra de solo adjacente a cada planta marcada, totalizando 29 amostras para *M. spicatum*, 36 para *C. altissima*, 43 para *T. dicksonioides* e 28 para *S. unilateralis*. Quando nas proximidades da planta não havia possibilidade de amostragem, coletava-se o solo o mais próximo possível da planta não ultrapassando 50 cm de distância. Com um trado foram coletados 10 cm de solo e colocados em sacos plásticos identificados com o número e localização da planta. Após a coleta os sacos das amostras foram abertos e deixados à sombra para secagem em casa de vegetação. As análises de textura foram feitas no Laboratório de Solo do Departamento de Ciências Agronômicas do INPA de acordo com Embrapa (1997).

3.3.4 Inclinação

As medidas de inclinação do terreno foram feitas com auxílio de um clinômetro Suunto tendo a planta no centro e 2 m de distância para cada lado da maior inclinação no ponto.

3.3.5 Abertura de dossel

A disponibilidade luminosa foi estimada através de medidas da porcentagem de abertura da copa no ano de 2005. Sobre cada planta marcada foram tomadas fotos do dossel com uma câmera digital Nikon Coolpix 4500 acoplada a uma lente conversora hemisférica Nikon FC-E8 (“olho de peixe”), que permite que o ângulo da foto seja de 180°. A câmera foi apoiada em um tripé contendo um clinômetro acoplado a ele, e posicionada à altura de cada planta.

Todas as fotografias foram realizadas durante os períodos das 6h00 às 8h00 e das 16h00 às 17h00 para evitar incidência direta de luz que pudesse interferir na qualidade das imagens adquiridas. A abertura do diafragma foi determinada pelas condições de luz, sendo priorizada a menor abertura possível, que garante melhor qualidade da foto quanto à profundidade de campo. A abertura do diafragma é o produto da divisão da distância focal pelo diâmetro do diafragma ($f = \text{dist. focal} / \text{diâmetro}$). A velocidade do obturador foi determinada automaticamente pelo fotômetro da própria câmera. Não foram obtidas fotos com velocidade do obturador acima de 2 segundos, pois as fotos sairiam desfocadas. A porcentagem de abertura do dossel foi estimada através de análise das fotografias no programa GLA - Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer & Canham, 1999) o qual mede as porções escuras e claras das imagens. Cada fotografia foi analisada individualmente, pois em algumas a incidência de luz deixou algumas folhas e /ou troncos claros, classificando como branco. Então cada fotografia destas foi trabalhada em programa de editoração de imagens para que estas partes fossem pintadas e posteriormente classificadas no programa. Todas imagens foram trabalhadas por mim, para que um padrão de análise fosse estabelecido.

3.4 Análises estatísticas

Foram calculadas para cada espécie separadamente a média anual e erro padrão de ganho e perda foliar, balanço foliar relativo para os períodos 1 e 2; e crescimento foliar relativo para os períodos 1, 2 e 3. A distribuição das frequências de balanço foliar relativo (períodos 1 e 2) e crescimento relativo (períodos 2003-2005) foi feita para cada espécie.

O efeito da textura do solo, inclinação e abertura de dossel (variáveis independentes) sobre o crescimento, ganho, perda e balanço foliar e razão F_v/F_m (variáveis dependentes) de cada espécie foram analisados por regressões múltiplas. Foram examinadas as regressões parciais em cada análise para verificar a premissa de linearidade. Quando identificados *outliers* estes foram removidos e identificados nos resultados das análises.

4 RESULTADOS

4.1 *Monotagma spicatum*

Dos 29 indivíduos analisados, 9 apresentaram crescimento em área foliar relativo (CRAF) positivo e 20 crescimento negativo (Figura 4). A espécie apresentou CRAF médio, para os dois períodos anuais analisados, de $-0,16 \text{ cm}^2 \pm 0,07 \text{ EP}$ (Figura 5a). O ganho médio anual de folhas foi de $5,4 \pm 0,61 \text{ EP}$ em 2004 e $5,5 \pm 0,61 \text{ EP}$ em 2005; e a perda média anual de folhas foi de $7,6 \pm 0,87 \text{ EP}$ em 2004 e $6,8 \pm 1,12 \text{ EP}$ em 2005. O balanço relativo (BFR) médio anual de folhas foi de $-0,11 \pm 0,05 \text{ EP}$ em 2004 e $0,10 \pm 0,11 \text{ EP}$ em 2005 (Figura 5b).

No período 2003-2004, 31% dos indivíduos tiveram BFR positivo, 59% negativo e 10 % nulo (Figura 6a). No período 2004-2005, 45% dos indivíduos tiveram BFR, 48% negativo e 7 % nulo (Figura 6b).

A maior parte dos parâmetros de crescimento e razão F_v/F_m analisados não esteve associada à porcentagem de argila do solo, inclinação ou abertura de dossel. (Tabela 1). O ganho foliar no ano 2005 teve uma tendência fraca em aumentar com o aumento da abertura de dossel ($p=0.09$, $R^2=0.17$) (Fig 7a). A perda foliar teve uma tendência fraca em diminuir com o aumento da porcentagem de argila do solo no ano de 2004 ($p=0.07$, $R^2=0.14$) (Fig 7b). O balanço foliar relativo (2004-2005) tendeu a ficar positivo com o aumento da inclinação ($p=0.04$, $R^2=0.26$) (Fig 7c). A perda foliar teve uma tendência fraca em diminuir com o aumento da inclinação no ano de 2005 ($p=0.07$, $R^2=0.21$) (Fig 7d).

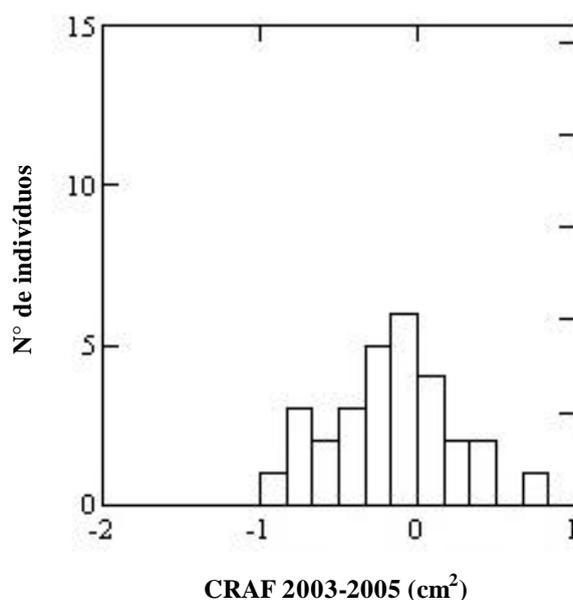


Figura 4. Frequência de crescimento relativo em área foliar (CRAF) entre os anos 2003-2005 para a espécie *Monotagma spicatum*

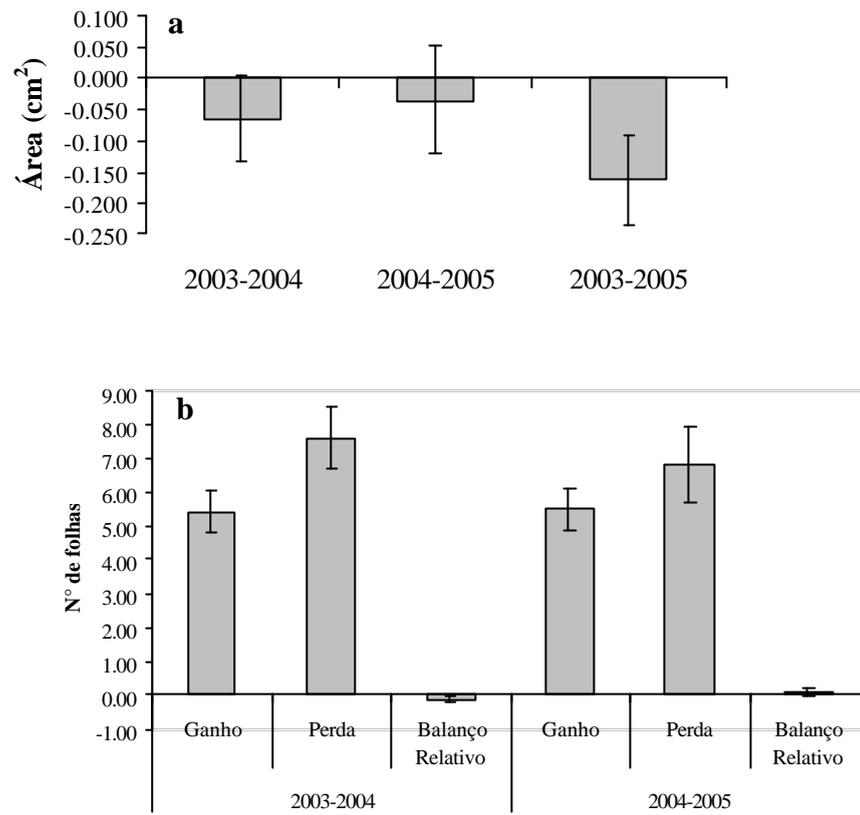


Figura 5. Crescimento relativo em área foliar (a); ganho, perda e balanço foliar relativo (b) de *Monotagma spicatum*.

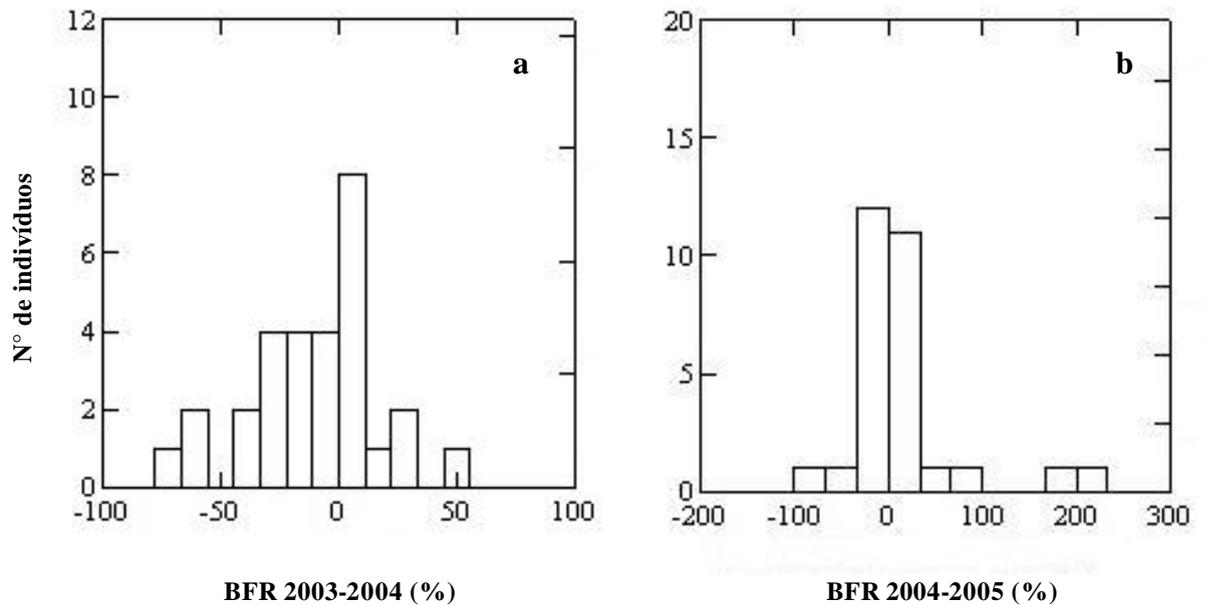


Figura 6. Frequência de Balanço foliar relativo (BFR) nos períodos de 2003-2004 (a) e 2004-2005 (b) para a espécie *Monotagma spicatum*.

Tabela 1. Resultados das análises de regressões múltiplas realizadas para *Monotagma spicatum*.

Período	Variável	Solo		Inclinação		Abertura dossel		R ²
		b	P	b	P	b	P	
2003-2004	Ganho Foliar*	-0.034	0.865	-0.037	0.854			0.003
	Perda Foliar	-0.342	0.073	0.174	0.35			0.136
	Balanço Foliar	0.260	0.160	-0.33	0.07			0.163
	Crescimento relativo	0.026	0.892	-0.253	0.196			0.063
	Fv/Fm**	0.077	0.758	-0.053	0.833			0.007
2004-2005	Ganho Foliar**	-0.11	0.589	0.308	0.127	0.347	0.098	0.17
	Perda Foliar***	0.05	0.804	-0.369	0.07	0.219	0.284	0.215
	Balanço Foliar**	0.034	0.866	0.398	0.043**	0.365	0.082	0.256
	Crescimento relativo**	-0.135	0.526	0.285	0.18	0.041	0.844	0.083
	Fv/Fm**	0.275	0.16	0.27	0.164	-0.279	0.157	0.237

b= inclinação da reta P= probabilidade Cada (*) representa o n° de outliers extraídos na análise

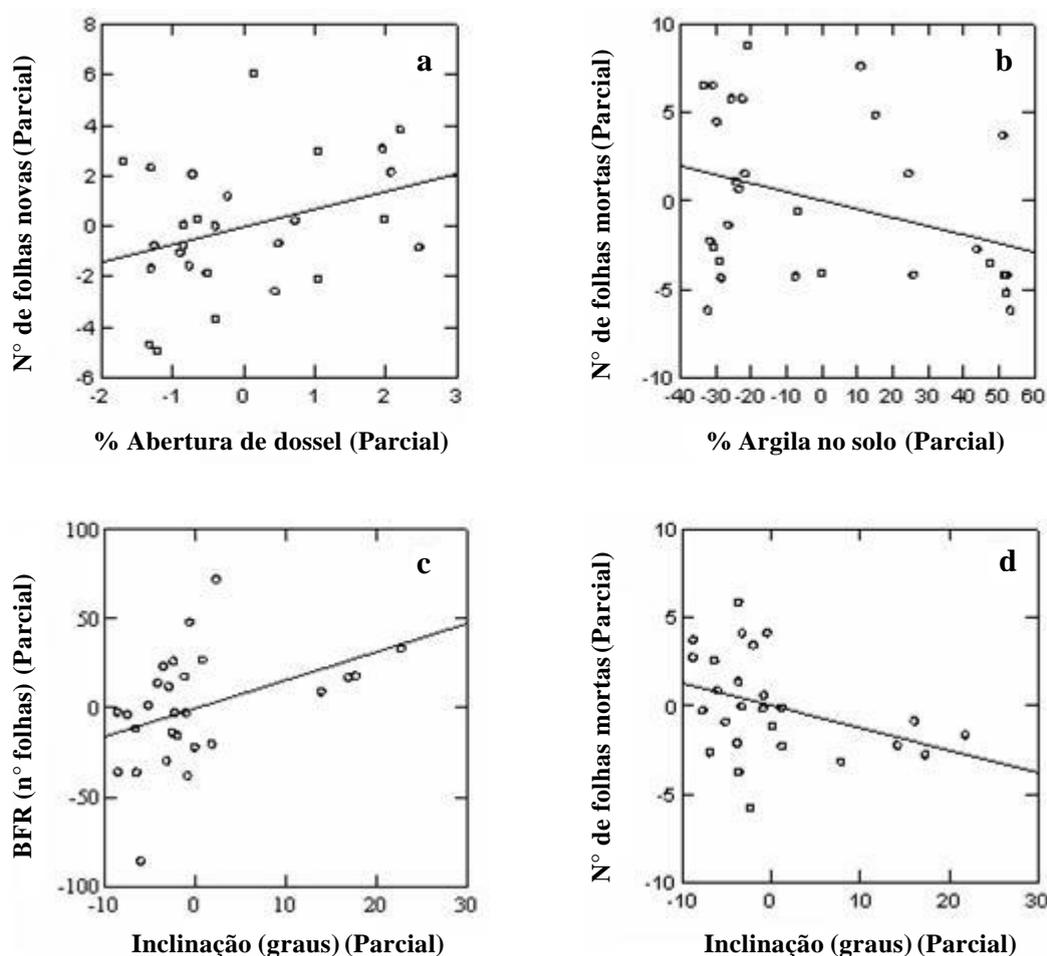


Figura 7. Parciais de regressões múltiplas feitas para *Monotagma spicatum*. (a) ganho foliar (2004-2005) X abertura de dossel; (b) perda foliar (2003-2004) X porcentagem de argila no solo; (c) balanço foliar relativo (BFR) (2004-2005) X inclinação e (d) perda foliar (2004-2005) X inclinação. n = 29.

4.2 *Calathea altissima*

Dos 36 indivíduos analisados, 12 apresentaram crescimento em área foliar relativo (CRAF) positivo e 24 crescimento negativo (Figura 8). A espécie apresentou um CRAF médio, para os dois períodos anuais analisados, de $-0,07 \text{ cm}^2 \pm 0,08 \text{ EP}$ (Figura 9a). O ganho médio anual de folhas foi de $2,17 \pm 0,67 \text{ EP}$ em 2004 e $2,22 \pm 0,48 \text{ EP}$ em 2005, e a perda média anual de folhas foi de $2,1 \pm 0,63 \text{ EP}$ em 2004 e $2,2 \pm 0,49 \text{ EP}$ em 2005. O balanço relativo (BFR) médio anual de folhas foi $-0,02 \pm 0,05 \text{ EP}$ em 2004 e $0,01 \pm 0,06 \text{ EP}$ em 2005 (Figura 9b).

No período 2003-2004, 28% dos indivíduos tiveram BFR positivo, 39% negativo e 30 % nulo (Figura 10a). No período 2004-2005, 44% dos indivíduos tiveram BFR positivo, 39% negativo e 21 % nulo (Figura 10b).

Nenhum dos parâmetros de crescimento e razão F_v/F_m analisados esteve associado à porcentagem de argila do solo, inclinação ou abertura de dossel (Tabela 2).

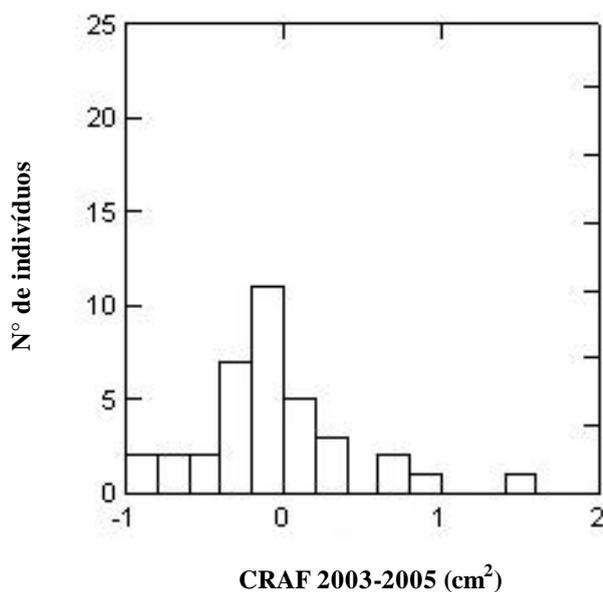


Figura 8. Frequência de crescimento relativo em área foliar (CRAF) entre os anos 2003-2005 para a espécie *Calathea altissima*.

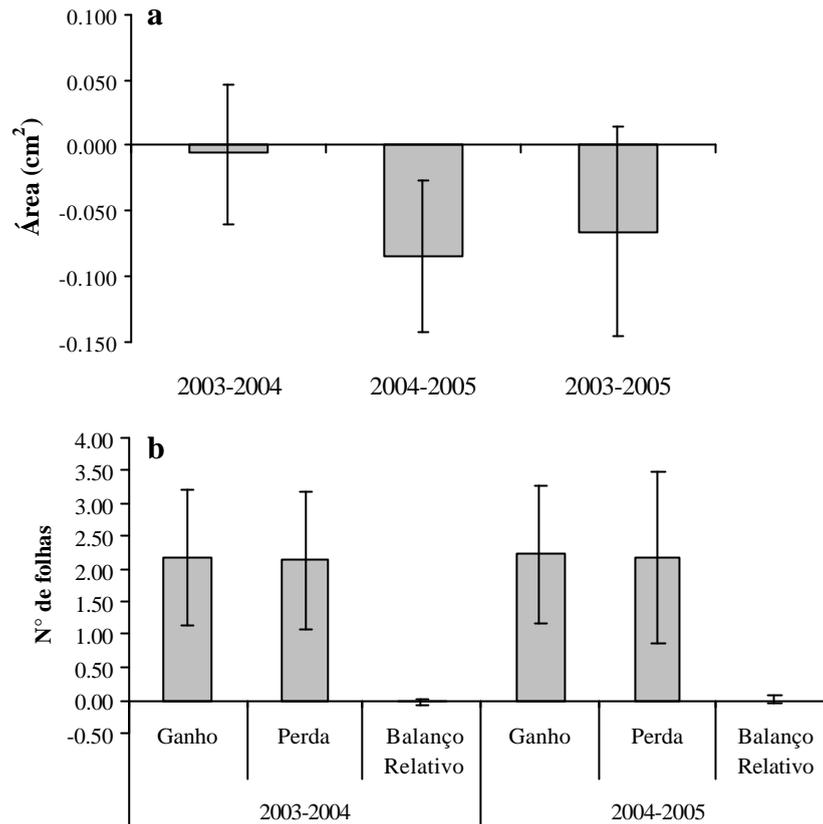


Figura 9. Crescimento relativo em área foliar (a); ganho, perda e balanço foliar relativo (b) de *Calathea altissima*.

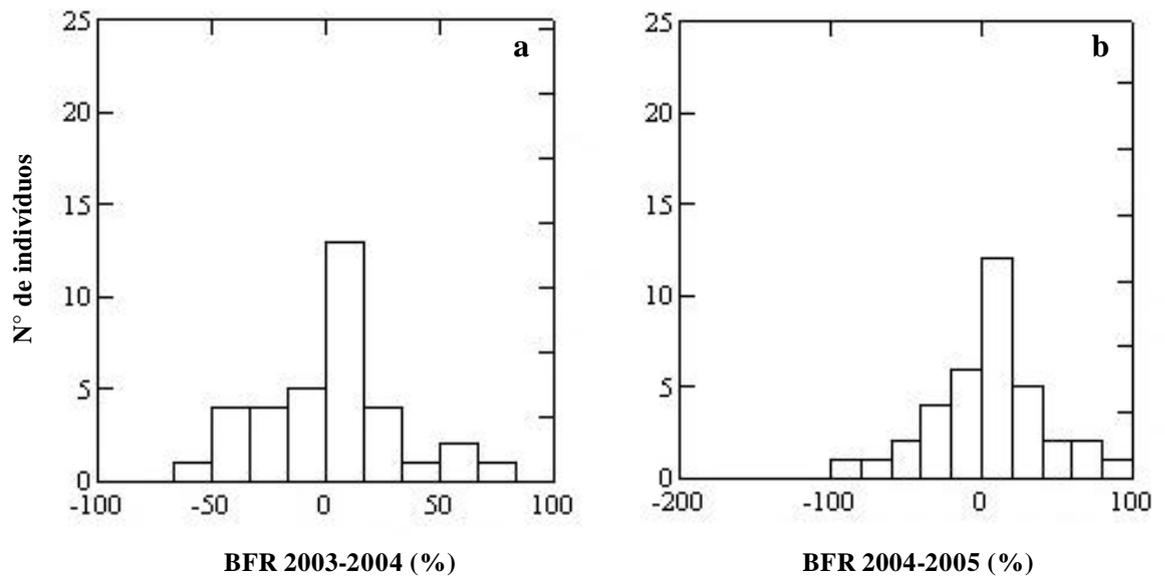


Figura 10. Frequência de Balanço foliar relativo (BFR) nos períodos de 2003-2004 (a) e 2004-2005 (b) para a espécie *Calathea altissima*.

Tabela 2. Resultados das análises de regressões múltiplas realizadas para *Calathea altissima*.

Período	Variável	Solo		Inclinação		Abertura dossel		R ²
		b	P	b	P	b	P	
2003-2004	Ganho Foliar	-0.293	0.093	-0.015	0.93			0.087
	Perda Foliar	-0.304	0.08	-0.064	0.704			0.099
	Balanço Foliar*	0.193	0.275	0.160	0.364			0.067
	Crescimento relativo	0.185	0.283	0.155	0.365			0.063
	Fv/Fm	0.233	0.201	0.162	0.369			0.084
2004-2005	Ganho Foliar*	-0.305	0.084	0.183	0.287	-0.037	0.828	0.12
	Perda Foliar*	-0.252	0.151	0.198	0.253	0.008	0.962	0.112
	Balanço Foliar	-0.004	0.980	0.225	0.202	-0.018	0.919	0.050
	Crescimento relativo	-0.018	0.92	0.164	0.354	0.051	0.771	0.03
	Fv/Fm*	0.046	0.796	0.135	0.449	0.149	0.405	0.047

b= inclinação da reta

P= probabilidade

* Extraído um *outlier*

4.3 *Triplophyllum dicksonioides*

Dos 43 indivíduos analisados, 21 apresentaram crescimento em área foliar relativo (CRAF) positivo e 22 crescimento negativo (Figura 11). A espécie apresentou um CRAF médio, para os dois períodos anuais analisados, de $0,22 \text{ cm}^2 \pm 0,11 \text{ EP}$ (Figura 12a). O ganho médio anual de folhas foi de $0,84 \pm 0,14 \text{ EP}$ em 2004 e $0,98 \pm 0,13 \text{ EP}$ em 2005 e a perda média anual de folhas foi de $0,81 \pm 0,13 \text{ EP}$ em 2004 e $1,19 \pm 0,13 \text{ EP}$ em 2005. O balanço foliar relativo (BFR) médio anual de folhas foi de $0,09 \pm 0,07 \text{ EP}$ em 2004 e $-0,06 \pm 0,07 \text{ EP}$ em 2005 (Figura 12b).

No período 2003-2004, 23% dos indivíduos tiveram BFR positivo, 21% negativo e 56 % nulo (Figura 13a). No período 2004-2005, 23% dos indivíduos tiveram BFR positivo, 35% negativo e 42 % nulo (Figura 13b).

Grande parte dos parâmetros de crescimento e razão F_v/F_m analisados não esteve associada à porcentagem de argila do solo, inclinação ou abertura de dossel (Tabela 3). O ganho foliar diminuiu com o aumento da inclinação no ano de 2004 ($p=0.007$, $R^2 =0.19$) (Figura 14a) e marginalmente no ano de 2005 ($p=0.07$, $R^2 =0.13$) (Figura 14b).

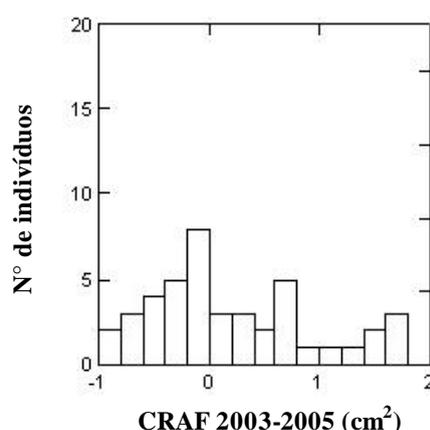


Figura 11. Frequência de crescimento relativo em área foliar (CRAF) entre os anos 2003-2005 para a espécie *Triplophyllum dicksonioides*.

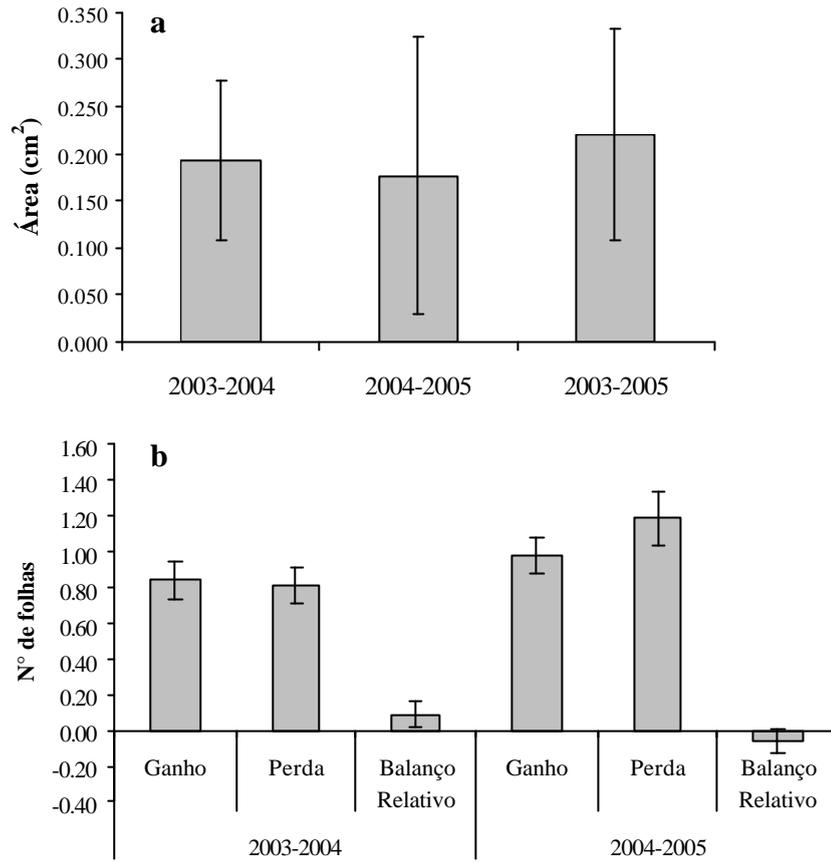


Figura 12. Crescimento relativo em área foliar (a); ganho, perda e balanço foliar relativo (b) de *Triplophyllum dicksonioides*.

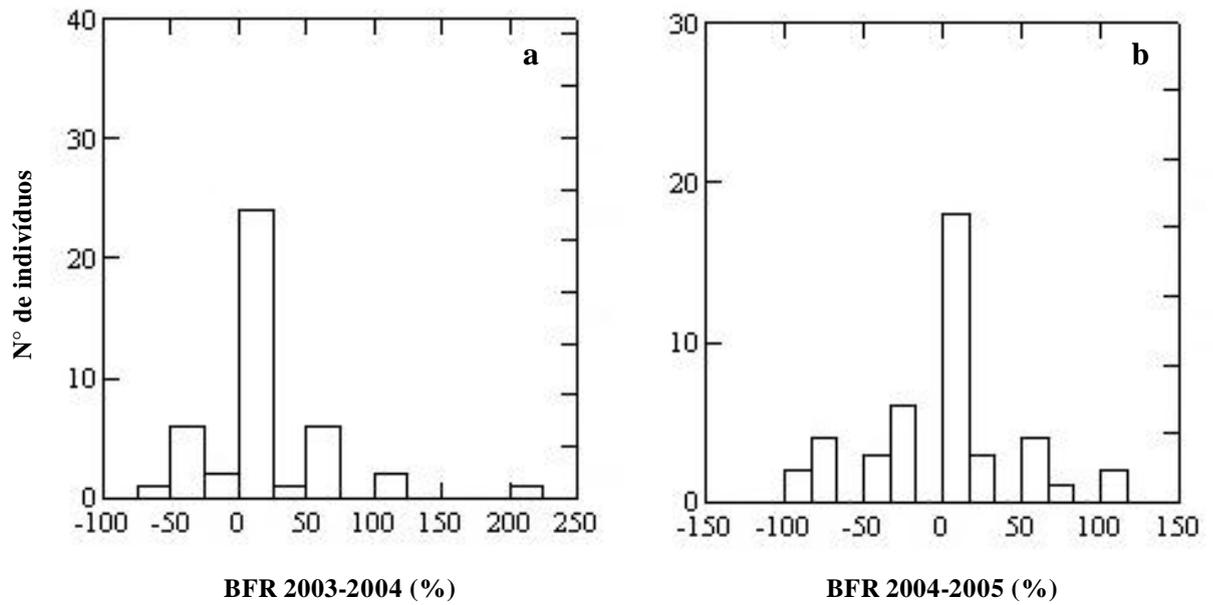


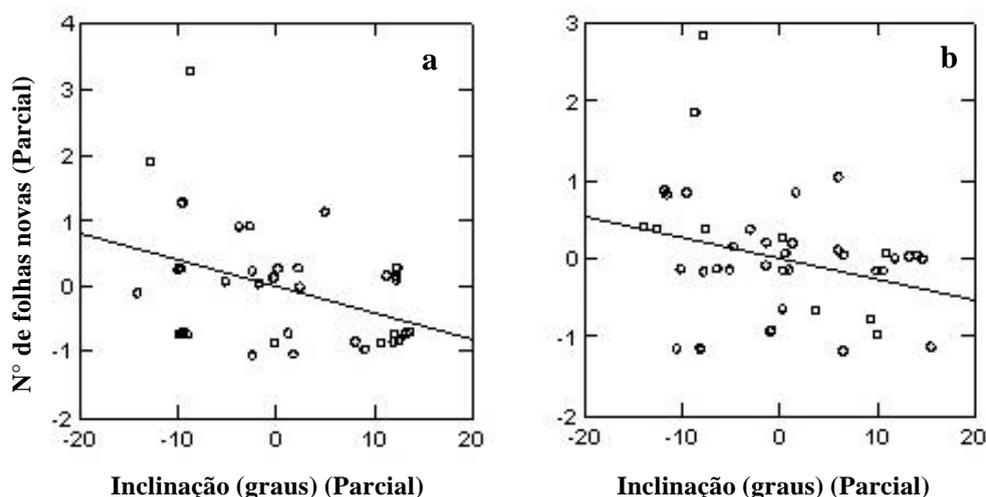
Figura 13. Frequência de Balanço foliar relativo (BFR) nos períodos de 2003-2004 (a) e 2004-2005 (b) para a espécie *Triplophyllum dicksonioides*.

Tabela 3. Resultados das análises de regressões múltiplas realizadas para *T. dicksonioides*.

Período	Variável	Solo		Inclinação		Abertura dossel		R ²
		b	P	b	P	b	P	
2003-2004	Ganho Foliar	-0.243	0.106	-0.421	0.007			0.188
	Perda Foliar	-0.083	0.605	-0.233	0.149			0.052
	Balanço Foliar*	0.023	0.889	-0.218	0.183			0.050
	Crescimento relativo	0.044	0.784	-0.134	0.411			0.023
	Fv/Fm**	0.001	0.998	-0.046	0.842			0.002
2004-2005	Ganho Foliar	0.177	0.259	-0.297	0.072	0.087	0.589	0.13
	Perda Foliar	-0.089	0.579	-0.288	0.088	0.185	0.265	0.085
	Balanço Foliar	0.174	0.289	0.012	0.944	-0.128	0.444	0.053
	Crescimento relativo	-0.01	0.953	0.151	0.397	-0.054	0.758	0.021
	Fv/Fm	0.026	0.877	-0.011	0.95	0.122	0.476	0.014

b= inclinação da reta

P= probabilidade

Cada (*) representa o n° de *outliers* extraídos na análise**Figura 14.** Parciais de regressões múltiplas feitas com *T. dicksonioides*. (a) ganho foliar (2003-2004) X inclinação, (b) ganho foliar (2004-2005) X inclinação. n = 43.

4.4 *Spathanthus unilateralis*

Dos 28 indivíduos analisados, 17 apresentaram crescimento em área foliar relativo (CRAF) positivo e 11 crescimento negativo (Figura 15). A espécie apresentou CRAF médio, para os dois períodos anuais analisados, de $0,09 \text{ cm}^2 \pm 0,08 \text{ EP}$ (Figura 16a). O ganho médio anual de folhas foi de $2,46 \pm 0,35 \text{ EP}$ em 2004 e $3,29 \pm 0,19 \text{ EP}$ em 2005 e a perda média anual de folhas foi de $3,21 \pm 0,46 \text{ EP}$ em 2004 e $2,18 \pm 0,34 \text{ EP}$ em 2005. O balanço foliar relativo (BFR) médio anual de folhas foi de $-0,08 \pm 0,03 \text{ EP}$ em 2004 e $0,13 \pm 0,04 \text{ EP}$ em 2005 (Figura 16b).

No período 2003-2004, 18% dos indivíduos tiveram BFR positivo, 57% negativo e 21 % nulo (Figura 17a). No período 2004-2005, 61% dos indivíduos tiveram BFR positivo, 21% negativo e 18 % nulo (Figura 17b).

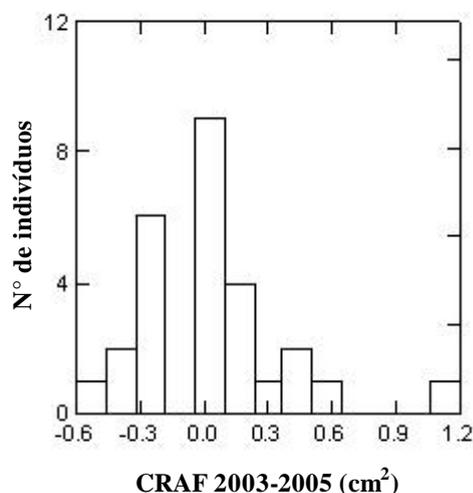


Figura 15. Frequência de crescimento relativo em área foliar (CRAF) entre os anos 2003-2005 para a espécie *Spathanthus unilateralis*.

Grande parte dos parâmetros de crescimento e razão F_v/F_m analisados não esteve associada à porcentagem de argila do solo, inclinação ou abertura de dossel (Tabela 4). O CRAF em 2005 apresentou uma tendência em aumentar com o aumento da proporção de argila ($p=0.082$, $R^2=0.12$) (Figura 18a). A razão F_v/F_m apresentou uma tendência fraca em diminuir com o aumento da proporção de argila ($p=0.093$, $R^2=0.15$) (Figura 18b). O ganho foliar aumentou com a abertura de dossel no ano de 2005 ($p=0.006$, $R^2=0.33$) (Figura 18c).

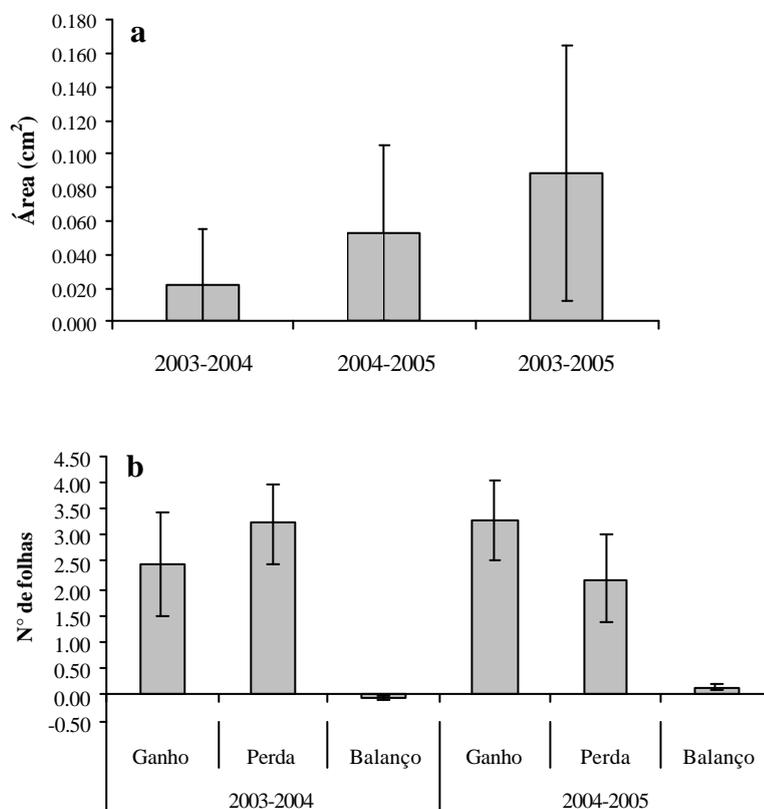


Figura 16. Crescimento relativo (a); ganho, perda e balanço foliar (b) de *S. unilateralis*.

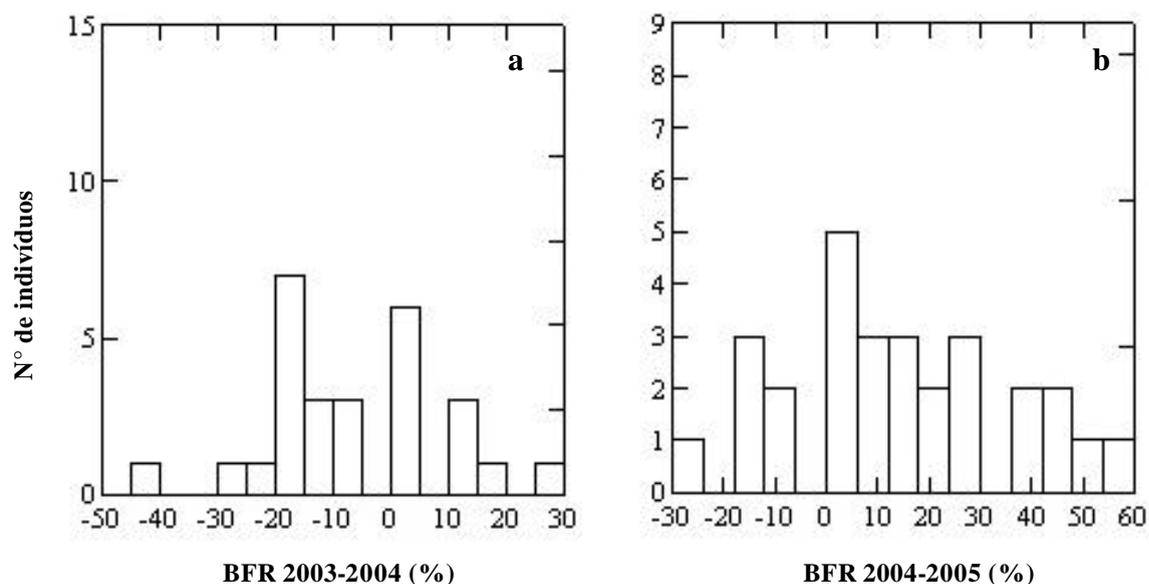


Figura 17. Frequência de Balanço foliar relativo (BFR) nos períodos de 2003-2004 (a) e 2004-2005 (b) para a espécie *Spathanthus unilateralis*.

Tabela 4. Resultados das análises de regressões múltiplas realizadas para *Spathanthus unilateralis*.

Período	Variável	Solo		Inclinação		Abertura dossel		R ²
		b	P	b	P	b	P	
2003-2004	Ganho Foliar	0.228	0.511	-0.311	0.37			0.033
	Perda Foliar	-0.08	0.81	-0.248	0.458			0.1
	Balanço Foliar	-0.017	0.961	0.002	0.996			0.000
	Crescimento relativo	0.543	0.111	-0.511	0.133			0.102
	Fv/Fm	-0.24	0.564	-0.173	0.677			0.16
2004-2005	Ganho Foliar	-0.025	0.937	-0.241	0.45	0.536	0.006	0.335
	Perda Foliar	-0.244	0.51	0.138	0.704	-0.024	0.912	0.026
	Balanço Foliar	0.419	0.233	-0.406	0.239	0.220	0.275	0.14
	Crescimento relativo	0.629	0.082	-0.503	0.152	-0.102	0.613	0.121
	Fv/Fm	-0.594	0.093	0.33	0.333	-0.039	0.844	0.151

b= inclinação da reta P= probabilidade

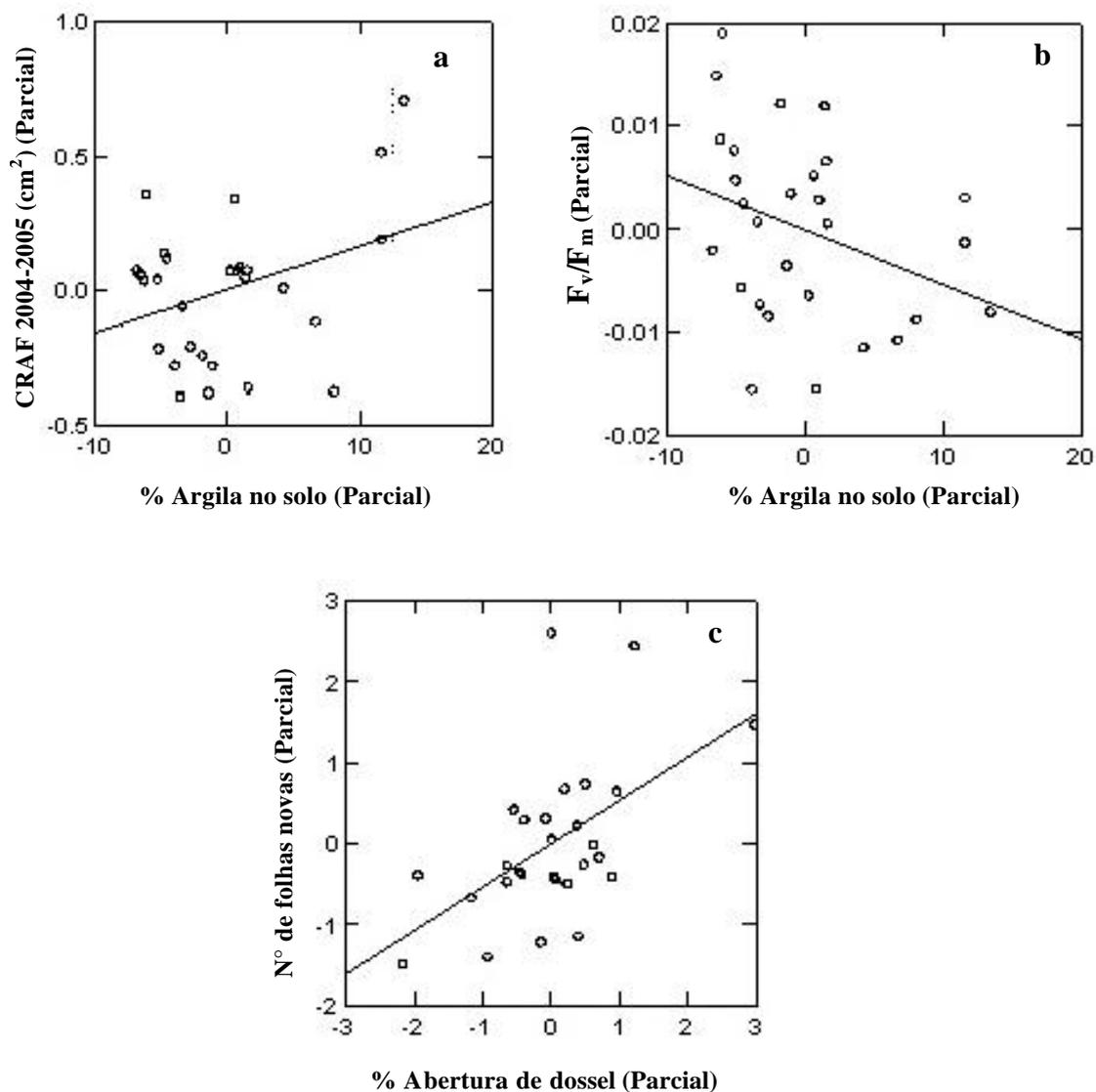


Figura 18. Parciais de regressões múltiplas feitas com *Spathanthus unilateralis*. (a) crescimento relativo em área foliar (CRAF) (2004-2005) X proporção de argila; (b) F_v/F_m X proporção de argila; (c) ganho foliar (2004-2005) X abertura de dossel. n = 28.

5 DISCUSSÃO

Em geral, as quatro espécies analisadas apresentaram, durante o período de acompanhamento, um crescimento relativo em área foliar (CRAF) negativo ou nulo. O balanço foliar relativo (BFR) apresentou tendência semelhante, e as relações entre as respostas das plantas e as variáveis ambientais foram pouco significativas.

As taxas negativas de crescimento foliar indicam que as plantas realmente perderam biomassa aérea, mesmo sendo estes valores negativos muito próximos de zero. Já as taxas nulas de crescimento foliar relativo indicam que os indivíduos estudados estão apenas mantendo sua biomassa aérea. Este fato indica duas possibilidades: uma é que a planta não disponha de nutrientes e energia suficientes para a produção de novas folhas e esteja de fato diminuindo, outra é que existam recursos disponíveis, mas a produção de biomassa esteja sendo alocada para as raízes. Smith (1987) sugeriu que o crescimento das plantas herbáceas de sub-bosque seja regulado pela ocorrência de aberturas de dossel. Nos períodos em que ocorressem estas aberturas e até que elas se fechassem, as plantas teriam oportunidade de ganhar biomassa, e esta seria gradualmente perdida ou apenas mantida após o fechamento destas clareiras. Os resultados para as espécies aqui estudadas estão de acordo com esta hipótese, já que a maior parte das plantas, durante os dois anos de acompanhamento não teve ganho de biomassa aérea, e para duas das espécies (*M. spicatum* e *S. unilateralis*), as plantas que ganharam biomassa estiveram associadas a ambientes mais iluminados. Entretanto, não é possível saber se houve alocação de biomassa para a parte subterrânea, o que poderia também explicar taxas de crescimento da parte aérea negativas ou nulas.

As variáveis ganho, perda e balanço foliar tenderam a responder mais às variáveis ambientais analisadas do que o crescimento em área foliar e razão F_v/F_m , e isto parece estar relacionado ao fato de algumas espécies de sub-bosque apresentarem um ritmo contínuo de troca de folhas (Freiberg & Freiberg, 1999).

Em relação a crescimento, a capacidade de uma planta em explorar ambientes mais iluminados varia de acordo com seu requerimento luminoso (Crawley, 1986). Assim sendo, os resultados aqui sugerem que duas das espécies analisadas, *C. altissima* e *T. dicksonioides*, somente consigam aumentar expressivamente seu crescimento sob altas condições de luz. Já *M. spicatum* e *S. unilateralis*, que apresentaram uma associação entre crescimento e luminosidade, mesmo com pequenos aumentos na entrada de luz, parecem ter um requerimento luminoso menor. Já foi demonstrado para espécies tropicais que o aumento da luminosidade pode afetar o crescimento, reprodução, sobrevivência, longevidade foliar e

brotção de folhas (Bentley, 1979; Smith, 1987; Chazdon, 1986, 1988; Mulkey *et al.*, 1991; Fetcher *et al.*, 1994; Freiberg & Freiberg, 1999; Costa *et al.*, 2002, Montgomery & Chazdon, 2002; Elemans, 2004).

As análises da razão F_v/F_m não mostraram valores que indiquem estresse fisiológico crônico (Bolhar-Nordenkampf *et al.*, 1989) em relação às variáveis ambientais analisadas, com exceção de *S. unilateralis*, que tendeu a apresentar maior estresse nas porções mais argilosas do solo. Isso sugere que, em geral, a amplitude de luz na qual as plantas foram observadas (6 a 10% de abertura de dossel) e as condições hídricas do solo não foram prejudiciais a ponto de causar estresse fisiológico crônico. No entanto, a leve tendência ao estresse fisiológico em ambientes mais argilosos, constatada para *S. unilateralis*, é um resultado esperado de acordo com estudos que mostram maior abundância desta espécie em partes mais arenosas do solo, onde a umidade é maior (Costa, 2004). Portanto, isto sugere que as condições luminosas típicas de sub-bosque, às quais estavam submetidas a maioria das plantas medidas, não representam fator de estresse fisiológico para estas espécies. Talvez o que represente este risco sejam mesmo as condições hídricas do solo, em grande parte associadas à topografia, podendo constituir um filtro independente das condições de luz (Davis *et al.*, 1998).

As áreas inclinadas parecem ter favorecido em parte algumas espécies, como *M. spicatum* e *C. altissima*, talvez por oferecerem algumas vantagens. O balanço foliar relativo positivo nas áreas inclinadas para *M. spicatum* pode ser um indicativo de que a espécie tenha dificuldade inicialmente em estabelecer-se nestas áreas (já que é pouco abundante nelas), mas que depois disso consiga prosperar. Desta forma, a limitação na abundância dependeria da dispersão e/ou do estabelecimento inicial. As encostas, contendo maiores distúrbios geradores de clareiras (Gale & Barford, 1999) e arquitetura mais irregular (Kabakoff & Chazdon, 1996), podem estar propiciando melhores condições de luz para um balanço foliar positivo. Plantas suscetíveis à seca podem não resistir por muito tempo nos platôs, podendo isso explicar certos padrões de distribuição de espécies observados (Engelbrecht *et al.*, 2007), tendo em vista o maior rigor das secas já registrado nestes ambientes (Daws *et al.*, 2002). As áreas de baixio possuem maior disponibilidade de água que as encostas (Baker *et al.*, 2003). No entanto, já foi demonstrado que os solos de encostas podem apresentar maiores teores de nitrogênio e carbono (Luizão *et al.*, 2004), e maior potencial de retenção de água (Daws *et al.*, 2002; Luizão *et al.*, 2004) do que os solos dos baixios. Então, a maior luminosidade que pode adentrar nestes pontos do gradiente topográfico e o gradiente de disponibilidade de água no solo, juntos propiciam um nicho favorável para plantas sensíveis à seca dos platôs, podendo

ser refúgios nos períodos mais secos (Daws *et al.*, 2002; Engelbrecht *et al.*, 2007). Algumas espécies são mais abundantes nas encostas (Kinupp & Magnusson, 2005; Engelbrecht *et al.*, 2007), enquanto outras, talvez tolerantes à seca, são mais abundantes nos platôs (Costa, 2006). Embora o ambiente de baixio seja bastante favorável à vida das plantas pela disponibilidade de água, isso representa também maior densidade de indivíduos no sub-bosque. As encostas podem conferir locais livres para colonização (Costa 2006).

Diferente disto, a espécie *T. dicksonioides* não apresentou boa performance em áreas inclinadas, enquanto que para *S. unilateralis* estas porções do gradiente topográfico parecem ter sido indiferentes. No caso da primeira espécie este é um resultado bastante surpreendente, já que ela é muito abundante nas áreas mais inclinadas da reserva (Costa *et al.*, 2005). Desta forma, os parâmetros de crescimento de *T. dicksonioides* não suportam a hipótese de que o ambiente atue como filtro, selecionando as espécies capazes de nele sobreviverem. Alta dispersão de esporos e locais livres para a colonização podem fazer com que as encostas tenham alta densidade de plantas desta espécie, mesmo que as condições para o crescimento não sejam ideais. Este caso aponta a existência de efeitos de massa que tendem a obscurecer as relações entre espécies e ambiente.

6 CONCLUSÃO

Os resultados sugerem que o crescimento em área foliar de algumas espécies é bastante sensível a pequenos incrementos de luz, e que os níveis encontrados em média no sub-bosque não representam fator de estresse fisiológico para as plantas deste ambiente. A variável que representou um potencial causador de estresse fisiológico foi a textura do solo, que determina em parte o potencial hídrico do mesmo. Os resultados sugerem que a limitação na distribuição das espécies deve depender dos processos de dispersão e/ou estabelecimento inicial. Como neste estudo não foram avaliadas plantas muito jovens, não é possível afirmar que não exista nenhum controle ambiental sobre a distribuição, mas apenas que se houver, este apenas atinge as plantas no início de seu estabelecimento. Os resultados deste estudo sugerem que a maior limitação à distribuição de algumas espécies que são especialistas em solo/topografia deva ser a dispersão e o processo de estabelecimento inicial, já que espécies que são altamente abundantes em determinadas porções dos gradientes de solo/topografia não tiveram neles melhor desempenho. Além disso, o ambiente de sub-bosque não representa grandes limitações de luminosidade e condições hídricas quando a planta já está estabelecida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, L. 1997. Marantaceae (Arrowroot Family). *In*: Mori, S.A.; Cremers, G.; Gracie, C.; Granville, J.; Hoff, M.; Mitchell, J.D. (Eds). *Guide to the vascular plants of Central French Guiana. Part 1*. The New York Botanical Garden, New York. p. 276-284.
- Araus, J.L.; Hogan, K.P. 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. *American Journal of Botany*, 81: 726-738.
- Atsushishida; Nakano, T.; Uemura, A.; Yamashita, N.; Tanabe, H.; Koike, N. 2001. Light-use properties in two sun-adapted shrubs with contrasting canopy structures. *Tree Physiology*, 21: 497-504.
- Baker, T.R.; Burslem, D.F.R.P.; Swaine, M.D. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 109-125.
- Bentley, B.L. 1979. Longevity of individual leaves in a Tropical Rainforest Under-story. *Ann. Bot*, 43: 119-121.
- Bolhar-Nordenkamp, H.R.; Long, S.P.; Baker, N.R.; Oquist, G.; Schreiber, U.; Lechner, E.G. 1989. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, 3: 497-514.
- Boom, B.M. 1997. Rapateaceae (Rapatea Family). *In*: Mori, S.A.; Cremers, G.; Gracie, C.; Granville, J.; Hoff, M.; Mitchell, J.D. (Eds). *Guide to the vascular plants of Central French Guiana. Part 1*. The New York Botanical Garden, New York. p. 360-362.

- Brasil. 1978. Levantamento de Recursos Naturais. Folha AS. 20, Manaus. *In: Projeto RADAMBRASIL*. Ministério de Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral.
- Canham, C.; Denslow, J.S.; Platt, W.J.; Runkle, J.R.; Spies, T.A.; White, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 620-631.
- Cardoso, E.; Schiavini, I. 2002. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). *Revista Brasileira de Botânica*, 25(3): 277-289.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43: 234-240.
- Chazdon, R.L.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72: 553-564.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bioscience*, 41: 760-766.
- Chazdon, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain Forest Understorey Palms. *Journal of Ecology*, 74: 995-1012.
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in ecological research*, 18: 1-63.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86: 101-112.

- Condit, R.; Pitman, N.; Jr, E.G.L.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster, R.B.; Nuñez, P.; Aguilar, S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, H.C.; Losos, E.; Hubbell, S.P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-669.
- Costa, F.R.C. 2004. Structure and composition of the ground-herb community in a terra-firme Central Amazonian forest. *Acta Amazônica*, 34-1: 53-59.
- Costa, F.R.C. 2006. Mesoscale Gradients of Herb Richness and Abundance in Central Amazonia. *Biotropica*, 38 (6): 711-717.
- Costa, F.; Magnusson, W. 2002. Selective logging effects on abundance, diversity, and composition of Tropical understory herbs. *Ecological Applications*, 12(3): 807-819.
- Costa, F.R.C.; Magnusson, W.; Luizão, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93: 863–878.
- Costa, F.R.C.; Senna, C.; Nakkazono, E.M. 2002. Effects of selective logging on populations of two tropical understory herbs in an Amazonian Forest. *Biotropica*, 34(2): 289-296.
- Crawley, M.J. 1986. Life history and environment. In: Crawley, M.J. (Ed). *Plant Ecology*. Blackwell Science, London. p. 73-131.
- Dahlgren, R.M.T.; Clifford, H.T.; Yeo, P.F. 1985. *The families of the monocotyledons*. Springer-Verlang, Berlin, New york, Tokyo.
- Davis, M.A.; Wrage, K.J.; Reich, P.B. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology*, 86: 652-661.

- Daws, M.; Mullins, C.E.; Burslem, D.F.R.P.; Paton, S.R.; Dalling, J.W. 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil*, 238: 79-90.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecological Systems*, 18: 431-451.
- Denslow, J.S.; Schultz, J.C.; Vitousek, P.M.; Strain, B.R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71: 165-179.
- Duivenvoorden, J.F.; Svenning, J.C.; Wright, S.J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science*, 295: 636-637.
- Duque, A.; Sánchez, M.; Cavelier, J.; Duivenvoorden, J.F. 2002. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 499-525.
- Ehrenfeld, J.G.; Han, X.; Parsons, W.F.J.; Zhu, W. 1997. On the nature of environmental gradients: temporal and spatial variability of soils and vegetation in the New Jersey Pinelands. *Journal of Ecology*, 85: 785-798.
- Elemans, M. 2004. Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. *Acta Oecologica*, 26: 197-202.
- Embrapa. 1997. *Manual de método de análise de solo*. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisa de solo. 2º Ed.
- Embrapa. 1999. *Sistema Brasileiro de Classificação de solos*. Brasília, DF, Brasil, Serviço de Produção de Informação- SPI. 1º Ed.

- Engelbrecht, B.M.J.; Comita, L.S.; Condit, R.; Kursar, T.A.; Tyree, M.T.; Turner, B.L.; Hubbell, S.P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in a tropical forests. *Nature*, 447: 80-83.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S.F. & Chazdon, R.L. 1994. Physiological ecology of plants at La Selva. In: Mcdade, L.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. (Eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. University of Chicago Press, Chicago. p. 128-141.
- Forzza, R.C.; Costa, M.A. 2005. Flora da reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Rapateaceae. *Rodriguésia*, 56(86): 177-181.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D. 1999. Gap Light Analyzer – version 2.0. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canadá. Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, NY, USA. www.ecostudies.org/gla
- Fredeen, A.L.; Field, C.B. 1996. Ecophysiological constrains on the distribution of *Piper* species. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, USA. p. 597-618.
- Freiberg, E.; Freiberg, M. 1999. Ritmo de crecimiento y longevidad de follaje del estrato arbustivo en la Reserva Biológica A. Brenes, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 47: (3).
- Gale, N.; Barford, A. 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian Rain Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 415-436.
- Gibbons, J.M.; Newbery, D.M. 2002. Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understory of Bornean lowland rain forest. *Plant Ecology*, 164: 1-18.

- Holttum, R.E. 1986. Studies in the fern-genera allied to *Tectaria* V. *Triplophyllum*, a new genus of Africa and America. *Kew Bull*, 41: 237-260.
- Hopkins, M. J.G. 2005. Flora da reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Rodriguésia*, 56 (86): 9-25.
- Jones, M.M.; Tuomisto, H.; Clark, D.B.; Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94: 181-195.
- Kabakoff, R.P.; Chazdon, R.L. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 779-788.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia*, 43: 251-259.
- Kennedy, H.; Andersson, L.; Hagberg, M. 1988. Marantaceae. *In*: Harling, G.; Andersson, L. (Eds). *Flora of Ecuador*. N° 32. p. 224.
- Kinupp, V.F.; Magnusson, W.E. 2005. Spatial patterns in a understorey shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 363-374.
- Krause, H.; Weis, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The Basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol*, 43: 313-349.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 531p.

- Lemos-Filho, J.P. de. 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(1): 45-50.
- Lovelock, C.E.; Jebb, M.; Osmond, C.B. 1994. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. *Oecologia*, 97: 297-307.
- Lovett, J.C. 1996. Elevational and latitudinal changes in tree associations and diversity in the Eastern Arc mountains of Tanzania. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 629-650.
- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S.; Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592–600.
- Magalhães, L.M.S.; Blum, W.E.H.; Higuchi, N.; Santos, J. 1998. Relações entre o solo e a floresta no estabelecimento de Unidades de paisagens florestais, na Amazônia. *Floresta e Ambiente*, 5(1): 89-103
- Marenco, R.A.; Lopes, N.F. 2005. *Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. UFV, Viçosa. 451p.
- Marques-Filho, A.O.; Ribeiro, M.N.G.; Santos, J.M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV – Precipitação. *Acta Amazonica*, 4: 759–768.
- Mertens, J. 2004. *The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the “Reserva Ducke”, Manaus, Brazil with emphasis on their spatial distribution*. Bachelor thesis. Humboldt University, Berlin.
- Montgomery, R.A.; Chazdon, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131: 165-174.

- Moran, R.C. 1995. Tectariaceae. *In*: Moran, R.C.; Riba, R. (Eds). *Flora Mesoamericana I. Psilotaceae a Salviniaceae*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. p. 195-196.
- Mulkey, S.S. 1986. Photosynthetic acclimation and water-use efficiency of three species of understory herbaceous bamboo (Gramineae) in Panama. *Oecologia*, 70: 514-519.
- Mulkey, S.S.; Smith, A.; Wright, S.J. 1991. Comparative life history and physiology of two understory Neotropical herbs. *Oecologia*, 88: 263-273.
- Oberbauer, S.F.; Clark, D.B.; Clark, D.A.; Quesada, M. 1988. Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia*, 75: 207-212.
- Pearcy, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap, and understory microenvironments. *Functional Ecology*, 1: 169-178.
- Poulsen, A.D.; Balslev, H. 1991. Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 2: 315-322.
- Poulsen, A.D. 1996. Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rainforest in north-west Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 177-190.
- Prado, J. 2005. Flora da reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta - Tectariaceae. *Rodriguésia*, 56(86): 103-104.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M *et al.* 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA, Manaus, Brazil.
- Smith, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical*, 35(1): 111-118.

- Sombroek, W. 2000. Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica*, 30(1): 81-100.
- Taiz, L.; Zeiger, E. 2004. *Fisiologia vegetal*. 3ª Ed. Artmed, Porto Alegre, Brazil. 719p.
- Tuomisto, H.; Poulsen, A.D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography*, 23: 283-293.
- Tuomisto, H.; Poulsen, A.D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science*, 11: 383-396.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. 1994. Distribution of *Pteridophyta* and *Melastomataceae* along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 5:25-34.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. 2005. Environmental heterogeneity and the diversity of pteridophytes and Melastomataceae in western Amazonia. *Biol. Skr.*, 55: 37-56.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W.; Rodriguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science*, 269: 63-66.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Poulsen, A.D.; Moran R.C.; Quintana, C.; Cañas, G.; Celi, J. 2002. Distribution and Diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along Edaphic Gradients in Yasuní National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica*, 34(4): 516–533.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Aguilar, M.; Sarmiento, A. 2003a. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, 91: 743–756.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Yli-Halla, M. 2003b. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian Forests. *Science*, 299: 241-244.

- Turnbull, M.H.; Yates, D.J. 1993. Seasonal variation in the red/far-red ratio and photon flux density in an Australian sub-tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 64: 111-127.
- Vormisto, J.; Phillips, O.L.; Ruokolainen, K.; Tuomisto, H.; Vásquez, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography*, 23: 349-359.
- Vormisto, J.; Tuomisto, H.; Oksanen, J. 2004. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science*, 15: 485-494.
- Walters, M.B.; Reich, P. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology*, 77(3): 841-853.
- Zuquim, G.P.S. 2006. *Diversidade beta da comunidade de pteridófitas de Florestas de Terra firme na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado. INPA/UFAM, Manaus.