



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
PROGRAMA INTEGRADO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**Influência da luminosidade do sub-bosque no crescimento e
características foliares de espécies arbóreas da Amazônia na
fase juvenil**

Helena Cristina Santos Nascimento

**Manaus, Amazonas
Julho 2009**

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Helena Cristina Santos Nascimento

Influência da luminosidade do sub-bosque no crescimento e características foliares de espécies arbóreas da Amazônia na fase juvenil

Orientado: Dr. Ricardo Antonio Marengo

**Fonte de financiamento:
FAPEAM PIPT-1746/08,
MCT/INPA (PRJ 05-127/141)**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia e Recursos Naturais (PPG-BTRN), do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Botânica.

**Manaus, Amazonas
Julho 2009**

FICHA CATALOGRÁFICA

Nascimento, Helena Cristina Santos

Influencia da luminosidade no crescimento e nas características foliares de espécies arbóreas da Amazônia na fase juvenil / Helena Cristina Santos

Manaus: INPA/UFAM 2009.

Dissertação de mestrado

85 p. ilustr.

1. Irradiância 2. crescimento de arvoretas 3. fotossíntese

Sinopse:

Estudou-se a influencia da luminosidade no crescimento, na espessura foliar, na área foliar específica e o efeito da fotossíntese na taxa de incremento anual de espécies arbóreas da Amazônia na fase juvenil.

Palavras-chave: Irradiância, sub-bosque, crescimento de arvoretas, índice de área foliar, fotossíntese, fração de céu visível.

Key words: Irradiance, understory, sapling growth, leaf area index, chlorophyll, photosynthesis, fraction of visible sky.

Aos meus pais, Cleomar e Antonio,

Ao meu irmão Arthur,

Pelo amor e incentivo que recebi durante toda vida,

Ao meu esposo Jefferson,

Pelo amor carinho e companheirismo, compreensão e incentivo às minhas conquistas.

Com muito amor.

Dedico

Agradecimentos

À Deus, pela vida, saúde e por está sempre comigo.

Ao meu orientador Dr. Ricardo A. Marengo, pela orientação dada com dedicação, pelo incentivo ao pensamento crítico, pelos ensinamentos fundamentais ao desenvolvimento deste trabalho, pela amizade e pelos valiosos conhecimentos adquiridos ao longo do curso.

À minha querida amiga Keila Mendes, pela amizade e valiosa colaboração em todas as fases do mestrado, me incentivando e me suportando nos momentos de estresse.

Ao Curso de Pós-graduação em Botânica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, pela possibilidade de ter realizado o curso de mestrado.

À Coordenadora do Curso de Botânica, Dra. Maria Lucia Absy, pelo empenho em buscar o melhor para o curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo auxílio financeiro sob a forma de concessão de bolsa de mestrado.

À toda equipe do laboratório de ecofisiologia de árvores, em especial aos meus colegas Miguel Ângelo, Saul Antezzana, José Cintra, Simone Verdes e Nilvanda Magalhães, pela ajuda dispensada no trabalho de campo e a Dra. Daniela pela paciência e por ter contribuído no esclarecimento de muitas dúvidas.

Aos pesquisadores e amigos do Laboratório de Fitopatologia – INPA - Dra Rosalee A. Coelho Netto, MS Luiz Alberto G. Assis e Sra. Marilene.

Ao laboratório temático de solos, em especial a MS Tânia Pena Pimentel por liberar o laboratório e alguns reagentes essenciais para análise de Nitrogênio, aos Técnicos Orando F. C. Júnior, Raimundo Nonato de Abreu Aquino e Márcio Correia pela atenção e ajuda com as análises de nitrogênio foliar.

As secretárias do Curso de Botânica, Neide e Giselle, pelo carinho e pelo apoio em todos os processos administrativos que realizaram.

Aos funcionários da secretaria da pós-graduação do CFT-INPA, especialmente a Sra. Valdecira e o Sr. Alcione, pelo carinho e bom atendimento, ao motorista Sr. Jesus, que por diversas vezes colaborou na coleta dos dados em campo.

Aos professores e alunos do curso de Botânica, que de alguma forma contribuíram nesses dois anos de curso.

À banca avaliadora da minha aula de qualificação Dra. Roseana Silva, Dra. Astrid Wittmann e Dra. Maristela Farias.

À banca examinadora da minha dissertação, Prof. Elena Melgues, Prof. Ângela Maria Soares, Prof. Diolina, Dra. Roseana Pereira e Dr. João Paulo Delfino, pelas correções e sugestões valiosas para conclusão deste estudo.

À FAPEAM pelo recurso financeiro do projeto PIPT 1746/08.

E à toda minha família, em especial, minhas mães, Liomar e Lucimar, e minha querida avó Helena, que sempre me deram forças para esse sonho fosse realizado.

*“Feliz é o homem que acha sabedoria,
e o homem que adquire entendimento” (Provérbios, 3.13).*

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi determinar o efeito da disponibilidade de luz do sub-bosque da floresta (inferida a partir da irradiância acima do dossel e dos valores de fração de céu visível-FCV no sub-bosque), no crescimento, nas características foliares (área foliar específica e espessura da folha) e taxas fotossintéticas (A) em dez espécies arbóreas na fase juvenil. Também foi estudado o efeito da variação diurna na A , e a relação entre A e as taxas de crescimento das arvoretas. O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (Núcleo ZF-2) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Foram utilizadas espécies arbóreas, na fase juvenil, com até 3 m de altura. As trocas gasosas foram mensuradas com um sistema portátil de trocas gasosas utilizando-se duas folhas por planta e três plantas por espécie. Os dados de crescimento foram coletados nos anos de 2007 e 2008 e as demais variáveis foram coletadas nas épocas de chuva e seca de 2008. A fotossíntese saturada por luz (A_{\max}) e a fotossíntese potencial da folha (A_{pot}) foram medidas com luz saturante e concentração de CO_2 em $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$ respectivamente. O efeito do horário do dia no movimento estomático e nas taxas fotossintéticas (A_{\max}) foi avaliado mediante a coleta de dados entre 06:00 e 18:00h. Os conteúdos de clorofila e nitrogênio foliar foram obtidos respectivamente segundo os métodos de Arnon e Kjeldahl. Finalmente foi avaliado o efeito da irradiância do sub-bosque nas variáveis estudadas. A média de incremento anual em diâmetro (IAD) foi de 0,64 mm, enquanto que incremento anual em altura (IAA) as médias não ultrapassaram 0,08 m. A_{\max} e a condutância estomática (g_s) apresentaram forte variação diurna, sugerindo que a abertura dos estômatos nestas plantas seja modulada por fatores endógenos. A_{pot} permaneceu relativamente constante ao longo do dia, mostrando pouca sensibilidade a variação em g_s . Não houve efeito de A_{pot} em IAA e IAD. Foi observado efeito das épocas do ano (seca e chuvosa) em A_{\max} , índice de área foliar (IAF) e no conteúdo de clorofila. Na área de realização do estudo a média do IAF foi de 5,1, com os maiores índices obtidos na época de maior precipitação. A disponibilidade de luz no sub-bosque teve efeito significativo ($p < 0,05$) em IAA, em A_{pot} e no conteúdo de clorofila. Não foi observado efeito da luminosidade do sub-bosque na espessura, área foliar específica e no IAD. Concluiu-se que as pequenas variações nos níveis de luminosidade do sub-bosque da floresta influenciam as

taxas de incremento somente em altura e que as pequenas variações de luz não foram suficientes para causar modificações anatômicas, particularmente, na espessura foliar e na área foliar específica.

Palavras-chave: Irradiância, sub-bosque, crescimento de arvoretas, índice de área foliar, fotossíntese, fração de céu visível.

ABSTRACT

The objectives of this study were to determine the effect of availability of light in the forest understorey (inferred from irradiance above the canopy and the understorey fraction of visible sky - FCV values) on growth and leaf traits (specific leaf area and leaf thickness), and on the photosynthetic characteristics of ten tree species in the juvenile stage. I also studied the effect of diurnal variation on photosynthetic rates (A), and the relationship between A and growth rates of saplings. The study was conducted at the Experimental Station of Tropical Forestry (ZF2 base) of the National Institute for Research in the Amazon. I utilized tree species in the juvenile stage with up to 3 m height. Gas exchange rates were measured with a portable photosystem system using two leaves per plant and three plants per species. Growth data were collected in 2007 and 2008, whereas the other variables were collected in the rainy and dry seasons of 2008. Light-saturated photosynthesis (A_{\max}) and potential photosynthesis (A_{pot}) were measured at light saturation and CO_2 concentrations of 380 and 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, respectively. The effect of time of day in stomatal movement and the photosynthetic rates (A_{\max}) was assessed by collecting data between 06:00 and 18:00 h. Chlorophyll and nitrogen content were obtained by the Arnon and Kjeldahl's methods, respectively. Finally, I assessed the effect of understorey irradiance on the study variables. Average annual increase in diameter (IAD) was 0.64 mm, while mean annual increase in height (IAA) did not exceed 0.08 m. A_{\max} and stomatal conductance (g_s) showed a strong diurnal variation, suggesting that stomatal opening in these plants is modulated by endogenous factors. A_{pot} remained relatively constant throughout the day, showing little sensitivity to variation in g_s . No effect of A_{pot} on IAD and IAA was observed. The rainy pattern (dry and rainy season) had effect on A_{\max} , leaf area index (IAF) and chlorophyll content. In the study area mean IAF was 5.1, with higher values being observed in the rainy season. A_{\max} was higher in the rainy season. Availability of light in the understorey had a positive ($p < 0,05$) effect on IAA, A_{pot} , and leaf chlorophyll content. There was no effect of understorey light levels on leaf thickness, specific leaf area, and IAD. It was concluded that small variations in light levels at the forest understorey influence growth rates in height, but that the small changes observed in the

understorey irradiance were not large enough as to trigger any anatomical changes in leaves, particularly, specific leaf area and leaf thickness.

Key words: Irradiance, understorey, sapling growth, leaf area index, chlorophyll, photosynthesis, fraction of sky visible.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
Lista de Tabelas	xii
Lista de Figuras	xiii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	3
2.1. Ambiente físico das plantas	3
2.2. Radiação fotossinteticamente ativa (RFA)	3
2.3. Índice de área foliar	4
2.4. Características foliares: área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de nitrogênio e de clorofila	4
2.5. Efeito da temperatura do ar	5
2.6. Relações hídricas	6
2.7. Fixação de carbono e crescimento da planta	6
2.8. Fluorescência da clorofila	7
3. OBJETIVOS	8
3.1. Geral	8
3.2. Objetivos específicos	8
4. MATERIAL E MÉTODOS	8
4.1. Condições experimentais	8
4.2. Variáveis estudadas	10
4.2.1. Características de trocas gasosas	11
4.2.2. Determinação do incremento em diâmetro e altura	12
4.2.3. Determinação da fluorescência da clorofila a	12
4.2.4. Determinação do conteúdo de clorofila	13
4.2.5. Determinação da área foliar específica	13
4.2.6. Índice de área foliar e fração de céu visível	14
4.2.7. Determinação do conteúdo de nitrogênio e da espessura foliar	14
4.3. Condições ambientais	15
4.4. Delineamento experimental e análise estatística	15
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	16
5.1. Condições ambientais	16
5.2. Taxas de incremento anual em diâmetro e altura	17
5.3. Trocas gasosas	21
5.4. Efeito do horário do dia nas trocas gasosas	25
5.5. Luminosidade no sub-bosque	35
5.6. Área foliar específica, espessura foliar, conteúdos de N e clorofila e relação F_v/F_m	43
6. CONCLUSÃO	59
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60
ANEXO	69

Lista de Tabelas

Tabela 1. Espécies estudadas com os respectivos intervalos de altura das arvoretas no início do período experimental.....	10
Tabela 2. Médias dos dados climáticos do sub-bosque, observados no período do estudo, (média \pm desvio padrão - DP).....	17
Tabela 3. Incremento médio anual em diâmetro (IAD) e altura (IAA) em arvoretas de 10 espécies nativas da Amazônia (média \pm DP), nos anos de 2007 e 2008.....	19
Tabela 4. Fotossíntese máxima (A_{max}), déficit de pressão de vapor (VPD) e temperatura da folha (T_{folha}).....	22
Tabela 5. Condutância estomática (g_s), concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_i) e transpiração (média \pm DP) em 10 espécies arbóreas da Amazônia.....	24
Tabela 6. Variação interespecífica nos valores de área foliar específica (AFE) e na relação F_v/F_m (média \pm DP), mostrando diferença entre espécies e entre épocas do ano.....	45
Tabela 7. Variação interespecífica no conteúdo de nitrogênio foliar (N) e na espessura da folha (fresca e seca), mostrando diferença entre espécie (média \pm DP).....	47
Tabela 8. Variação interespecífica nos conteúdos de clorofila (a , b e $a+b$), mostrando diferenças entre época do ano.....	49
Tabela 9. Variação interespecífica na razão clorofila a/b , clorofila/carotenóides e no conteúdo de carotenóides por espécies (média \pm DP), mostrando diferenças entre épocas do ano.....	50

Lista de Figuras

Figura 1. Localização da área do estudo, Estação Experimental de Silvicultura Tropical.....	09
Figura 2. Média da precipitação mensal e desvio padrão, referentes aos anos de 2007 e 2008.....	16
Figura 3. Relação entre as taxas de incremento anual em diâmetro (IAD-A) diâmetro inicial e altura inicial e as taxas de incremento anual em altura (B).....	20
Figura 4. Relação entre as taxas de incremento mensal em diâmetro (IMD - A) e altura (IMA - B) com a precipitação mensal equivalente ao período do estudo.....	20
Figura 5. Variação diurna da condutância estomática (A, g_s) e da fotossíntese saturada por luz (B, A_{max}).....	26
Figura 6. Relação entre fotossíntese máxima (A_{max}) e condutância estomática (g_s).....	28
Figura 7. Efeito da variação diurna na concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_i , A) e a relação C_i / C_a (B) com a condutância estomática (g_s).....	29
Figura 8. Efeito do horário do dia no déficit de pressão de vapor (DPV, A) e na temperatura foliar (T_{folha} , círculos) e do ar (T_{ar} , triângulos, B).....	30
Figura 9. Efeito do déficit de pressão de vapor (DPV, A) e da temperatura foliar (T_{folha} , B) nas taxas de fotossíntese máxima (A_{max}).....	31
Figura 10. Efeito do horário do dia na transpiração foliar (E).....	32
Figura 11. Efeito do horário do dia na fotossíntese potencial (A_{pot} - A) e relação A_{pot}/g_s (B).....	33
Figura 12. Relação entre a fotossíntese potencial (A_{pot}) com a taxa de incremento anual em diâmetro (IAD, A) e altura (IAA).....	35

Figura 13. Relação entre a irradiância média diária no sub-bosque (estimada como a irradiância acima do sub-bosque multiplicado por FCV) e a fração de céu visível (FCV).....	36
Figura 14. Variação sazonal do índice de área foliar (IAF, A) e da fração de céu visível (FCV, B).....	38
Figura 15. Relação entre o índice de área foliar do dossel (IAF – m ² área foliar/m ² superfície) e a fração de céu visível (FCV, fração de abertura do dossel/céu aberto).....	39
Figura 16. Relação entre a fotossíntese potencial (A _{pot}) e a fração de céu visível (FCV, A) e o índice de área foliar do dossel (IAF- B).....	40
Figura 17. Fotossíntese potencial (A _{pot}) em função da irradiância estimada no sub-bosque.....	41
Figura 18. Relação entre as taxas de incremento médio anual em altura (IAA, A) e diâmetro (IAD, B) e a irradiância diária estimada no sub-bosque.....	42
Figura 19. Relação entre o conteúdo de clorofila <i>a+b</i> em função da irradiância diária estimada no sub-bosque.....	52
Figura 20. Relação entre a área foliar específica (AFE, A), espessura seca (B) e espessura fresca (C) e a irradiância diária estimada no sub-bosque.....	54
Figura 21. Fotossíntese potencial (A _{pot}) em função da espessura da folha fresca (A) e seca (B).....	55
Figura 22. Fotossíntese potencial (A _{pot}) em função do conteúdo de clorofila <i>a+b</i>	56
Figura 23. Relação entre a área foliar específica (AFE) e o conteúdo de nitrogênio da folha (A) e com as médias de incremento anual em altura (IAA, B).....	58

1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais compreendem 41% do total de florestas do planeta e são responsáveis por metade do carbono fixado pelas plantas, desempenhando função importante no balanço global do carbono e na redução dos efeitos derivados da deposição de carbono na atmosfera (Falkowski *et al.*, 2000). Recentemente vários estudos sugerem que as florestas primárias estejam aumentando seu estoque de carbono, funcionando como um “depósito” de carbono (Phillips *et al.*, 1998; Malhi *et al.*, 2002; Phillips *et al.*, 2002). Estudos revelam que as florestas de terra firme da Amazônia possuem cerca de 30% do estoque global de carbono vegetal, desse total mais de 50% encontra-se na biomassa dos tecidos lenhosos como troncos, galhos e raízes grossas (Brown *et al.*, 1995).

O acúmulo de biomassa pelas plantas é determinado por vários fatores, incluindo a área foliar, a capacidade fotossintética individual das folhas e a disponibilidade de nutrientes no solo (Larcher, 2000). Desse modo, os ganhos de biomassa e o crescimento das plantas estão fortemente relacionados a atividade fotossintética. No entanto esse processo fisiológico depende de alguns fatores ambientais tais como, disponibilidade de água, concentração de CO₂, nutrientes, temperatura e luminosidade, sendo um dos principais fatores que limitam a atividade fotossintética e o crescimento de árvores em florestas densas, como é o caso das florestas tropicais.

Neste contexto a luz possui papel fundamental para as plantas, sendo essencial para processos fisiológicos presente ao longo de sua vida (desde a germinação até o estabelecimento) (Salisbury & Ross, 1992). Os diferentes níveis de intensidade luminosa estimulam nas plantas o desenvolvimento de adaptações tanto morfológicas quanto fisiológicas (Salisbury & Ross, 1992).

Além da luminosidade, o regime hídrico também pode afetar a taxa de crescimento e as oscilações em diâmetro da planta ao longo do ano. As variações no teor de água da planta podem afetar o diâmetro das árvores ao alterar a hidratação da madeira ou do súber (Simonneau *et al.*, 1993). Além disso, a baixa umidade no solo leva à diminuição gradual da fotossíntese pela maior resistência à fixação do CO₂ em decorrência do fechamento dos estômatos (Nepstad *et al.*, 2002). Quanto ao ambiente luminoso, as plantas respondem a variações na disponibilidade de luz com modificações nas características das folhas relacionadas à fotossíntese, tais como modificações na razão clorofila *a/b*, espessura foliar, no conteúdo de nitrogênio, na densidade estomática e/ou via

alterações na proporção de tecidos fotossintetizantes em relação aos não fotossintetizantes, o que finalmente leva a modificação na distribuição de biomassa (Popma & Bongers, 1991).

A estrutura das florestas tropicais determina que apenas pequenas quantidades de luz cheguem ao sub-bosque da floresta (Januário *et al.* 1992). Muitos estudos do comportamento de espécies arbóreas tropicais em relação à variação de luz têm sido realizado cultivando plantas em níveis constantes de luz, entretanto, na natureza uma mesma plântula experimenta variações na intensidade de luz, devido à abertura ou ao fechamento de clareiras. Em regiões com vegetação densa, como a floresta amazônica, a disponibilidade de luz no sub-bosque é bastante reduzida, comumente menos de 1% da radiação solar plena (Marenco & Vieira, 2005). As oscilações na quantidade de luz que atinge o sub-bosque da floresta estão fortemente relacionadas ao horário do dia, épocas do ano, movimentação de copas bem como à queda de árvores (Osunkoya & Ash, 1991; Lee *et al.*, 1997). Além disso, fatores como a topografia, a estrutura da floresta (principalmente altura do dossel, densidade de indivíduos), a nebulosidade e outros fatores climáticos determinam tanto a quantidade de luz como a qualidade luz que atinge o sub-bosque da floresta (Hogan & Machado, 2002). Tais fatores podem explicar o baixo acúmulo de biomassa na Amazônia Central, sendo o crescimento em diâmetro em torno de 1 mm por ano (Vieira *et al.*, 2005). Dessa forma, modificações nos níveis de luminosidade, na qual uma espécie está adaptada, podem condicionar diferentes respostas fisiológicas em suas características bioquímicas, anatômicas e de crescimento (Atroch *et al.*, 2001).

Assim sendo, o objetivo principal deste estudo foi determinar o efeito da luminosidade do sub-bosque da floresta no crescimento, assim como as possíveis modificações nas características fisiológicas e anatômicas relacionadas direta ou indiretamente ao processo de assimilação de carbono via fotossíntese.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Ambiente físico das plantas

Durante o crescimento das árvores em florestas úmidas tropicais, o regime de luminosidade é muito variado, com baixa intensidade na fase juvenil (no sub-bosque) e elevada na fase adulta (topo da copa). Além da variação de longo prazo, o regime de luz no sub-bosque é caracterizado por alta variabilidade dos feixes de radiação direta (“*sunflecks*”) que penetram no dossel da floresta (Fetcher *et al.*, 1994; Marengo & Vieira, 2005). A duração dos sunflecks é dependente de muitos fatores, tais como, tamanho e geometria da abertura e das folhas, densidade e orientação das folhas, latitude, estação do ano, presença de nuvens e altura do dossel (Dalling *et al.*, 1999).

Embora plantas do sub-bosque sejam capazes de manter um balanço positivo de carbono na ausência de sunflecks, a luz continua sendo o principal fator ambiental limitante para o crescimento e reprodução em ambiente de sub-bosque de floresta úmida tropical. Entretanto, plantas de sub-bosque adaptadas à sombra podem exibir mecanismos fisiológicos para o uso eficiente dos sunflecks. Para muitos micro-ambientes do sub-bosque, entretanto, a duração dos sunflecks não são suficientemente longos para efetuar a completa indução das enzimas da fotossíntese, principalmente a Rubisco (Chazdon & Pearcy, 1991).

2.2. Radiação fotossinteticamente ativa (RFA)

Na copa da árvore, nem toda a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) incidente é interceptada ou absorvida pelas folhas. Isso porque, ao atingir a lâmina foliar uma fração é refletida para a atmosfera e outra é transmitida, dependendo de fatores da planta e do ambiente. O índice de área foliar determina o quanto de radiação será absorvida pela planta.

Além da quantidade de luz no sub-bosque, a qualidade da radiação também exerce efeito sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas. A luz que passa através de um dossel da floresta tem pouca proporção de radiação nos comprimentos de onda vermelho e azul. Por isso, há redução na relação de vermelho a vermelho distante (V/V_D) de 1,2 em céu aberto para 0,2 no sub-bosque, em sombra densa (Bazzaz & Pickett, 1980; Chazdon & Pearcy, 1991). As plantas, principalmente as pioneiras, são sensíveis a variações na relação V/V_D . Em plantas jovens

quando a relação V/V_D é baixa, observa-se alongamento do entrenó e aumento na área foliar específica (Dalling *et al.*, 1999).

2.3. Índice de área foliar

A folhagem do dossel da floresta é uma característica ecológica importante que indica o efeito integrado de vários fatores tais como condições microclimáticas, dinâmica de nutrientes e herbivoria (Asner *et al.*, 2003), pois é através das folhas que ocorrem as trocas gasosas e energia com a atmosfera. A folhagem da floresta pode ser caracterizada pelo índice de área foliar, que é definido como a área foliar do dossel integrada por unidade de superfície projetada no solo, m^2/m^2 (Watson, 1947). O índice de área foliar está relacionado com a interceptação da água no dossel, trocas gasosas e a radiação no sub-bosque da floresta.

Os métodos diretos envolvem medidas precisas do tamanho e do número de folhas. Em geral, os métodos diretos são usados como referência para a calibração ou a avaliação de métodos indiretos. Os métodos indiretos são não-destrutivos. Com estes métodos, IAF é inferido a partir da transmissão de radiação que passa pelo dossel da floresta. Dentre estes métodos citam-se a fotografia hemisférica e o analisador de dossel (LAI-2000, Plant Canopy Analyser - Li-Cor, NE, EUA), este último destaca-se pela praticidade do manuseio e pelo resultado imediato (Bréda, 2003). Apesar do LAI-2000 apresentar elevado grau de confiabilidade, os métodos diretos são os únicos que permitem a obtenção de valores reais do IAF.

2.4. Características foliares: área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de nitrogênio e de clorofila

Além do IAF, outra característica foliar importante para avaliação de trocas com a atmosfera é a área foliar específica. Estudos mostram que geralmente a área foliar específica (AFE) responde de forma variada às condições ambientais; porém, há um padrão similar encontrado na maioria dos estudos, em que a AFE é influenciada principalmente pela disponibilidade de luz no ambiente (Poorter, 1999).

O nitrogênio é um dos elementos minerais de maior essencialidade para o vegetal. Do total de nitrogênio encontrado nos vegetais, cerca de 60% está localizado nas folhas. Além disso, o nitrogênio tem participação na síntese de aminoácidos, é constituinte de proteínas, atua na

formação de ácidos nucléicos e outros compostos importantes no metabolismo celular, com isso, sua falta inibe fortemente o crescimento do vegetal (Marenco & Lopes, 2009).

Outra característica que pode ser utilizada para avaliar as respostas das plantas ao ambiente são os pigmentos fotossintéticos denominados clorofilas. As clorofilas são responsáveis pela captura da radiação luminosa, que finalmente leva a formação de ATP e NADPH e por essa razão são estreitamente relacionadas com a eficiência fotossintética das plantas e conseqüentemente, ao crescimento e a adaptabilidade a diversos ambientes (Almeida *et al.*, 2004). Os conteúdos de clorofila e carotenóides nas folhas estão relacionados com o potencial fotossintético das plantas, pela sua ligação direta com a absorção e transferência de energia luminosa. Também os conteúdos de clorofilas estão relacionados com a adaptação da planta a diversos ambientes. Assim, uma planta com alto conteúdo de clorofila é potencialmente capaz de atingir taxas fotossintéticas mais altas (Chappelle & Kim, 1992).

As concentrações de clorofilas podem variar com o ambiente luminoso em que a planta está adaptada. Em condições de baixa luminosidade (plantas de sombra) apresentam maior concentração de clorofila por unidade de área do que folhas de sol (Boardmann, 1977, Oguchi *et al.*, 2005). Além das concentrações totais, a relação clorofila *a/b* pode variar com o ambiente, diminuindo em baixa luminosidade.

2.5. Efeito da temperatura do ar

A temperatura tem efeito importante na fisiologia da planta. Quando a temperatura excede valores críticos, cujos valores depende de cada espécie, as estruturas e as funções celulares podem ser danificadas, provocando a destruição do cloroplasto (Larcher, 2000). O efeito da temperatura no movimento estomático varia com a espécie. Altas temperaturas podem levar ao fechamento dos estômatos, ao provocar aumentos na concentração de CO₂ na câmara subestomática, seja por aumento na respiração ou pela redução na atividade fotossintética (Salisbury & Ross, 1992).

Segundo Feeley *et al.* (2002) as altas temperaturas causam declínio no crescimento devido ao aumento da respiração de planta que resulta no declínio da assimilação de carbono.

2.6. Relações hídricas

Segundo Larcher (2000), as trocas gasosas na folha podem ser reduzidas principalmente pelo estresse hídrico na planta, causado indiretamente pela alta radiação solar. A aclimação ao estresse hídrico ocorre principalmente devido ao acúmulo de compostos osmoticamente compatíveis, via a osmorregulação, tendo-se observado que a exposição repetida ao estresse hídrico diminui o efeito da escassez de água na fotossíntese, ou seja, favorece o processo de aclimação da planta à baixa disponibilidade de água. Talvez porque a aclimação ao estresse hídrico aumenta a resistência do fotossistema II as altas temperaturas (Valladares & Pearcy, 1997), comumente associadas ao estresse hídrico. A transpiração tem como efeito indireto o arrefecimento da folha.

2.7. Fixação de carbono e crescimento da planta

O crescimento da planta, medido pelo acúmulo de biomassa é o resultado da diferença entre os ganhos de carbono, via fotossíntese, e as perdas de carbono (por respiração, liberação de compostos carbonados voláteis, produção de exsudatos). A fotossíntese é um processo complexo pelo qual plantas e certos tipos de bactérias sintetizam compostos orgânicos na presença de luz. Constitui o principal mecanismo de entrada de energia no mundo dos seres vivos, exceto as bactérias quimiossintetizadoras. Contudo, a eficiência máxima das plantas para converter a energia solar em biomassa é relativamente baixa, em geral inferior a 2%, porque várias perdas ocorrem durante o processo de transformação da energia radiante em biomassa vegetal.

A fotossíntese é influenciada por fatores externos ou internos. Como fatores internos podem ser citados a estrutura da folha e dos cloroplastos, o conteúdo de pigmentos, o acúmulo de produtos da fotossíntese no interior do cloroplasto, a concentração de enzimas e a presença de nutrientes. Como fatores externos podem ser citados a luz, a temperatura, a salinidade, o grau de hidratação e a pressão parcial de CO₂ na atmosfera. A fotossíntese consiste na oxidação da água e na redução de CO₂ para formar compostos orgânicos, levando finalmente à síntese de carboidratos. A fotossíntese é um processo que atenua o impacto do acúmulo de carbono na atmosfera.

Balances de carbono são proveitosos para integrar informações fisiológicas e prováveis respostas às mudanças no seu ambiente, mas a sua determinação é complexa, pois é muito difícil se estimar a taxa de respiração das raízes. Desde modo, o método mais prático consiste em se medir diretamente a taxa de crescimento da planta. Este método tem duas vantagens: primeiro, o crescimento da planta integra os efeitos ambientais nos processos fisiológicos primários (fotossíntese e respiração); segundo, muitos estudos têm mostrado que parâmetros, tais como sobrevivência, capacidade competitiva e reprodução são fortemente correlacionados com o tamanho da planta (Fetcher *et al.*, 1994).

2.8. Fluorescência da clorofila

Fisicamente, a fluorescência é a re-emissão de fótons em um comprimento de onda maior daquele que incidiu na folha, podendo dissipar entre 1 a 3% da energia recebida pela planta (Muller *et al.*, 2001). Assim, a intensidade da fluorescência pode ser determinada expondo a folha a um determinado comprimento de onda e medindo a quantidade de luz re-emitida num comprimento de onda maior. Alguns parâmetros são importantes na medição da fluorescência, a fluorescência máxima (F_m), a fluorescência mínima (F_0) e a relação F_v/F_m . O rendimento quântico máximo do fotossistema II pode ser obtido ao se determinar a razão entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima, representada por F_v / F_m , enquanto que os valores de F_0 parecem ser muito úteis para se inferir sobre a ocorrência de fotoinibição crônica ou dinâmica (Dias & Marengo, 2006).








Embora a quantidade total da fluorescência seja muito pequena (~ 2% de luz absorvida total), a fluorescência da clorofila permite obter informações acerca de mudanças na eficiência fotoquímica e dissipação de calor (Maxwell & Johnson, 2000). Apesar da pequena percentagem da dissipação de energia via fluorescência (1 a 3% do total) sua medição é uma ferramenta muito útil nos estudos de ecofisiologia vegetal.

3. OBJETIVOS

3.1. Geral

Determinar o efeito da luminosidade disponível no sub-bosque no crescimento e características foliares de árvores de dossel na fase juvenil.

3.2. Objetivos específicos

-  Determinar o efeito da luminosidade disponível no sub-bosque no incremento em diâmetro e altura das arvoretas;
-  Determinar o efeito da luminosidade disponível no sub-bosque na capacidade fotossintética, no conteúdo de nitrogênio e de clorofila da folha;
-  Determinar o efeito da luminosidade disponível no sub-bosque nas características estruturais da folhas (área foliar específica e espessura foliar);
-  Determinar o efeito da capacidade de fotossintética da folha no incremento em diâmetro e altura das arvoretas;
-  Determinar a relação entre a taxa de fotossíntese e os conteúdos de clorofila e de nitrogênio da folha;
-  Examinar o efeito do horário do dia nos parâmetros de trocas gasosas, bem como determinar a relação ente fotossíntese e condutância estomática (A/g_s).
-  Avaliar como o índice de área foliar varia em função da sazonalidade da precipitação.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Condições experimentais

O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (Núcleo ZF2), área de Pesquisa da Coordenação de Pesquisa de Silvicultura Tropical (CPST) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada à 60 km ao norte de Manaus (02° 36' 21" Sul, 60° 08' 11" Oeste) (Figura 1).



Figura 1. Localização da área do estudo, Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2).

A vegetação é caracterizada como floresta densa de terra-firme (Higuchi *et al.*, 1997) e os solos são classificados como latossolos, com baixa fertilidade e alta acidez (Ferraz *et al.*, 1998).

A temperatura média anual é de 26,7 °C, apresentando valores médios para as máximas e mínimas de 31,2 °C e 23,5 °C, respectivamente. A precipitação anual é de 2.240 mm (Instituto Nacional de Meteorologia, INMET, média de 1961 a 1990), distribuídos em duas épocas durante o ano, uma chuvosa que ocorre entre outubro e junho, e a outra entre julho e setembro (em geral com menos de 100 mm mês⁻¹). A umidade relativa apresenta uma média anual de 84%, variando

de 77% a 88%. Neste estudo, dados de crescimento de árvores foram coletados nos anos 2007 e 2008, sendo os dados referente as outras variáveis foram coletados em 2008.


Para o estudo foram selecionadas dez espécies de plantas na fase juvenil com até três metros de altura. As repetições foram formadas por três arvoretas por espécie, estando cada amostra em diferentes microambiente dispersos ao longo das trilhas. As espécies estudadas são apresentadas na Tabela 1.

Tabela 1. Espécies estudadas com os respectivos intervalos de altura das arvoretas no início do período experimental.








Espécies	Família	Altura inicial (janeiro de 2007)
1- <i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae	0,76 a 1,57 m
2- <i>Psidium araca</i>	Myrtaceae	1,10 a 1,48 m
3- <i>Protium apiculatum</i>	Burseraceae	1,08 a 1,72 m
4- <i>Guatteria</i> sp.	Meliaceae	1,29 a 1,38 m
5- <i>Unonopsi duckei</i>	Annonaceae	1,11 a 1,69 m
6- <i>Rinorea guianensis</i>	Violaceae	0,61 a 1,20 m
7- <i>Dicypelium manausense</i>	Lauraceae	0,99 a 1,35 m
8- <i>Eschweilera bracteosa</i>	Lecythidaceae	0,57 a 1,21 m
9- <i>Gustavia elliptica</i>	Lecythidaceae	1,27 a 2,65 m
10- <i>Tapura amazonica</i>	Dichapetalaceae	0,76 a 1,60 m

4.2. Variáveis estudadas

Neste estudo, dados de crescimento de árvores foram coletados nos anos 2007 e 2008, e os dados referente às outras variáveis foram coletados em 2008. As seguintes variáveis foram avaliadas:

 Variáveis relacionadas às trocas gasosas (A_{max} , A_{pot} , g_s , E , C_i/C_a);

 Fração de céu visível (FCV) e índice de área foliar (IAF);

-  Incremento em diâmetro e altura;
-  As variáveis da fluorescência da clorofila a (F_0 , F_m , F_v e F_v/F_m);
-  Conteúdo de clorofila;
-  Área foliar específica;
-  Conteúdo de nitrogênio na folha;
-  Espessura foliar;
-  Irradiância acima do dossel da floresta

Para avaliar o efeito da época do ano nas variáveis estudadas os dados foram coletados nas épocas de seca e chuva. Realizou-se uma coleta em cada época do ano, sendo o mês de referência para época de chuva janeiro e para época de seca o mês de agosto.

4.2.1. Características de trocas gasosas

As características relacionadas as trocas gasosas: fotossíntese máxima (A_{max}) e potencial (A_{pot}), condutância estomática (g_s), concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_i), transpiração (E) e déficit de pressão de vapor (DPV) foram mensurados com o auxílio de um analisador de gás infravermelho (Li-6400, Li-Cor, EUA). A fotossíntese máxima (A_{max}) foi definida como a taxa de fotossíntese saturada por luz ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e CO_2 ambiente ($380 \mu\text{mol mol}^{-1}$). Já a fotossíntese potencial (A_{pot}) como a taxa de fotossíntese saturada por luz ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e CO_2 ($2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$). As medidas foram realizadas nas épocas de seca e chuvosa. Em cada época do ano 2008 foram analisadas de uma a três folhas por planta, totalizando, nas duas épocas, 97 folhas analisadas.

4.2.2. Determinação do incremento em diâmetro e altura

As coletas dos dados em diâmetro e altura foram realizadas mensalmente. Para o diâmetro, as medidas foram realizadas a uma altura de 50 cm acima do nível do solo, com auxílio de um paquímetro digital (precisão de 0,01 mm). Realizaram-se duas medidas nas direções norte-sul e leste-oeste para obtenção do valor médio do diâmetro do caule. A altura foi medida no ponto mais alto da arvoreta (gema apical) utilizando uma trena de 3 m. As taxas de incremento médio anual e mensal em diâmetro e altura foram determinadas utilizando as seguintes equações.

$$\text{IMD} = (D_1 - D_0)/t \quad \text{Equação (1)}$$

$$\text{IAD} = (D_1 - D_0)/t \quad \text{Equação (2)}$$

Onde, IMD, incremento mensal em diâmetro (mm); IAD, incremento anual em diâmetro (mm), D_1 , corresponde ao diâmetro final, D_0 diâmetro inicial; t , corresponde ao tempo em meses (Equação 1) ou anos (Equação 2).

$$\text{IMA} = (A_1 - A_0)/t \quad \text{Equação (3)}$$

$$\text{IAA} = (A_1 - A_0)/t \quad \text{Equação (4)}$$

Em que, IMA, incremento mensal em altura (m); IAA, incremento anual em altura (m); A_1 , corresponde a altura final; A_0 , diâmetro inicial, dividido pelo tempo (t , em meses para Equação 3 ou anos para Equação 4).

4.2.3. Determinação da fluorescência da clorofila *a*

Os dados da fluorescência da clorofila *a* foram coletados utilizando um analisador da eficiência da planta (PEA, MK2 – 2024 – Hansatech, GB). Antes de efetuar a medição, as folhas foram aclimatadas ao escuro por 20 min. Foram registrados os valores de fluorescência inicial

(F_0), máxima (F_m), variável (F_v) e a eficiência quântica máxima do fotossistema II ou relação F_v/F_m .

4.2.4. Determinação do conteúdo de clorofila

Para analisar o conteúdo de clorofila e carotenóides, a relação clorofila/carotenóides e a relação clorofila a/b , selecionou-se folhas totalmente expandidas e com bom aspecto fitossanitário. Devido a distância da área do estudo para o laboratório de análise no INPA, as folhas foram colocadas em sacos plásticos e transportados em caixas de isopor contendo gelo, para evitar a desidratação das folhas. A clorofila foi extraída (mesmo dia) retirando-se disco foliares (5 mm de diâmetro), que foram pesados e imediatamente macerados com uma solução aquosa contendo acetona 80% (10 mL / amostra) e posterior determinação espectrometricamente (SP-2000 UV, Spectrum, Shanghai, China), nos comprimentos de onda 480, 645 e 663 nm. Os conteúdos de clorofilas e carotenóides foram obtidos segundo metodologia descrita por Hendry & Price (1993):

$$\text{Clorofila } a \text{ (mg L}^{-1}\text{)} = 12.7A_{663} - 2.69A_{645} \quad \text{Equação (5)}$$

$$\text{Clorofila } b \text{ (mg L}^{-1}\text{)} = 22.9A_{645} - 4.68A_{663} \quad \text{Equação (6)}$$

$$\text{Carotenóides (}\mu\text{mol m}^{-2}\text{)} = [(A_{480} + 0.114A_{663} - 0.638A_{645})V]/(112.5A_f) \quad \text{Equação (7)}$$

Onde: V, indica o volume de extrato (mL); A_f , área foliar (m^2). Os valores de clorofila, foram transformados de unidades de miligramas para micromoles, tendo-se como base a massa molecular desses compostos, isto é, multiplicando por 1,119 (clorofila a) e 1,102 (clorofila b).

4.2.5. Determinação da área foliar específica

Para determinar a área foliar específica (AFE) foram coletadas amostras de folhas (3 a 8, dependendo do tamanho da folha). Mediu-se a área foliar com o auxílio de um medidor de área foliar (Li-3000, Li-Cor, EUA) no mesmo dia em que foram coletadas e logo após, colocadas para secar em estufa com circulação de ar (72°C) até atingirem biomassa constante. Na época de seca, foram coletados círculos e não folhas inteiras para a determinação da área foliar específica, para preservar folhas para a mensuração de outras variáveis (p. ex. A_{max}). O valor da área foliar específica foi determinado como a relação entre área/massa da folha.

4.2.6. Índice de área foliar e fração de céu visível

O índice de área foliar (IAF) foi estimado utilizando-se um analisador de dossel (LAI-2000, Plant Canopy Analyser - Li-Cor, NE, EUA). Este aparelho possui um filtro óptico que restringe a transmissão radiativa para comprimentos de onda menores que 490 nm (abaixo de 490 nm as folhas refletem e transmitem pouca radiação). Um dos sensores foi instalado acima do dossel da floresta numa torre de observação próximo da área do estudo e outro foi utilizado na área experimental.

Além do IAF, o LAI-2000 também calcula a fração de céu visível (FCV) que é a quantidade de aberturas e mini-aberturas no dossel da floresta, variável importante que determina a quantidade de luz que passa pelo dossel e atinge o sub-bosque. Foram realizadas duas coletas em cada época do ano (seca e chuvosa). Os dados de IAF e FCV foram coletados no início da manhã.

4.2.7. Determinação do conteúdo de nitrogênio e da espessura foliar

O conteúdo de nitrogênio foi determinado em apenas na época de chuva, devido o número reduzido de folhas em algumas das espécies estudadas, em função da retirada de folhas para análises de outras variáveis concernentes a este estudo. Para a determinação do conteúdo de nitrogênio foram coletadas de três a quatro folhas por arvoreta, selecionando-se folhas totalmente expandidas, com bom aspecto fitossanitário e tendo valores de SPAD similares. Logo após a coleta, a área foliar foi determinada em um medidor de área (Li-3000, Li-Cor, EUA) e posteriormente levadas para a estufa a uma temperatura de 72 °C, por aproximadamente 72 h (até a obtenção de massa constante). O processo de determinação do conteúdo de nitrogênio foi realizado pelo método de Kjeldahl (Passos, 1996), utilizando 0,1 g de matéria seca por amostra.

A área espessura foliar foi determinada apenas na época seca. Para determinar a espessura foliar utilizou-se uma folha por planta, e dois discos por folha, com 17,2 mm de diâmetro cada. Os discos foram retirados com as folhas ainda frescas, evitando-se as nervuras principais e imediatamente foi mensurada a espessura fresca da folha. Em seguida os discos foram levados a estufa à uma temperatura de 72 °C, até atingirem massa constante, quando finalmente foi mensurada a espessura seca. As espessuras das folhas fresca e desidratada foram quantificadas com um paquímetro digital de precisão (0,01mm).

4.3. Condições ambientais

Foram realizadas coletas de dados de irradiância, temperatura, umidade do ar e precipitação utilizando sensores específicos conectados a um datalogger (Li-1400, Li-Cor, NE, EUA) e um pluviômetro convencional instalados numa torre de observação a 40 metros de altura, a 3,3 km da área do estudo. Instalou-se equipamento similar (medidor de irradiância, temperatura e umidade) na área do estudo. As coletas dos dados climáticos foram realizadas a uma frequência semanal. A irradiância do sub-bosque foi estimada multiplicando-se a média de irradiância total (acima do dossel) pela fração de céu visível do microsítio de cada árvoreta. Para os meses que não foram realizadas as coletas de precipitação, utilizou-se dados da CEPLAC (Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira, 02° 33' 45" S, 60° 01' 57" O), sendo a estação meteorológica mais próxima da área do estudo. Nas épocas de seca e chuvosa foi também determinada a umidade do solo gravimetricamente como a relação: $(S_u - S_c) / S_u$, em que S_u e S_c representam a massa do solo úmido e seco, respectivamente.

4.4. Delineamento experimental e análise estatística

Utilizou-se o delineamento experimental inteiramente casualizado, tendo-se como tratamentos as espécies (10) e as épocas do ano (seca e chuvosa). As repetições foram, três plantas por espécie e de uma a três folhas por planta. Os dados foram submetidos a análise de variância (ANOVA) e as diferenças entre as espécies analisadas mediante o teste de Tukey ($p \leq 0,05$). O efeito das variáveis quantitativas foi verificado por meio de análise de regressão. Utilizou-se o programa estatístico SAEG 9.0 (UFV). No ANOVA considerou-se como unidade experimental “a folha”, pelo fato de folhas da mesma planta apresentarem geralmente padrões fotossintéticos diferentes, em função das condições físicas (sobretudo luminosidade) no entorno da folha. Desse modo, essas variações teriam sido mascaradas, caso apenas a média de cada planta tivesse sido utilizada. Assim, os graus de liberdade (gl) no ANOVA, foram distribuídos como segue: épocas (2 - 1), espécies (10 - 1), interação época x espécie (9 x 1) e resíduo (total (97 - 1) - (2 - 1) - (10 - 1) - 9) = 77. Para os dados de crescimento, a unidade experimental foi a planta individual, os gl foram calculados de forma similar.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Condições ambientais

A precipitação total no ano de 2007 foi de 2.712 mm, valor menor do que o observado em 2008 cuja precipitação foi de 3.516 mm, nesses dois anos apenas em um dos meses a precipitação esteve abaixo de 100 mm (Figura 1). Esses valores estão dentro das médias históricas (INMET, 1961-1990) registradas na região do estudo. A umidade do solo mostrou pouca diferença nas duas épocas do estudo, sendo a média de 31,3% na época chuvosa e 31,1% na época de seca, sendo estes valores próximos ao ponto de saturação do solo ($39 \pm 0,7 \%$).

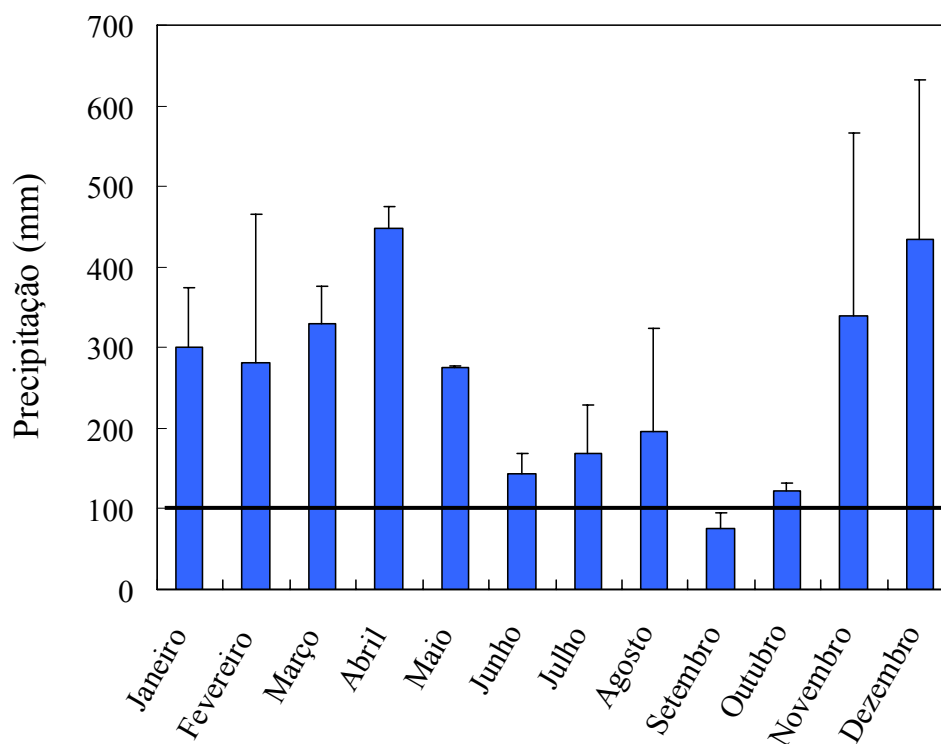


Figura 2. Média da precipitação mensal e desvio padrão, referentes aos anos de 2007 e 2008. A linha horizontal contínua mostra o valor de 100 mm. O mês que aparece abaixo dessa linha é considerado seco.

A temperatura do ar foi similar nas duas épocas do ano (seca e chuvosa) atingindo pico de até 28 °C ao meio dia, as médias oscilaram entre 25,88 °C (época chuvosa) e 25,93 °C (época de seca) (Tabela 2). A média mensal de irradiância acima do dossel variou entre 20,5 e 31,5 mol m⁻² dia⁻¹ respectivamente nas épocas chuvosa e de seca. No sub-bosque a média diária de irradiância variou de 0,28 μmol m⁻² s⁻¹ na época de seca e 0,51 μmol m⁻² s⁻¹ na época chuvosa (Tabela 2). Vale ressaltar que a quantidade de luz que atinge o sub-bosque da floresta variou muito de um ponto a outro, devido as aberturas e mini-aberturas do dossel no microsítio da medição. A média da umidade do ar do sub-bosque mostrou pouca variação, oscilando entre 94,2 a 95,8% nos meses de seca e de chuva respectivamente (Tabela 2). Os valores encontrados neste estudo são similares aos encontrados por outros autores para a Amazônia (Marenco & Vieira, 2005) ou em Florestas Tropicais (Chadzon & Fetcher, 1984).

Tabela 2. Médias dos dados climáticos do sub-bosque, observados no período do estudo (média ± desvio padrão), na época de chuva e de seca de 2008.

Variável	Seca	Chuva
Temperatura média (°C)	25,93 ± 1,75	25,88 ± 1,68
¹ Irradiância total (mol m ⁻² dia ⁻¹)	31,5 ± 5,4	20,5 ± 6,7
² Irradiância sub-bosque (mol m ⁻² dia ⁻¹)	0,51 ± 0,24	0,28 ± 0,14
Umidade relativa (%)	94,2 ± 3,03	95,8 ± 2,5
Chuva (mm)	107 ± 18,3	355 ± 146,9
Umidade do solo (%)	31,13 ± 1,58	31,29 ± 2,01
Umidade do solo saturado (%)	39 ± 0,7	39 ± 0,7

1. Medida acima do dossel numa torre de observação a 40 m de solo.

2. Estimada como a irradiância total acima do dossel multiplicada pela fração de céu visível e não inclui a fração de luz difusa no sub-bosque.

5.2. Taxas de incremento anual em diâmetro e altura

As épocas do ano (seca e chuvosa) não apresentaram efeito sobre as taxas de incremento médio anual em diâmetro (IAD) e altura (IAA) das arvoretas ($p > 0,05$), assim como também a

interação época/espécie não foi significativa. Porém houve diferença significativa ($p < 0,05$) das taxas de IAD e IAA entre as espécies (Tabela 3, 1A em anexo).

A média de IAD foi de 0,64 mm, enquanto que para altura (IAA) as médias não ultrapassaram 0,08 m. *D. manausense* apresentou o maior incremento em diâmetro (1,05 mm ano⁻¹) e o menor em altura (0,02 m ano⁻¹). O menor incremento em diâmetro foi observado em *E. bracteosa* e o maior acréscimo em altura foi apresentado por *R. guianensis* (Tabela 3).

Os resultados das médias de crescimento relatados nesse estudo são menores do que as médias relatadas para espécies com DAP (diâmetro acima do peito) ≥ 10 cm em florestas tropicais (Clark & Clark, 2001) e para Amazônia, 1 mm ano⁻¹ (Vieira *et al.*, 2005). Os baixos valores de incremento em espécies de sub-bosque podem estar relacionado à baixa luminosidade a que as arvoretas estão expostas, limitando a baixa assimilação de CO₂ o crescimento da planta. Além disso, árvores na fase juvenil podem apresentar nenhum crescimento em altura em períodos curtos de tempo (Clark & Clark, 2001).

Muitos estudos têm avaliado o crescimento em diâmetro em árvores adultas da Amazônia (Vieira *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2002), porém ainda são escassos estudos envolvendo crescimento em altura e diâmetro na fase juvenil.

A relação entre o diâmetro e a altura inicial e suas respectivas taxas de incremento anual não apresentaram efeito significativo ($p > 0,05$). No entanto a relação entre diâmetro inicial e IAD indica uma ligação de maior incremento anual em arvoretas que possuíam maior diâmetro inicial. Essa constatação é apoiada por alguns autores como Clark *et al.* (1999) e Vieira *et al.* (2005) que afirmam que árvores de maior diâmetro tendem a apresentar taxas de crescimento maior do que as árvores de menor diâmetro.

Também não houve relação significativa entre as taxas de incremento em diâmetro e altura mensal ($p > 0,05$) com a precipitação (Figura 3A-B). As variações na precipitação ao longo do ano não influenciaram significativamente as taxas de incremento. No entanto, alguns estudos comprovam que a variabilidade no regime hídrico pode acarretar alterações nas taxas de crescimento arbóreo (Clark & Clark, 1994; Vieira *et al.*, 2005; Feeley *et al.*, 2002). De acordo com Vieira *et al.* (2005) árvores com DAP acima de 50 cm, respondem melhor a variações na precipitação do que árvores com DAP menor que 30 cm. Isso pode explicar a falta de relação com a precipitação e as de incremento em diâmetro e altura em espécies na fase juvenil.

Tabela 3. Incremento médio anual em diâmetro (IAD) e altura (IAA) em arvoretas de 10 espécies nativas da Amazônia (média \pm DP), nos anos de 2007 e 2008. Cada valor corresponde à média de três plantas.

Espécies	IAD (mm ano⁻¹)	IAA (m ano⁻¹)
<i>Minuartia guianensis</i>	0,48 \pm 0,72abc	0,05 \pm 0,04ab
<i>Psidium araca</i>	0,81 \pm 0,15a	0,13 \pm 0,08ab
<i>Protium apiculatum</i>	0,54 \pm 0,11abc	0,12 \pm 0,09ab
<i>Guatteria</i> sp.	0,66 \pm 0,34abc	0,06 \pm 0,04a
<i>Unonopsi duckei</i>	0,72 \pm 0,38a	0,05 \pm 0,06b
<i>Rinorea guianensis</i>	1,00 \pm 0,73a	0,15 \pm 0,21a
<i>Dicypelium manausense</i>	1,05 \pm 0,59a	0,02 \pm 0,01b
<i>Eschweilera bracteosa</i>	0,08 \pm 0,10c	0,06 \pm 0,06ab
<i>Gustavia elliptica</i>	0,26 \pm 0,13bc	0,05 \pm 0,015b
<i>Tapura amazonica</i>	0,79 \pm 0,34ab	0,06 \pm 0,07ab
Média	0,64 \pm 0,45	0,08 \pm 0,08
CV (%)	58,2	99,1

Valores nas colunas seguidos pela mesma letra não diferem ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

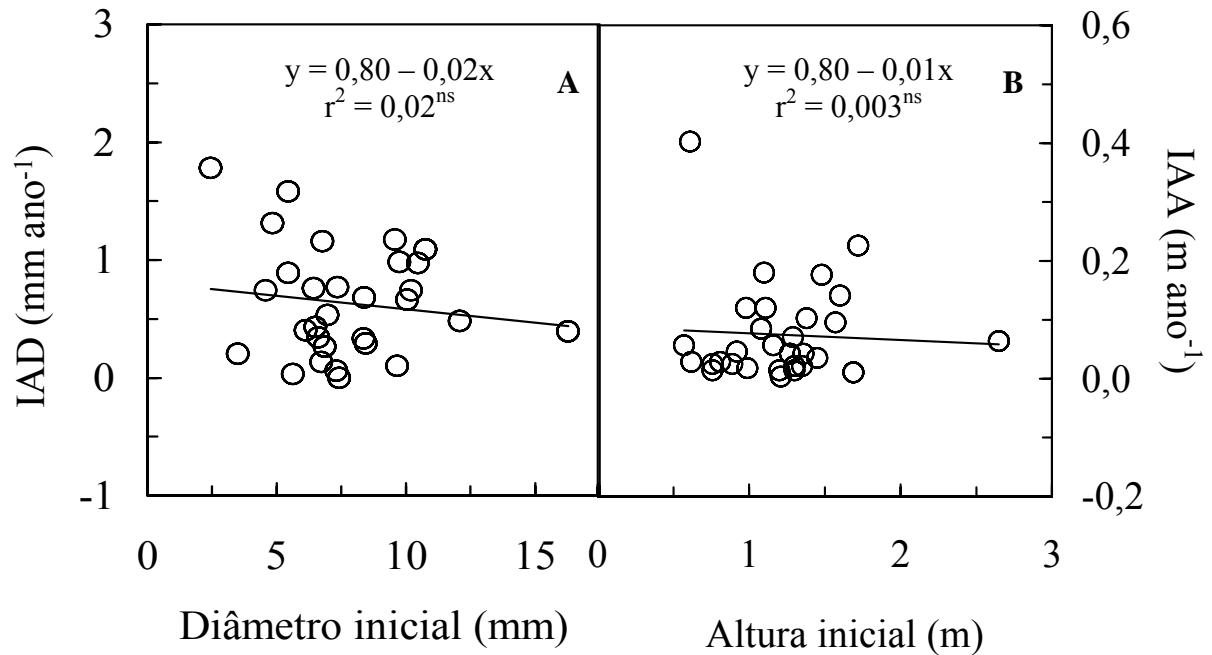


Figura 3. Relação entre as taxas de incremento anual em diâmetro (IAD - A) e diâmetro inicial e altura inicial e as taxas de incremento anual em altura (IAA - B). Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia. ns: não significativo a 5% de probabilidade.

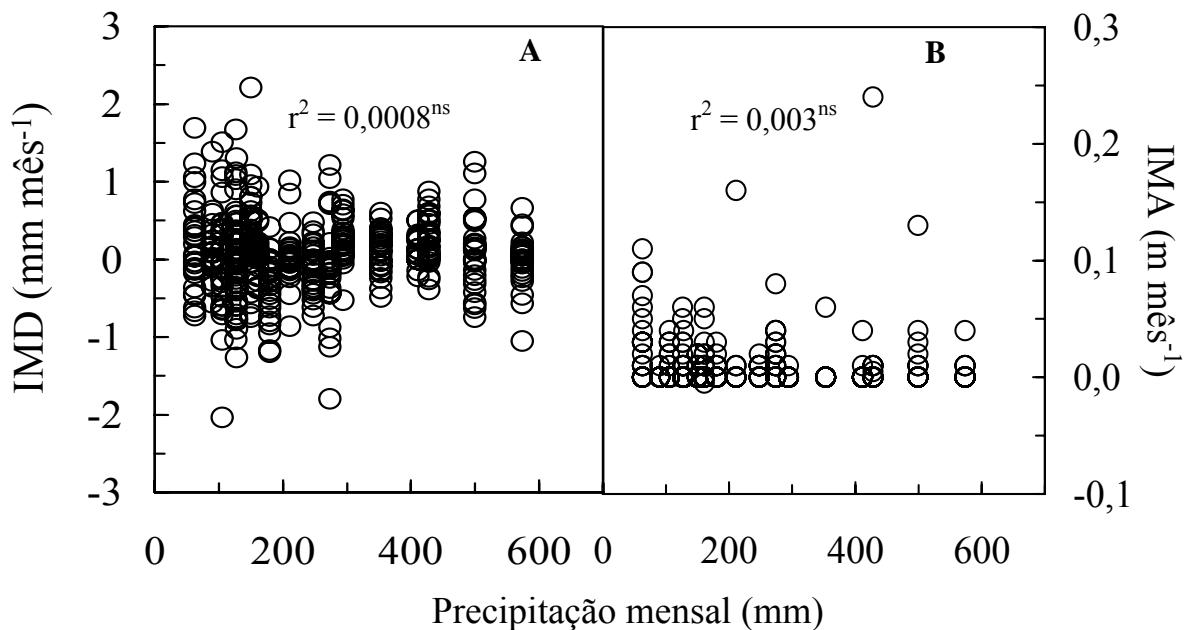


Figura 4. Relação entre as taxas de incremento mensal em diâmetro (IMD - A) e altura (IMA - B) com a precipitação mensal do período de estudo. Dados coletados nos anos de 2007 e 2008, em 10 espécies nativas da Amazônia. ns: não significativo a 5% de probabilidade.

5.3. Trocas gasosas

Houve efeito da época do ano ($p < 0,05$) na fotossíntese máxima (A_{\max}), déficit de pressão de vapor (DPV) e na temperatura da folha (T_{folha}) (Tabela 4, 1A em anexo). No entanto observou-se diferença entre espécies apenas para a condutância estomática (g_s), concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_i) e para a transpiração (E) (Tabela 5, 1A em anexo). Porém a interação época/espécie foi significativa ($p < 0,05$) apenas para a A_{\max} e DPV. Quanto a fotossíntese potencial (A_{pot}), não houve diferença entre épocas, espécies e na interação época/espécie. A média de A_{pot} para todas as espécies nas duas épocas do ano (seca e chuvosa) foi de $8,04 \pm 2,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Os valores máximos de A_{\max} foram observados em *G. elliptica*, com $5,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e os mínimos em *Guatteria* sp., com $1,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tabela 4). Resultados semelhantes de A_{\max} em plantas aclimatadas à sombra foram descritos por McMillen & McClendon (1983) e Kaiser & Kappen (2000).

Em relação ao déficit de pressão de vapor (DPV) os valores são compatíveis para espécies de sub-bosque levando em consideração que a temperatura do ar é relativamente baixa. A T_{foliar} manteve-se quase constante com uma pequena oscilação de $29,5 \text{ }^\circ\text{C}$ a $31,6 \text{ }^\circ\text{C}$ respectivamente para as espécies a *Eschweilera bracteosa* e *Protium apiculatum* (Tabela 4).

Tabela 4. Fotossíntese máxima (A_{\max}), déficit de pressão de vapor (DPV) e temperatura da folha (T_{folha}) (média \pm DP), nas épocas de chuva e seca. As variáveis fotossintéticas foram medidas em luz saturante ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), CO_2 ($380 \mu\text{mol mol}^{-1}$) e temperatura ambiente. Cada valor corresponde à média de dez espécies e três plantas por espécie.

Espécies	A_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		DPV (kPa)		T_{folha} ($^{\circ}\text{C}$)	
	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca
<i>M. guianensis</i>	3,28 \pm 0,75Aa	3,26 \pm 0,46Aab	1,23 \pm 0,05Aa	1,3 \pm 0,19Abc	29,1 \pm 1,0Aa	31,2 \pm 1,8Aa
<i>P. araca</i>	4,39 \pm 0,64Aa	4,13 \pm 0,60Aa	1,22 \pm 0,09Aa	1,42 \pm 0,02Abc	28,9 \pm 1,8Aa	35,6 \pm 0,1Aa
<i>P. apiculatum</i>	3,72 \pm 0,70Aa	1,88 \pm 1,52Bab	1,13 \pm 0,01Ba	1,48 \pm 0,15Aab	30,8 \pm 0,9Aa	31,61 \pm 2,1Aa
<i>Guatteria</i> sp.	3,92 \pm 1,58Aa	1,0 \pm 0,79Bb	1,02 \pm 0,08Ba	1,75 \pm 0,11Aa	28,9 \pm 0,6Aa	30,54 \pm 2,9Aa
<i>U. duckei</i>	4,20 \pm 0,40Aa	3,32 \pm 1,69Aab	1,13 \pm 0,05Ba	1,47 \pm 0,17Aab	31,0 \pm 0,2Aa	30,8 \pm 1,4Aa
<i>R. guianensis</i>	2,69 \pm 0,24Aa	3,71 \pm 1,72Aa	1,21 \pm 0,07Aa	1,26 \pm 0,12Abc	29,2 \pm 1,3Aa	31,65 \pm 0,6Aa
<i>D. manausense</i>	3,46 \pm 1,76Aa	3,65 \pm 1,52Aa	1,25 \pm 0,20Aa	1,25 \pm 0,27Abc	30,1 \pm 1,0Aa	30,57 \pm 1,8Aa
<i>E. bracteosa</i>	3,33 \pm 2,03Aa	2,9 \pm 1,13Aab	1,26 \pm 0,20Aa	1,12 \pm 0,07Ac	30,3 \pm 1,8Aa	29,0 \pm 1,0Aa
<i>G. elliptica</i>	5,12 \pm 1,22Aa	2,81 \pm 1,7Bab	1,07 \pm 0,14Ba	1,33 \pm 0,22Abc	31,3 \pm 1,0Aa	31,11 \pm 2,0Aa
<i>T. amazonica</i>	4,47 \pm 1,28Aa	2,31 \pm 0,79Bab	0,95 \pm 0,02Ba	1,57 \pm 0,07Aab	29,97 \pm 1,2Aa	31,18 \pm 1,4Aa
Média	3,95 \pm 1,22	2,88 \pm 1,5	1,14 \pm 0,13	1,40 \pm 0,22	30,13 \pm 1,13	31,09 \pm 1,8
CV (%)	29,6	45,3	10,1	11,55	3,8	5,62

Valores seguidos pela mesma letra, maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

A condutância estomática média variou de $0,04 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Guatteria* sp. a $0,13 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *G. elliptica* (Tabela 5). Esses valores concordam com os relatados por Kaiser & Kappen (2000) em estudo na Amazônia, que encontraram valores de $0,12 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em espécies de sub-bosque. Em árvores de dossel, g_s pode apresentar valores maiores do que as plantas do sub-bosque. Quanto ao C_i as espécies estudadas apresentaram valores similares, em torno de $300 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$ (Tabela 5).

Quanto aos valores de transpiração, estas variaram com a espécie, entre $0,57 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *Guatteria* sp. e $1,52 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *P. araca* (Tabela 5). Os valores de transpiração obtidos neste estudo são consistentes com valores relatados em espécies da Amazônia, como por exemplo Kaiser & Kappen (2000), que encontraram valores máximos de $2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em temperaturas de $20 \text{ }^\circ\text{C}$ e Marengo & Vieira (2005) com valores de até $0,65 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em plantas na fase juvenil.

A falta de efeito da época do ano em g_s , C_i e E pode ser explicada pela alta umidade do solo observado durante o período do estudo, resultado das chuvas frequentes no mês de agosto (105 mm) tipicamente um mês com baixa precipitação (CEPLAC, 2008). A umidade do solo é um parâmetro importante a ser analisado, pois sua deficiência pode ocasionar à diminuição gradual da fotossíntese, em função da resistência à fixação do CO_2 devido ao fechamento dos estômatos (Nepstad *et al.*, 2002).

Tabela 5. Condutância estomática (g_s), concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_i) e transpiração (E) (média \pm DP) em 10 espécies arbóreas da Amazônia. As variáveis fotossintéticas foram medidas em luz saturante ($1000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$), CO_2 ($380 \mu mol mol^{-1}$) e temperatura ambiente. Médias das épocas de chuva e de seca de 2008.

Espécies	g_s ($mol m^{-2} s^{-1}$)	C_i $\mu mol mol^{-1}$	E ($mmol m^{-2} s^{-1}$)
<i>M. guianensis</i>	0,08 \pm 0,02ab	296,5 \pm 21,7ab	1,07 \pm 0,36
<i>P. araca</i>	0,11 \pm 0,02ab	300,3 \pm 15,2ab	1,52 \pm 0,33a
<i>P. apiculatum</i>	0,05 \pm 0,04b	255,6 \pm 20,4ab	0,64 \pm 0,51b
<i>Guatteria</i> sp.	0,04 \pm 0,04b	279,0 \pm 32,4b	0,57 \pm 0,44b
<i>U. duckei</i>	0,09 \pm 0,04ab	293,2 \pm 23,3ab	1,16 \pm 0,46ab
<i>R. guianensis</i>	0,11 \pm 0,04ab	314,8 \pm 14,5ab	1,35 \pm 0,52ab
<i>D. manausense</i>	0,08 \pm 0,04ab	280,7 \pm 44,9ab	0,96 \pm 0,39ab
<i>E. bracteosa</i>	0,07 \pm 0,05ab	269,3 \pm 48,1ab	0,80 \pm 0,55ab
<i>G. elliptica</i>	0,13 \pm 0,07a	317,5 \pm 22,4a	1,51 \pm 0,71a
<i>T. amazonica</i>	0,12 \pm 0,05ab	313,5 \pm 30,3ab	1,34 \pm 0,60ab
Média	0,09 \pm 0,05	292,10 \pm 43,2	1.11 \pm 0,57
CV (%)	52,8	14,3	46,05

Valores nas colunas seguidos pela mesma letra não diferem ao nível 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

5.4. Efeito do horário do dia nas trocas gasosas

Efeito do horário do dia na condutância estomática e na fotossíntese máxima

A condutância estomática (g_s) foi afetada significativamente pelo horário do dia ($p < 0,05$). Observou-se que g_s mostrou-se insensível aos estímulos de luz ao alvorecer e ao final da tarde, mesmo quando os níveis de luz presentes na câmara foram saturantes. As taxas fotossintéticas (A) assim como g_s apresentaram forte variação ao longo do dia nas espécies analisadas, apresentando valores de A e g_s maiores entre 11 e 14:00 h, tanto para época de seca como para época de chuva, com subsequente declínio no período da tarde (Figura 5A-B).

Embora seja bem conhecido que a luz estimula a abertura dos estômatos (Mooney & Chu, 1983) e que os estômatos abrem em irradiância acima de $2-8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Hsiao *et al.* 1973), logo ao amanhecer a luminosidade foi ineficaz em induzir a abertura dos estômatos, mesmo após uma hora de iluminação contínua na câmara foliar.

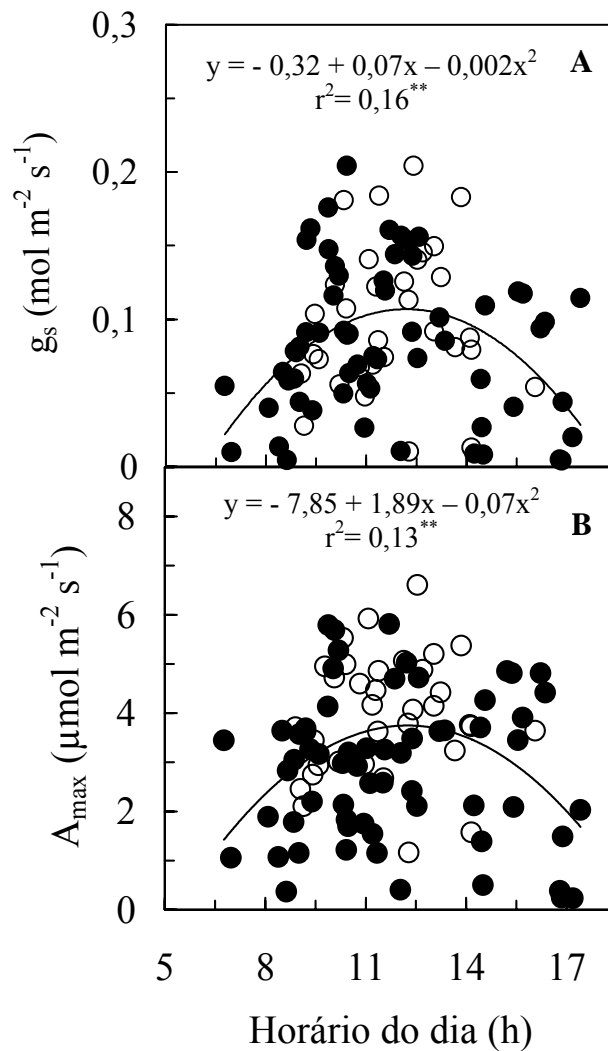


Figura 5. Variação diurna da condutância estomática (A, g_s) e da fotossíntese saturada por luz (B, A_{max}), nas épocas de chuva (círculo aberto, \circ) e de seca (círculo fechado, \bullet) de 2008. Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO_2 $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa uma folha por planta. A linha contínua mostra a tendência observada ao longo do dia. ****** significativo à 1% de probabilidade..

Durante o horário de maior atividade fotossintética observou-se maior temperatura e luminosidade e menor umidade do ar no sub-bosque da floresta, esses fatores influenciam diretamente o aumento da fotossíntese máxima por influenciar a abertura dos estômatos. Padrões similares foram encontrados por Kaiser & Kappen (2000), em estudo realizado com *Aegopodium podagraria* L., uma planta de sub-bosque. Estes autores observaram valores máximos de fotossíntese entre 11 e 14:00 h e declínio da fotossíntese no período da tarde. O aumento da A_{\max} e da g_s nesse período pode ser explicado pelo aumento da luminosidade, conforme descrito por Marengo & Vieira (2005). Além disso, observou-se uma forte relação entre A_{\max} e g_s ($p < 0,01$) (Figura 6). Estes resultados concordam com os relatados por outros autores (Kumar *et al.*, 1999; Park & Furukawa, 1999; Marengo *et al.*, 2006).

O efeito do horário do dia na abertura dos estômatos pode estar relacionada aos fatores microclimáticos do sub-bosque da floresta tais como temperatura, umidade do ar e irradiância. Porém, tais fatores não explicam o efeito do horário do dia no movimento estomático. Isto é, a falta de resposta dos estômatos a luminosidade no início da manhã e ao final da tarde, já que as condições de luz, temperatura e umidade permaneceram bastante uniforme durante o dia. Assim, é mais provável que fatores endógenos tenham contribuído para o efeito do horário do dia no movimento estomático observado neste estudo. Doughty *et al.* (2006) mostraram que os ritmos circadianos contribuem para oscilações diurnas na fotossíntese e em g_s .

Em plantas expostas a luz solar plena, observa-se um padrão diferente no declínio da g_s e fotossíntese no que tange o horário do dia. Nessas plantas o declínio da g_s está fortemente relacionada ao déficit de pressão de vapor. Isso favorece o declínio da g_s nos horário mais quentes do dia (Ishida *et al.*, 1999; Park & Furuakawa, 1999; Machado *et al.*, 2002).

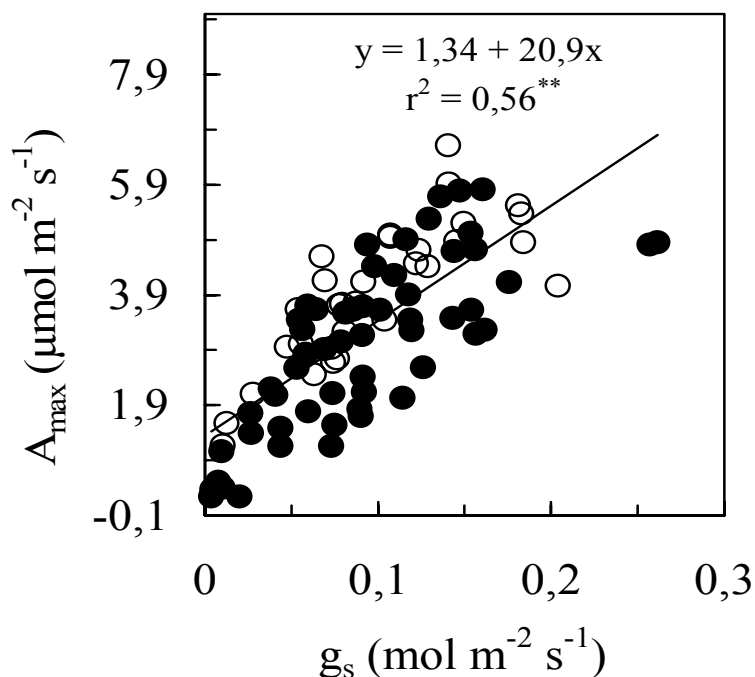


Figura 6. Relação entre fotossíntese máxima (A_{\max}) e condutância estomática (g_s) épocas de chuva (círculo aberto, ○) e de seca (círculo fechado, ●) de 2008. Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO_2 $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa uma folha por planta. ** significativo à 1% de probabilidade.

Efeito do horário do dia na concentração interna de CO_2 (C_i)

Não houve efeito do horário do dia ($p > 0,05$) em C_i , cuja relação pode ser descrita pela equação $y = 160,93 + 22,11x - 0,86x^2$ ($r^2 = 0,03^{\text{ns}}$). Os altos valores de C_i nos horários em que g_s estava baixa (indicado pela seta na Figura 7A) pode ter ocorrido devido a uma supra-estimativa dos valores de C_i . Supra-estimativa no cálculo de C_i tem sido atribuída a desuniformidade na abertura dos estômatos conforme mostrado por Marengo *et al.* (2006) (Figura 7B). Altos valores de C_i em baixas condutâncias (g_s) também levaram a aumentos na relação C_i/C_a em baixos valores de g_s . Este fenômeno foi observado no início da manhã e no final da tarde, período em que foram observados menores valores de g_s em consequência provavelmente, da oscilação

diurna no funcionamento dos estômatos. Essa desuniformidade no movimento estomático pode ocorrer em resposta ao déficit hídrico ou a outros fatores ambientais que eventualmente favorecem as oscilações estomáticas e o surgimento e manchas estomáticas (Pospíšilová & Santrucek, 1994; Marengo *et al.*, 2006).

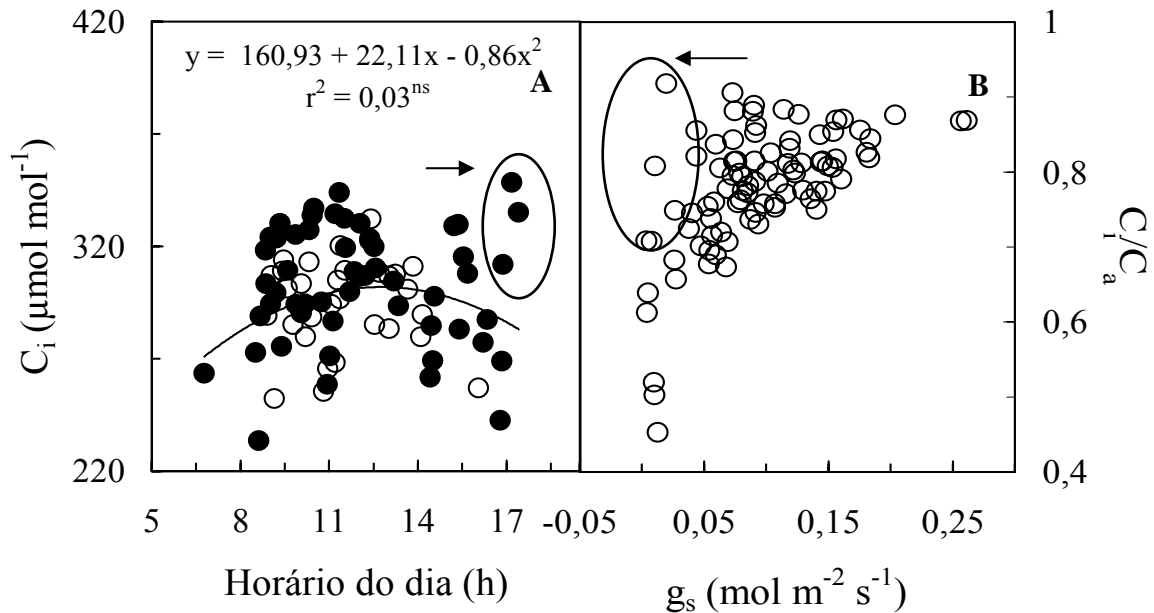


Figura 7. Efeito da variação diurna nas concentração de CO₂ nos espaços intercelulares (C_i , A) e a relação C_i / C_a (B) com a condutância estomática (g_s), nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO₂ $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa uma folha por planta. C_a : [CO₂] na câmara foliar. As setas mostram desvios do padrão esperado. ns: não significativo a 5% de probabilidade.

Efeito do horário do dia no DPV, E e temperatura da folha

O déficit de pressão de vapor da folha (DPV) e a temperatura foliar (T_{folha}) aumentaram gradativamente ($p < 0,05$) ao longo do dia (Figura 8A-B). O aumento do déficit de pressão de vapor pode ser explicado pelo aumento da temperatura do ar (Figura 9B). Isto porque, na medida

em que a temperatura aumenta, normalmente ocorre diminuição na umidade do ar, assumindo que a concentração absoluta de vapor de água permanece constante no sub-bosque da floresta. Neste estudo observou-se um aumento significativo em T_{folha} onde os valores máximos e mínimos, observados ao longo do dia foram, respectivamente, 27 e 34 °C.

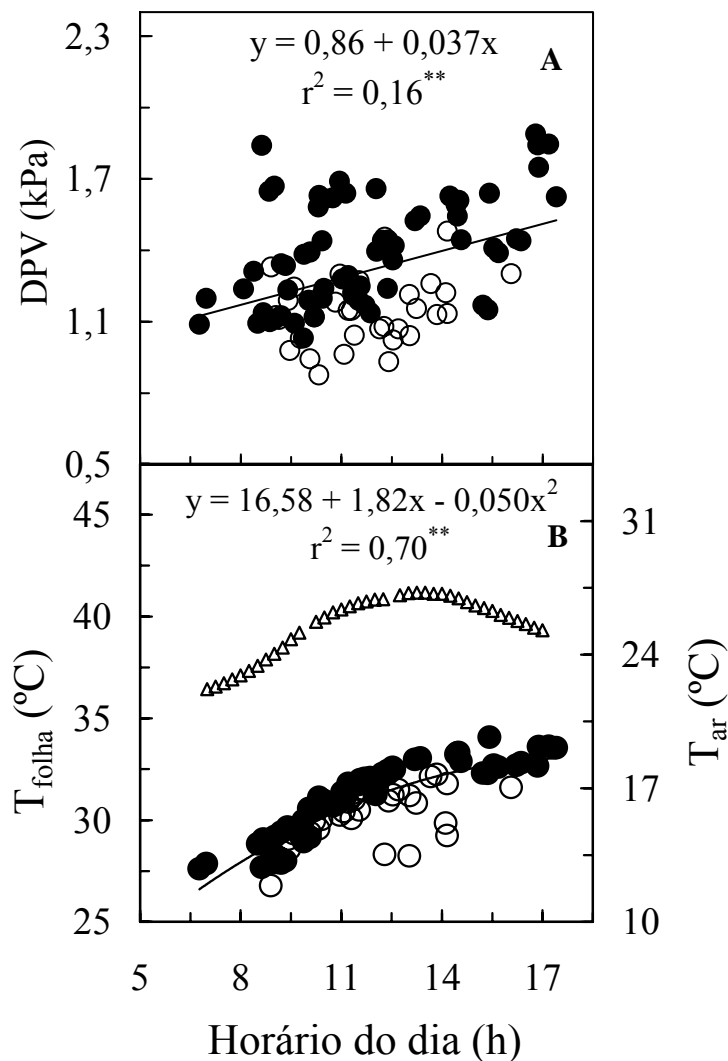


Figura 8. Efeito do horário do dia no déficit de pressão de vapor (DPV, A) e na temperatura foliar (T_{folha} , círculos) e do ar (T_{ar} , triângulos, B). Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, ○) e de seca (círculo fechado, ●) de 2008. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO_2 $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa a média de uma folha. ** significativo à 1% de probabilidade.

O declínio da taxa de fotossíntese com o aumento de DPV (Figura 9A) e da temperatura da folha (Figura 9B) podem estar relacionadas, respectivamente, com a queda da condutância total da folha e da condutância do mesofilo, conforme descrito por outros autores (Medina *et al.*, 1998, 1999; Machado *et al.*, 2002). Resultados semelhantes em espécies de dossel foram descritos por Park & Furukawa (1999) que encontraram padrões de declínio da fotossíntese semelhantes aos encontrados neste estudo. Segundo esses autores em espécies tropicais a redução em C_i e o aumento em DPV que levam ao declínio da fotossíntese está relacionado à diminuição da g_s .

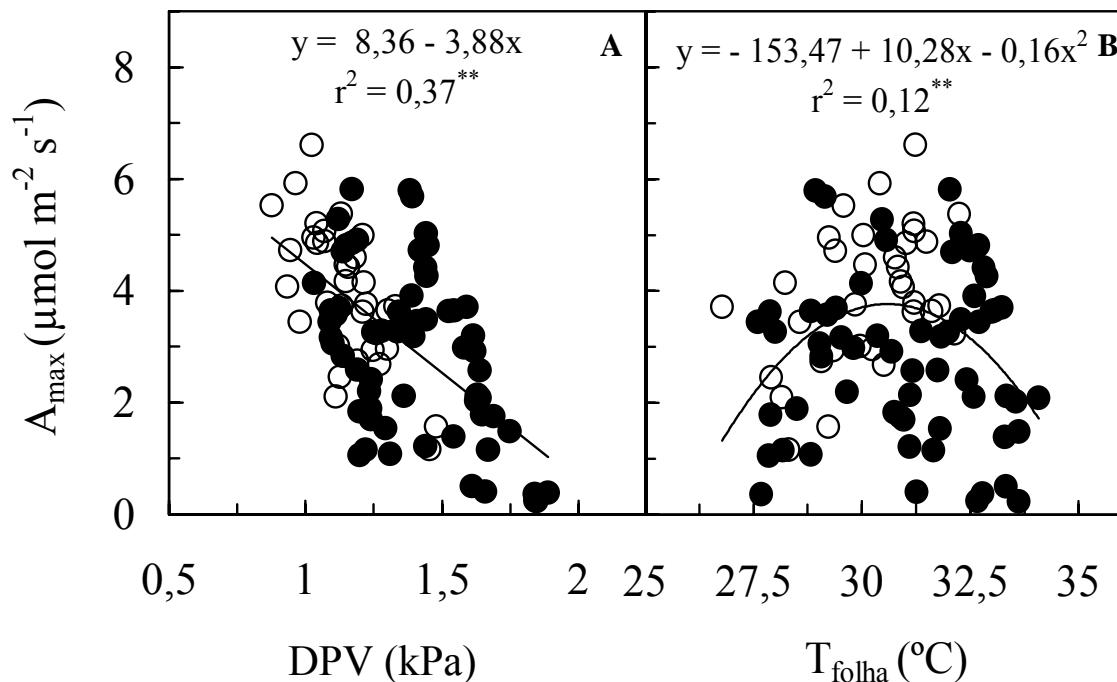


Figura 9. Efeito do déficit de pressão de vapor (DPV, A) e da temperatura foliar (T_{folha} , B) nas taxas de fotossíntese máxima (A_{max}). Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, \circ) e de seca (círculo fechado, \bullet) de 2008. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO_2 $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa a média de uma folha. **: significativo à 1% de probabilidade.

Os valores de transpiração encontrados nesse estudo são menores do que os relatados por Maruyama *et al.* (2005), mas o padrão de declínio ao final da tarde foi semelhante. O aumento da transpiração ao meio dia (Figura 10) foi atribuído à maior temperatura do ar nesses horários, bem como o aumento da g_s . Já o declínio ao final da tarde pode ser explicado pela baixa condutância estomática, pois o fechamento estomático impede a saída da molécula de água da folha para o ambiente externo.

Padrões semelhantes do efeito do horário do dia na transpiração e na temperatura foliar na Amazônia foram descritos em estudos no sub-bosque (Kaiser & Kappen, 2000) com mudas de espécies florestais (Maruyama *et al.*, 2005) e em espécies pioneiras (Ishida *et al.*, 1999). O aumento da temperatura foliar ao final da tarde foi atribuído ao fechamento, quase total, dos estômatos. Isto porque à proporção que os estômatos fecham, diminui-se a transpiração, e como conseqüência a temperatura da folha aumenta, pois a luminosidade dentro da câmara foliar foi mantida constante em $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em todas as medições.

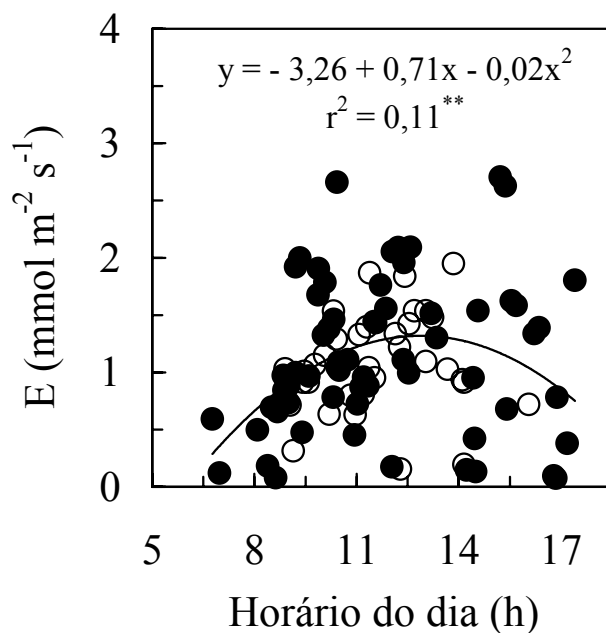


Figura 10. Efeito do horário do dia na transpiração foliar (E). Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, \circ) e de seca (círculo fechado, \bullet) de 2008. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO_2 $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa a média de uma folha. **: significativo à 1% de probabilidade.

Capacidade fotossintética máxima (A_{pot})

A capacidade fotossintética máxima, denominada neste estudo de fotossíntese potencial (A_{pot}) não sofreu efeito ao longo do dia ($p > 0,05$) (Figura 11A). Neste estudo observou-se que a correlação entre A_{pot}/g_s é muito baixa e não significativa ($p > 0,05$) para os valores de g_s observados frequentemente ao longo do dia ($0,005$ e $0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 11A,B). Ao contrário do que ocorre com a A_{max} , a resistência estomática, não foi um fator limitante para as taxas de fotossíntese potencial. Isso mostra que mesmo quando os estômatos estão parcialmente fechados, a elevada concentração de CO_2 na câmara foliar sobrepuja a resistência imposta pelo fechamento parcial dos estômatos, permitindo que uma expressiva quantidade de CO_2 chegue aos espaços intercelulares da folhas, mesmo quando g_s está abaixo de $0,01 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Por este motivo, as outras variáveis fisiológicas e da anatomia foliar foram relacionadas com a capacidade fotossintética máxima (A_{pot}) da folha.

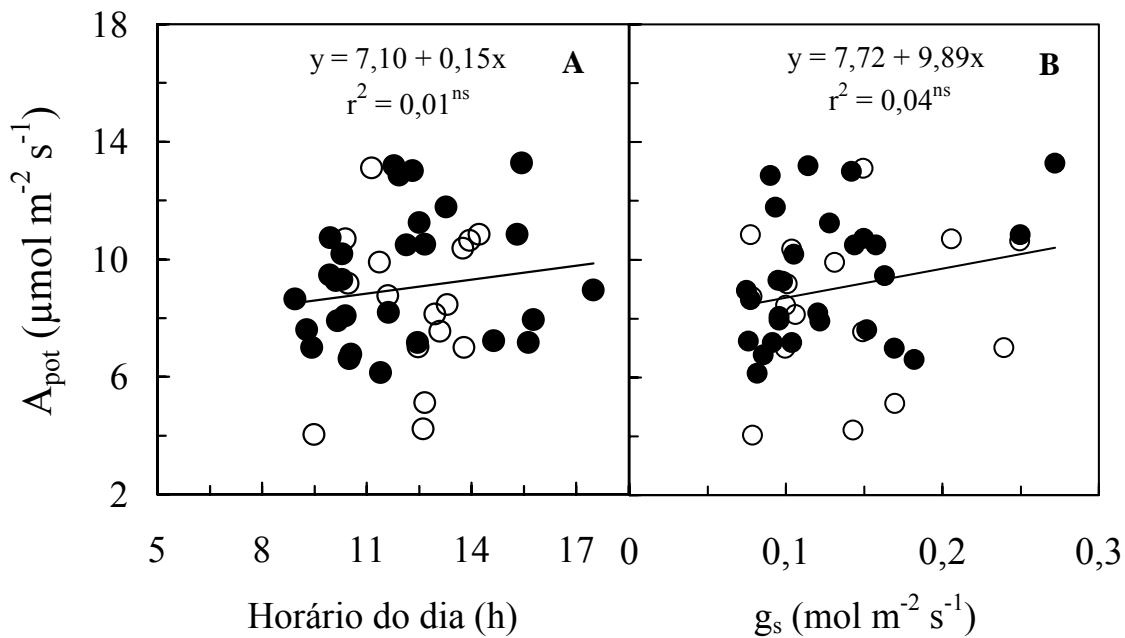


Figura 11. Efeito do horário do dia na fotossíntese potencial (A_{pot} - A) e relação A_{pot}/g_s (B). Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, \circ) e de seca (círculo fechado, \bullet) de 2008. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e CO_2 $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa a média de uma folha. ns: não significativo à 5% de probabilidade.

Como não houve diferença entre espécies e época nas taxas de A_{pot} , o conjunto de dados das duas épocas foi unificado para examinar as variações interespecíficas (Tabela 1A, em anexo).

Efeito da capacidade fotossintética máxima na taxas de incremento

Não houve correlação significativa ($p > 0,05$) entre a fotossíntese máxima (A_{pot}) e a média de crescimento anual (Figura 12A-B). A falta de efeito da fotossíntese (A_{pot}) nas médias de crescimento anual indica que o crescimento (em diâmetro e altura) das arvoretas está relacionado a outros fatores e não somente a capacidade fotossintética da planta. Kruger & Volin (2006) relata uma ligação empírica entre as taxas de fotossíntese e crescimento. No entanto, autores como Gifford & Evans (1981) e Ueda & Shibata (2001) afirmam que, além das taxas de fotossíntese, outros fatores como a área foliar, a força de drenos e a translocação de assimilados também interagem de forma complexa, o que enfraquece a correlação entre as taxas de crescimento e cada um destes fatores analisados separadamente.

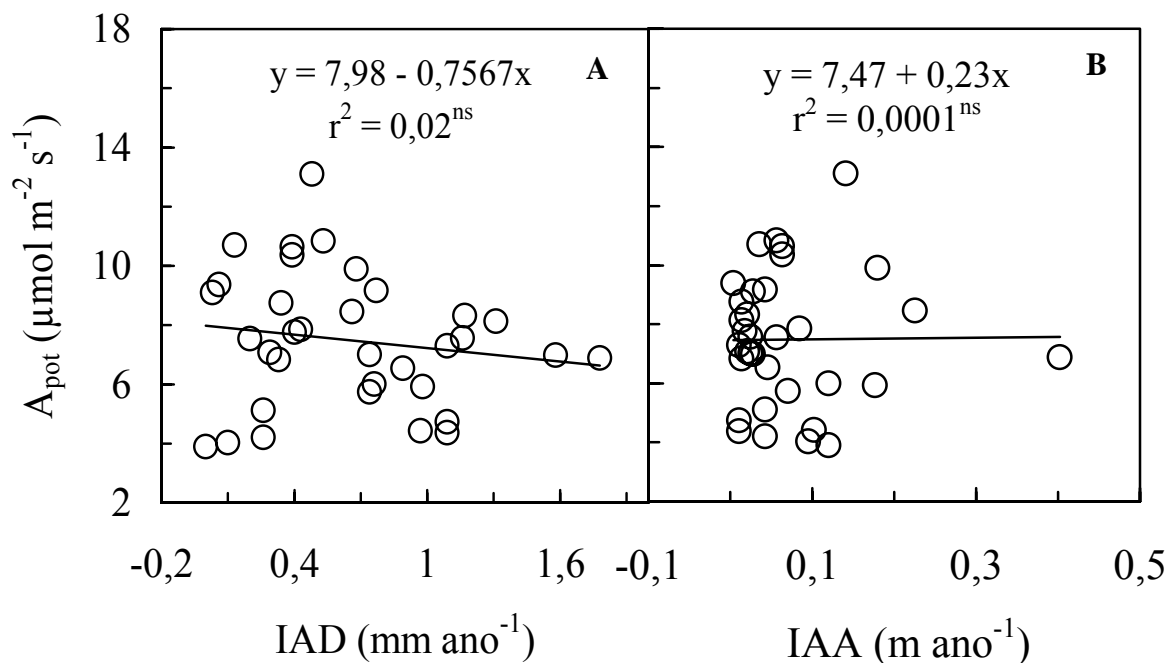


Figura 12. Relação entre a fotossíntese potencial (A_{pot}) com a taxa de incremento anual em diâmetro (IAD, A) e altura (IAA, B). Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, \circ) e de seca (círculo fechado, \bullet) de 2008. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO_2 $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa a média de uma folha, com as médias de incremento de três arvoretas por espécie. ns: não significativo a 5% de probabilidade.

5.5. Luminosidade no sub-bosque

A irradiância que atinge o sub-bosque não é uniforme, sendo uma função das aberturas e mini-aberturas do dossel, que determinam a fração de céu visível (no sub-bosque) em cada microsítio da floresta. Uma estimativa de luminosidade no sub-bosque foi obtida multiplicando a irradiância absoluta acima do dossel pelos valores de FCV. Dessa forma, obteve-se uma estimativa da luminosidade em cada um dos microsítios em que as arvoretas usadas neste estudo cresceram. Observou-se ainda que a quantidade de luz que atinge o sub-bosque da floresta é menor na época de chuva do que na época de seca (Figura 13). A menor irradiância na época de chuva pode ter sido causada pela alta nebulosidade durante os meses de maior precipitação.

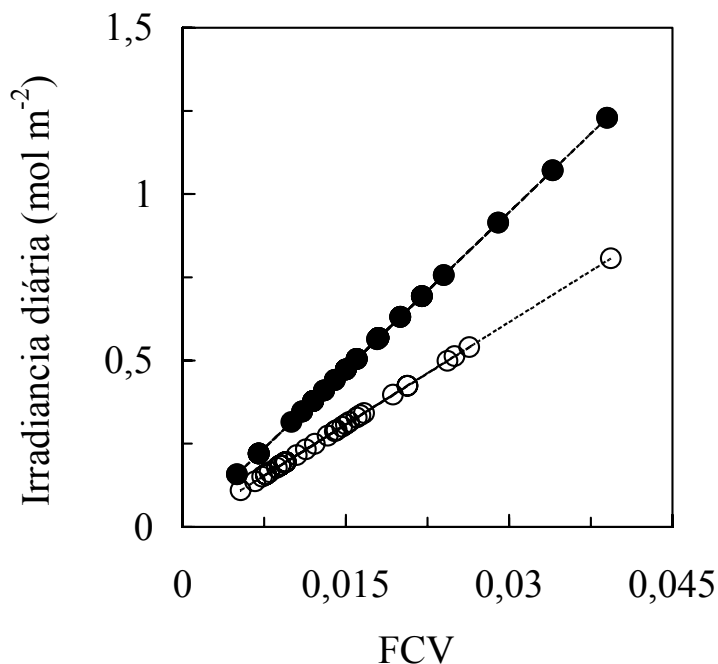


Figura 13. Relação entre a irradiância média diária no sub-bosque (estimada como a irradiância acima do sub-bosque multiplicado por FCV) e a fração de céu visível (FCV), nas épocas de chuva (círculo aberto, ○) e de seca (círculo fechado, ●) de 2008.

Cobertura do dossel da floresta

O índice de área foliar (IAF) teve uma variação pequena, mas significativa ($p < 0,05$) entre as épocas de seca e chuvosa. Porém, não houve diferenças significativas ($p > 0,05$) entre espécies e na interação época/espécie (Tabela 1A, em anexo). A média do IAF na época seca foi $4,9 \pm 0,46$, valor menor que o observado na época chuvosa cuja média foi de $5,3 \pm 0,40$ (Figura 14A). Esses resultados concordam com valores descritos para uma floresta tropical da Costa Rica (Clark *et al.*, 2008), que observaram média de IAF de 6,0. Para a Amazônia, valores de IAF de 5,8 foram relatados por McWilliams *et al.*, (1993).

Neste estudo observou-se maior índice de área foliar no período de maior precipitação, ao contrário do que foi relatado em outros estudos com imagens de satélite (Shabanov *et al.*, 2005; Myneni *et al.*, 2007). Os resultados deste estudo mostram que nas condições do período analisado, a folhagem do dossel tende a aumentar quando a precipitação é mais abundante. No entanto, a maior irradiância na época de seca pode resultar em maior assimilação de carbono nessa época do ano, conforme sugerido por Huete *et al.* (2006).

Diferenças entre estudos de campo e imagens de satélites pode ser devido a limitação no poder de resolução dos métodos espectrorradiométricos, conforme sugerido por Shabanov *et al.* (2005). Não houve diferença significativa no IAF entre os microsítios das espécies, indicando que o ambiente em que as espécies estudadas estavam é de certa forma uniforme.

A fração de céu visível (FCV) não apresentou variação significativa ($p > 0,05$) com as épocas do ano (seca e chuva). A média da FCV para as duas épocas em questão (seca e chuvosa) foi de $0,01 \pm 0,007$. Os valores da FCV oscilaram de 0,005 a 0,034 (Figura 14B). A falta de efeito da época do ano nos dados de FCV mostra que embora IAF e FCV sejam variáveis estritamente relacionadas (Figura 15), a relação entre ambas não é linear o que explica a falta de efeito da época do ano na FCV.

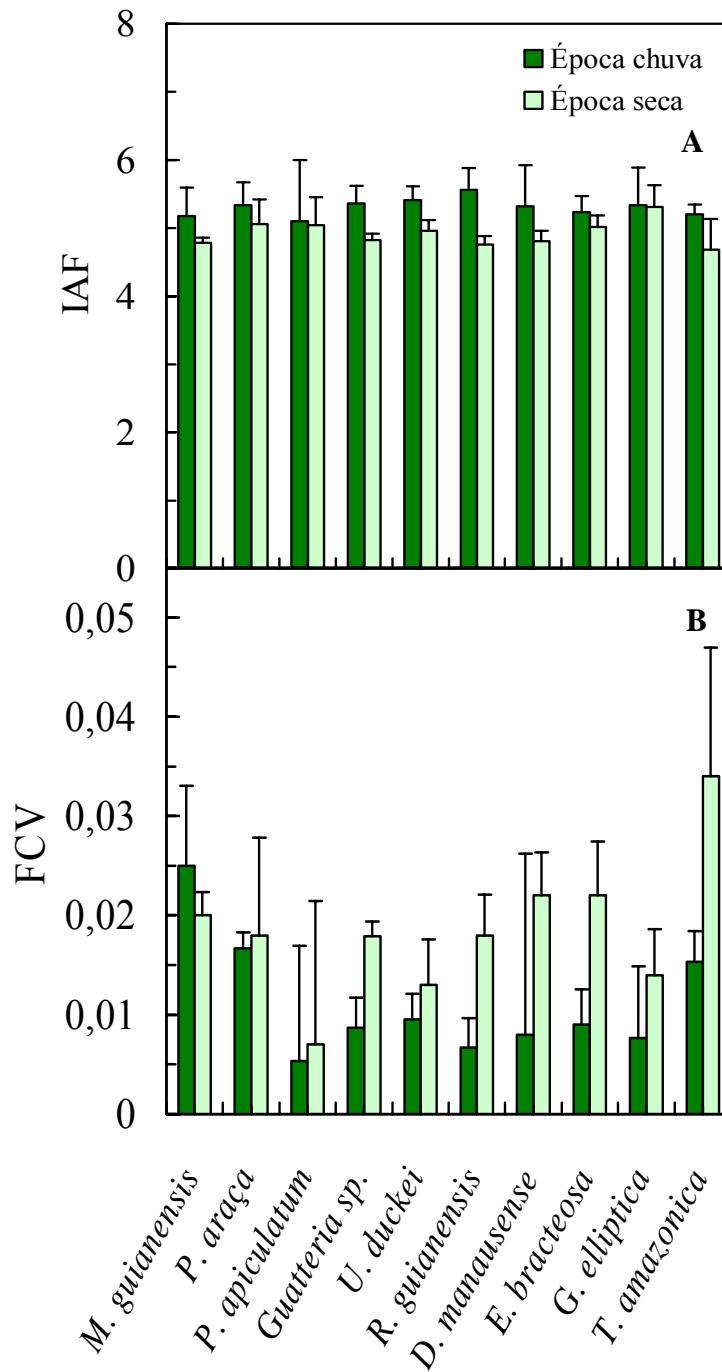


Figura 14. Variação sazonal do índice de área foliar (IAF, A) e da fração de céu visível (FCV, B), nas épocas de chuva e de seca referentes ao ano de 2008.

O índice de área foliar (IAF) teve relação altamente significativa ($p < 0,01$), com a fração de céu visível (FCV) no sub-bosque. Essa relação é possível porque o IAF é quantificado a partir da quantidade de folhagem no dossel; isto é, maior FCV implica em menor IAF (Figura 15). O aumento nos valores do IAF contribui para o declínio na quantidade de luz disponível para o sub-bosque.

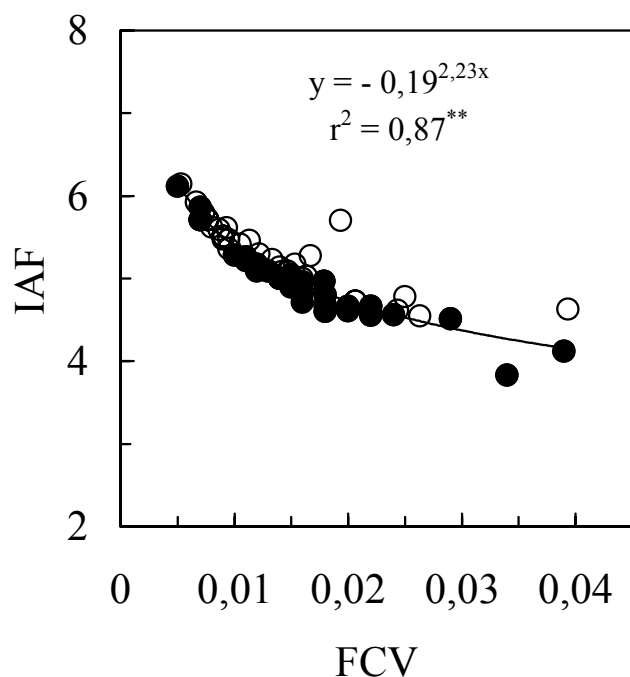


Figura 15. Relação entre o índice de área foliar do dossel (IAF – m^2 área foliar/ m^2 superfície) e a fração de céu visível (FCV, fração de abertura do dossel/céu aberto), (***) significativo a 1% de probabilidade.

A fração de céu visível do sub-bosque teve efeito significativo ($p < 0,01$) com as taxas de fotossíntese potencial (A_{pot}) (Figura 16A), isso mostra que as pequenas aberturas no dossel da floresta causam alterações no ambiente luminoso do sub-bosque, a ponto de influenciar de forma significativa o desempenho fotossintético da planta. Relação similar foi observada para o IAF do dossel (Figura 16B). Isto se explica pela forte correlação que existe entre o IAF e FCV.

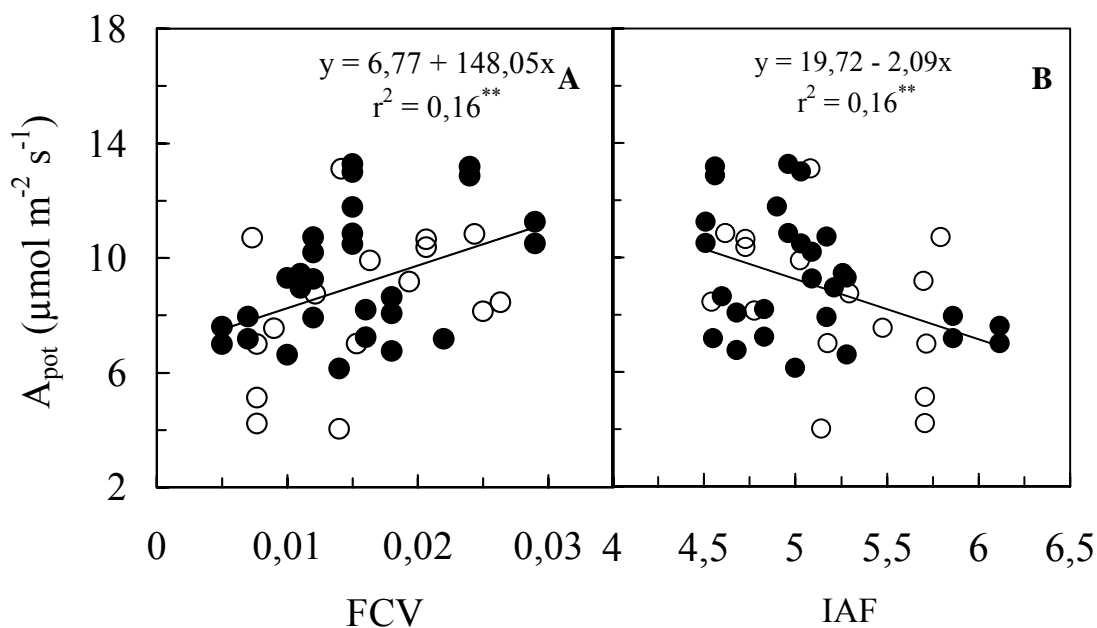


Figura 16. Relação entre a fotossíntese potencial (A_{pot}) e a fração de céu visível (FCV, A) e o índice de área foliar do dossel (IAF- B). Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, \circ) e de seca (círculo fechado, \bullet) de 2008. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO_2 $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa a média de uma folha. **: significativo a 1% de probabilidade.

A irradiância estimada no sub-bosque interferiu significativamente ($p < 0,01$) nas taxas de fotossíntese potencial (A_{pot}) (Figura 17). Esse resultado mostra que as pequenas variações na irradiância do sub-bosque afetam a capacidade fotossintética das arvoretas. Isto mostra que as folhas respondem a pequenas variações na quantidade total de energia recebida num determinado microsítio. Porém, este estudo não permite inferir sobre a capacidade de resposta da folha aos sunflecks, embora, seja relatado por Pearcy (1990) que as folhas de plantas do sub-bosque tenham potencial para responder rapidamente aos sunflecks.

Pearcy (1990) relata que a grande parte dos valores de fotossíntese podem ser atribuídos a utilização do sunflecks pelas folhas das plantas do sub-bosque. Porém deve se considerar um conjunto de fatores que atuam preliminarmente para a assimilação de CO₂, como a condutância estomática, as enzimas fotossintéticas e a taxa de luminosidade do entorno.

Segundo Oguchi *et al.* (2005) o aumento nas taxas de fotossíntese de plantas adaptadas a baixa irradiância, e que passam a receber mais luz, só é possível quando as folhas possuem capacidade para aumentar o tamanho dos cloroplastos nas células do mesofilo; isto é, na interface cloroplasto/espço intercelulares. Esses autores ainda sugerem que plantas que possuem grande espaço vazios nas células do mesofilo (área da membrana celular não ocupada por cloroplastos) conseguem desenvolver-se rapidamente após uma abertura no dossel.

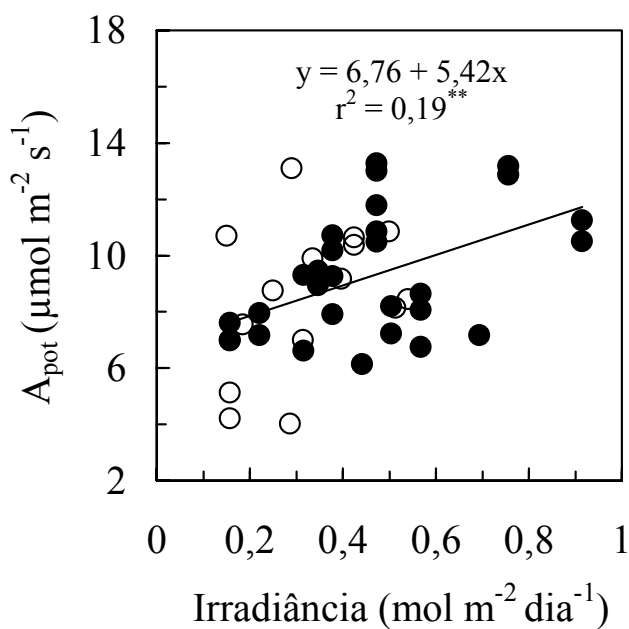


Figura 17. Fotossíntese potencial (A_{pot}) em função da irradiância estimada no sub-bosque. Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, ○) e de seca (círculo fechado, ●) de 2008. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO₂ $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa a média de uma folha. **: significativo a 1% de probabilidade.

Também observou-se uma relação significativamente ($p < 0,05$) da luminosidade do sub-bosque e a taxa de incremento médio anual em altura (IAA) (Figura 18A). Enquanto que o

incremento médio anual em diâmetro (IAD), não mostrou diferenças significativas ($p > 0,05$) com os níveis de luminosidade (Figura 18B). Alguns estudos relatam que plantas que recebem baixa luminosidade, possuem melhor desempenho de incremento em altura em comparação com plantas expostas a maior irradiância (Alvarenga *et al.*, 2003; Poorter & Arets, 2003). Além disso, plantas adaptadas a sombra possuem baixa taxa de incremento em diâmetro (Clark & Clark, 2001).

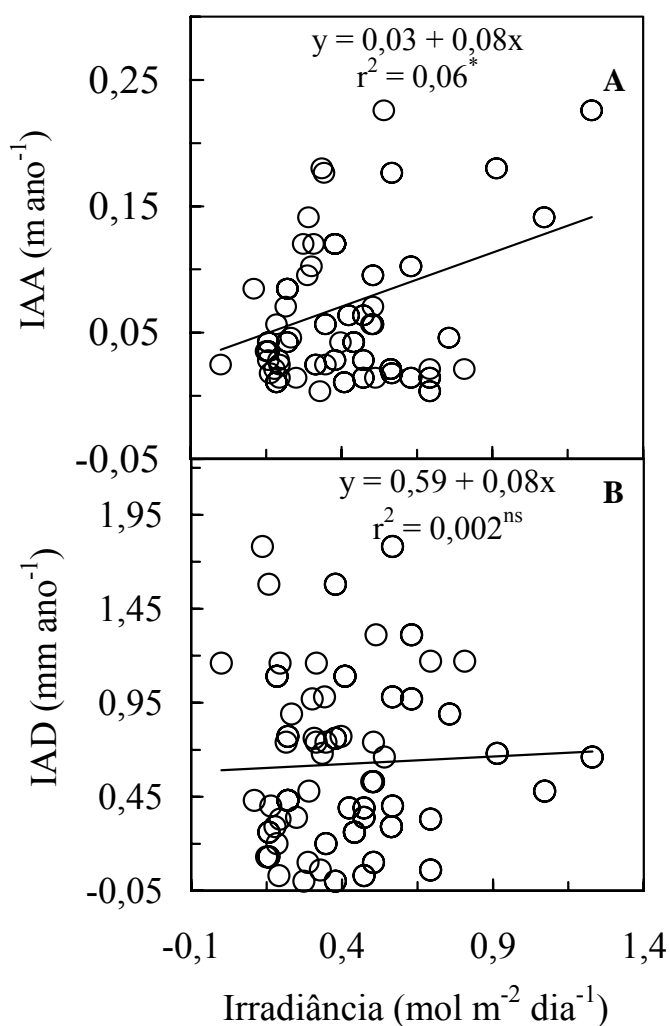


Figura 18. Relação entre as taxas de incremento médio anual em altura (IAA, A) e diâmetro (IAD, B) e a irradiância diária estimada no sub-bosque. Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia. *: significativo a 5% de probabilidade, ns: não significativo a 5% de probabilidade.

A luz é um dos componentes primordiais para o crescimento das plantas, pois fornece energia para a assimilação de CO₂ e sinais que regulam seu desenvolvimento por meio de receptores sensíveis a diferentes intensidades de luz. Para as plantas que vivem no sub-bosque, o número de sunflecks, assim como sua duração, é de grande importância, provocando uma resposta fisiológica das plantas em função dessa heterogeneidade do ‘sunflecks’ (Naumburg & Ellsworth, 2002), fazendo com que aproximadamente 60% do carbono fixado por indivíduos do sub-bosque ao longo do dia seja atribuído aos sunflecks (Chazdon, 1988; Pearcy, 1990; Chazdon & Pearcy, 1991).

Alvarenga *et al.* (2003) em estudo com mudas submetidas a diversos níveis de luminosidade, encontraram melhor desempenho na parte aérea quando submetidas a 70% de sombreamento, em comparação a mudas expostas a luz solar plena. Segundo esses autores, plantas adaptadas a baixas luminosidades tendem a aumentar o acúmulo de matéria seca na parte aérea, como por exemplo, em folhas. O investimento no incremento em altura de plantas adaptadas a ambientes sombreados pode ser atribuído ao maior investimento no alongamento celular, uma estratégia para evitar o ambiente sombreado e alcançar maior luminosidade (Osunkoya e Ash, 1991; Poorter & Arets, 2003).

5.6. Área foliar específica, espessura foliar, conteúdos de N e clorofila e relação F_v/F_m

Houve diferença entre as épocas de seca e chuvosa e entre espécie ($p < 0,05$) na área foliar específica (AFE). A diferença entre épocas nos valores de AFE pode ser atribuída, em parte, ao fato de na época chuvosa terem sido utilizadas folhas inteiras (incluindo nervuras principais) enquanto que na época seca utilizou-se apenas círculos, nas quais as nervuras principais foram evitadas. As nervuras principais contribuem muito com a massa foliar, mas relativamente pouco com a área, com isso, no geral AFE foi menor na época chuvosa do que na seca (Tabela 6). Os valores de fluorescência da clorofila *a* apresentada pela relação F_v/F_m também mostrou diferenças significativas entre as épocas do ano (seca e chuvosa). As diferenças entre espécies na relação

F_v/F_m foi significativa pelo teste F (ANOVA), porém o teste de Tukey não acusou as diferenças entre as espécies, detectadas pelo teste do ANOVA (Tabela 6). Os valores mínimos de área foliar específica (AFE) foram de $12,5 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ na época de chuva a $13,3$ para a época de seca em *P. araca*, enquanto os valores máximos atingiram $19,2 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ na época de chuva e $21,1 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ na época de seca em *Guatteria* sp. (Tabela 6), mostrando que os maiores valores correspondem à época de seca. Valores semelhantes foram relatados por Marengo & Vieira (2005) que encontraram valores de AFE, em espécies de dossel na fase juvenil, entre $15 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ em *Minuartia guianensis* e $24 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ em *Goupia glabra*.

Em geral, plantas que crescem sob baixa luminosidade possuem menor AFE em relação a plantas expostas a altos níveis de luminosidade. Isso ocorre porque a folha tende a expandir sua área para otimizar a absorção de luz, tornando-se menos espessa (Boardmann 1977; Oguchi *et al.*, 2005).

A eficiência fotoquímica do fotossistema II, avaliada pela razão F_v/F_m apresentou valores significativamente maiores na época de seca (0,74 a 0,78) do que na época chuvosa (0,78 a 0,83) (Tabela 6). De acordo com Boardmann (1977), valores da razão F_v/F_m entre 0,75 e 0,85 são característicos de plantas em ótimas condições de crescimento.

Tabela 6. Variação interespecífica nos valores de área foliar específica (AFE) e na relação F_v/F_m (média \pm DP), mostrando diferença entre espécies e entre épocas do ano. Dados coletados nas épocas de chuva e de seca de 2008. Cada valor corresponde a média de 10 espécies e três plantas por espécie.

Espécies	AFE ($m^2 kg^{-1}$)		F_v/F_m	
	Chuva	Seca	Chuva	Seca
<i>M. guianensis</i>	14,67 \pm 0,80a	17,44 \pm 0,98ab	0,768 \pm 0,01a	0,829 \pm 0,01a
<i>P. araca</i>	12,51 \pm 3,34a	13,30 \pm 2,51b	0,747 \pm 0,004a	0,782 \pm 0,05a
<i>P. apiculatum</i>	16,14 \pm 2,88a	17,66 \pm 4,37ab	0,781 \pm 0,016a	0,814 \pm 0,005a
<i>Guatteria</i> sp.	19,27 \pm 7,40a	21,17 \pm 4,14ab	0,750 \pm 0,006a	0,800 \pm 0,030a
<i>U. duckei</i>	13,71 \pm 1,00a	14,78 \pm 1,04ab	0,748 \pm 0,007a	0,795 \pm 0,03a
<i>R. guianensis</i>	16,21 \pm 3,93a	20,39 \pm 0,13a	0,753 \pm 0,02a	0,822 \pm 0,01a
<i>D. manausense</i>	14,58 \pm 2,33a	15,76 \pm 0,88a	0,763 \pm 0,007a	0,803 \pm 0,04a
<i>E. bracteosa</i>	14,27 \pm 2,94a	15,67 \pm 0,88ab	0,780 \pm 0,02a	0,809 \pm 0,002a
<i>G. elliptica</i>	13,54 \pm 1,14a	19,33 \pm 1,59ab	0,779 \pm 0,008a	0,830 \pm 0,011a
<i>T. amazonica</i>	13,78 \pm 4,92a	15,32 \pm 8,84ab	0,777 \pm 0,01a	0,782 \pm 0,05a
Média	14,7 \pm 3,3 B	17,2 \pm 4,7 A	0,764 \pm 1,84 B	0,808 \pm 0,33 A
CV (%)	22,6	20,5	1,91	3,93

Valores nas colunas seguidos pela mesma letra não diferem ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. As letras ao lado das médias mostram diferenças entre as épocas de seca e chuvosa.

Em relação a espessura foliar, os valores oscilaram entre 0,14 e 0,27 mm em folhas frescas e 0,07 a 0,15 mm em folhas desidratadas (Tabela 7). Os valores de espessura encontrados neste estudo estão dentro dos padrões observados para folhas desenvolvidas em baixa intensidade luminosa (McMillen & McClendon, 1983; Niinemets, 2001). Estudos comprovam que plantas de sombra apresentam espessura foliar menor do que plantas crescidas sob alta radiação solar (Oguchi *et al.*, 2005). De acordo com Roderick *et al.* (2000), um dos fatores que determinam a espessura foliar é disponibilidade luz.

O baixo valor de espessura foliar pode ser explicado pelo fato de que as plantas adaptadas a baixa intensidade luminosa investem muito pouco em espessura foliar, mas podem aumentar após serem transferidas a maior irradiância (Oguchi *et al.*, 2005).

Quanto às concentrações de nitrogênio, os valores estiveram entre o intervalo de 1,01 g m⁻² em *G. elliptica* e 1,52 g m⁻² em *E. bracteosa* (Tabela 7). Esses valores são comparáveis aos relatados em diversos estudos em diferentes espécies (Evans, 1983; Reich *et al.*, 1995; Osone *et al.*, 2008).

Tabela 7. Variação interespecífica no conteúdo de nitrogênio foliar (N) e na espessura da folha (fresca e seca), mostrando diferença entre espécie (média ± DP). Cada valor corresponde à média de 10 espécies e três plantas por espécie.

Espécies	Conteúdo N ¹ (g m ⁻²)	Espessura (mm) ¹	
		fresca	seca
<i>M. guianensis</i>	1,15 ± 0,30ab	0,14 ± 0,007c	0,09 ± 0,009bc
<i>P. araca</i>	1,02 ± 0,13ab	0,19 ± 0,03b	0,12 ± 0,002ab
<i>P. apiculatum</i>	1,20 ± 0,49ab	0,16 ± 0,02c	0,09 ± 0,01c
<i>Guatteria</i> sp.	1,04 ± 0,20b	0,14 ± 0,01c	0,09 ± 0,01bc
<i>U. duckei</i>	1,07 ± 0,19ab	0,16 ± 0,01bc	0,11 ± 0,01bc
<i>R. guianensis</i>	1,08 ± 0,25ab	0,17 ± 0,004bc	0,09 ± 0,009
<i>D. manausense</i>	1,29 ± 0,30ab	0,17 ± 0,004bc	0,11 ± 0,01bc
<i>E. bracteosa</i>	1,52 ± 0,33a	0,14 ± 0,009c	0,10 ± 0,005bc
<i>G. elliptica</i>	1,01 ± 0,26ab	0,17 ± 0,01bc	0,12 ± 0,00b
<i>T. amazonica</i>	1,12 ± 0,26ab	0,27 ± 0,02a	0,15 ± 0,03a
Média	1,28 ± 0,33	0,17 ± 0,03	0,11 ± 0,02
CV (%)	21,03	10,7	15,1

1. Valores referentes a apenas uma época do ano (nitrogênio na época chuvosa e espessura na época de seca). Valores nas colunas seguidos pela mesma letra não diferem ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Houve efeito ($p < 0,05$) da época do ano (seca e chuvosa) e da espécie nos conteúdos clorofila, na concentração de carotenóides e nas relações clorofila a/b e clorofila/carotenóides (Tabelas 8-9, 1A em anexo). No entanto, a interação época/espécie foi significativa ($p < 0,05$) apenas para os conteúdos de clorofila a , carotenóides e para a relação clorofila/carotenóides (Tabela 9, 1A em anexo). Durante a época de chuva as médias dos valores de clorofila a foram de $331 \mu\text{mol m}^{-2}$ (época de chuva) e $442 \mu\text{mol m}^{-2}$ (época de seca), a clorofila b variou de $152 \mu\text{mol m}^{-2}$ na época de chuva e $244 \mu\text{mol m}^{-2}$ na época de seca e a clorofila $a+b$ oscilou de $483 \mu\text{mol m}^{-2}$ para $664 \mu\text{mol m}^{-2}$ nas épocas de chuva e seca, respectivamente (Tabela 5). A média da concentração de carotenóides na época de chuva foi de $124 \mu\text{mol m}^{-2}$ contra $183 \mu\text{mol m}^{-2}$ determinada na época de seca, as relações clorofila/carotenóides apresentaram valores de 3,97 (chuva) e 3,62 (seca) (Tabela 8).

As médias da razão clorofila a/b estiveram entre 2,19 e 1,84 respectivamente para as épocas de chuva e de seca (Tabela 9). Esses valores são semelhantes aos encontrados em plantas de sombra. Segundo Torres Netto *et al.* (2005) a razão a/b em plantas que crescem nos ambientes com baixa luminosidade tem uma relação em torno de 2,5 - 2,9.

Os resultados obtidos concordam com valores encontrados em espécies na fase juvenil crescidas sob baixa luminosidade (McMillen & McClendon, 1983). As concentrações de clorofila, assim como a baixa relação clorofila a/b relatadas nesse estudo, são coerentes para folhas adaptadas a baixa irradiância (Boardmann, 1977),

Em geral, as concentrações de clorofilas encontradas neste estudo concordam com resultados obtidos em plantas de sombra. A baixa luminosidade no sub-bosque pode explicar o alto conteúdo de clorofila, pois em geral plantas com folhas expostas a sombra possuem maior concentração de clorofila em relação a folhas que recebem alta irradiância. Isso ocorre porque a relação entre os complexos antena do FSII é maior em plantas de sombra, pois o conteúdo (unidade de área) do FSII é maior em plantas de sombra em relação a plantas de sol. O FSII possui a maior parte da clorofila b , isso explica a menor proporção de clorofila a/b em plantas de sombra (Hikosaka & Terashima, 1995).

Tabela 8. Variação interespecífica nos conteúdos absolutos de clorofila (*a*, *b* e *a+b*), mostrando diferenças entre época do ano. Dados coletados nas épocas de chuva e de seca de 2008. Cada valor corresponde a média de 10 espécies e três plantas por espécie

Espécies	Clorofila <i>a</i>		Clorofila <i>b</i>		Clorofila <i>a+b</i>	
	(μmol m ⁻²)		(μmol m ⁻²)		(μmol m ⁻²)	
	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca
<i>M. guianensis</i>	318 ± 28,9Ba	421 ± 61,7Aab	157 ± 13,2Aa	293 ± 68,9Aa	475 ± 41,9a	715 ± 125,6a
<i>P. araca</i>	304 ± 80,7Ba	397 ± 119,1Aa	157 ± 37,9Aa	231 ± 91,6Aab	462 ± 109,6a	629 ± 210,1a
<i>P. apiculatum</i>	268 ± 36,8Ba	499 ± 68,0Aa	135 ± 44,7Aa	250 ± 46,9Aab	403 ± 67,7a	750 ± 114,1a
<i>Guatteria</i> sp.	276 ± 32,7Aa	293 ± 95,3Ab	128 ± 7,2Aa	211 ± 43,1Ab	404 ± 67,7a	504 ± 121,5b
<i>U. duckei</i>	329 ± 88,3Ba	455 ± 39,4Aa	142 ± 27,4Aa	236 ± 20,1Aab	471 ± 115,1a	692 ± 51,5a
<i>R. guianensis</i>	339 ± 88,3Ba	448 ± 80,6Aa	154 ± 38,8Aa	248 ± 27,9Aab	494 ± 125,7a	697 ± 104,4a
<i>D. manausense</i>	376 ± 66,7Ba	483 ± 74,4Aa	168 ± 41,9Aa	289 ± 53,3Aa	544 ± 108,1a	772 ± 124,5a
<i>E. bracteosa</i>	266 ± 26,9Ba	463 ± 28,0Aa	121 ± 14,3Aa	234 ± 34,6Aab	387 ± 36,3a	698 ± 58,8a
<i>G. elliptica</i>	393 ± 44,3Aa	457 ± 119,3Aa	175 ± 33,5Aa	230 ± 67,1Aab	562 ± 77,9a	688 ± 185,5ab
<i>T. amazonica</i>	417 ± 118,2Aa	426 ± 134,9Aa	183 ± 66,8Aa	226 ± 78,7Aab	600 ± 184,5a	653 ± 213,1a
Média	331 ± 75,4	442 ± 87,1	152 ± 36	244 ± 55,8	483 ± 108,9	664 ± 146,9
CV (%)	19,2	16,2	22,8	19,7	19,7	17,8

Valores seguidos pela mesma letra, maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. As letras ao lado das médias da clorofila *a+b* mostram diferenças somente entre as épocas de seca e chuvosa (não houve diferença entre espécies).

Tabela 9. Variação interespecífica na razão clorofila *a/b*, clorofila/carotenóides (chl/car) e no conteúdo de carotenóides por espécies (média \pm DP), mostrando diferenças entre épocas do ano. Dados coletados nas épocas de chuva e de seca de 2008. Cada valor corresponde a média de 10 espécies e três plantas por espécie.

Espécies	Razão <i>a/b</i>		Carotenóides ($\mu\text{mol m}^{-2}$)		Relação chl/car	
	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca
<i>M. guianensis</i>	2,01 \pm 0,03a	1,46 \pm 0,21b	133,0 \pm 12,5Ba	189,1 \pm 28,1Aab	3,58 \pm 0,27Aa	3,77 \pm 0,34Aabc
<i>P. araca</i>	1,96 \pm 0,4a	1,77 \pm 0,19ab	114,2 \pm 26,1Ba	168,4 \pm 38,8Aab	4,06 \pm 0,33Aa	3,67 \pm 0,47Acd
<i>P. apiculatum</i>	2,10 \pm 0,5a	2,01 \pm 0,14a	99,7 \pm 16,3Ba	183,7 \pm 22,9Aab	4,04 \pm 0,07Aa	4,07 \pm 0,16Aa
<i>Guatteria</i> sp.	2,15 \pm 0,1a	1,40 \pm 0,44ab	88,2 \pm 16,9Ba	192,6 \pm 48,6Aab	4,64 \pm 0,48Aa	2,67 \pm 0,65Bcd
<i>U. duckei</i>	2,29 \pm 0,2a	1,92 \pm 0,17a	116,6 \pm 19,7Ba	159,2 \pm 11,3Ab	4,01 \pm 0,38Aa	4,35 \pm 0,25Aab
<i>R. guianensis</i>	2,20 \pm 0,2a	1,80 \pm 0,20ab	146,3 \pm 41,8Ba	207,8 \pm 36,9Aab	3,51 \pm 0,97Aa	3,40 \pm 0,63Abcd
<i>D. manausense</i>	2,25 \pm 0,17a	1,67 \pm 0,14ab	139,1 \pm 22,3Ba	216,1 \pm 54,6Aa	3,90 \pm 0,21Aa	3,64 \pm 0,47Abcd
<i>E. bracteosa</i>	2,20 \pm 0,2a	1,98 \pm 0,20a	92,4 \pm 11,3Ba	180,5 \pm 27,3Aab	4,21 \pm 0,33Aa	3,89 \pm 0,34Aabc
<i>G. elliptica</i>	2,26 \pm 0,1a	2,00 \pm 0,13a	152,7 \pm 48,9Aa	180,3 \pm 55,1Ab	3,85 \pm 0,63Aa	3,86 \pm 0,33Aabc
<i>T. amazonica</i>	2,34 \pm 0,3a	1,90 \pm 0,11ab	152,7 \pm 49,7Aa	167,9 \pm 60,3Aab	3,95 \pm 0,09Aa	3,93 \pm 0,17Ad
Média	2,19 \pm 0,25 A	1,84 \pm 0,27B	124,7 \pm 35,9	183,5 \pm 36,5	3,97 \pm 0,48	3,62\pm0,64
CV (%)	11,8	12,6	24,4	17,8	21,3	20,6

Valores seguidos pela mesma letra, maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas, não diferem ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. As letras ao lado das médias da razão clorofila *a/b* mostram diferenças somente entre as épocas de seca e chuvosa (não houve diferença entre espécies).

Efeito da luminosidade do sub-bosque nos conteúdos de clorofila, na espessura foliar e área foliar específica

As variações nos níveis de irradiância não afetaram a razão clorofila a/b ($p > 0,05$). Entretanto os conteúdos de clorofila $a+b$ foram relacionados significativamente com os valores de irradiância estimada no sub-bosque ($p < 0,01$) (Figura 19). Os resultados indicam uma tendência do decréscimo nos conteúdos de clorofilas em folha que recebem mais luz ao longo do dia, mesmos sob pequenas variações. Estudos comprovam essa estreita relação, sugerindo que folhas que recebem mais luz apresentam menor conteúdo de clorofila, do que as folhas inseridas em ambientes menos luminosos (Oguchi *et al.*, 2005; Carvalho *et al.*, 2006). Isso ocorre porque plantas adaptadas a uma menor quantidade de luz geralmente investem menos na captura de energia radiante do que aquelas folhas que estão expostas a maior intensidade de luz (Boardmann, 1977; Hikosaka & Terashima, 1995).

Segundo Boardmann (1977) folhas adaptadas a baixa intensidade luminosa, apresentam concentrações de clorofila mais elevada do que plantas de sol. O aumento da clorofila em folhas de sombra pode ser resultado do aumento relativamente nas concentrações de clorofila b , causada pelo aumento na quantidade de complexos coletores de luz do fotossistema II que é mais rico em clorofila b do que em o fotossistema I (Anderson *et al.*, 1988). O aumento na proporção do fotossistema II permite um acréscimo da eficiência na absorção de luz nos ambientes onde a irradiância é escassa (Boardmann, 1977), proporcionando maior eficiência na capacidade fotossintética.

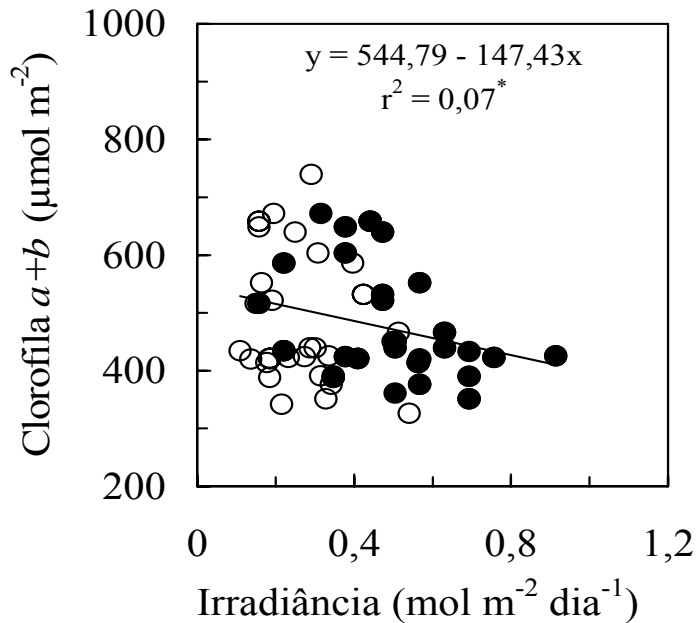


Figura 19. Relação entre o conteúdo de clorofila $a+b$ em função da irradiância diária estimada no sub-bosque. Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, ○) e de seca (círculo fechado, ●) de 2008. Cada símbolo representa a média de uma folha. *: significativo a 5% de probabilidade.

Embora seja conhecido que a área foliar específica (AFE) e a espessura foliar sejam geralmente correlacionadas com luminosidade, no presente estudo não foi observada tal relação ($p > 0,05$) (Figura 20A). Na Amazônia central, num estudo avaliando a AFE em plântulas de uma mesma espécie estabelecidas em diferentes condições de sombreamento, foi observado que as plântulas crescendo no sub-bosque da floresta tiveram maior AFE do que aquelas estabelecidas em clareira (Bassini, 1994). Boardmann (1977) relata que as variações de luminosidade no ambiente contribuem de maneira significativa para as modificações na área foliar específica. No entanto, as variações na luminosidade observadas ao longo dos microsítios não foram

suficientemente grandes ao ponto de causar modificações na estrutura foliar, embora outros parâmetros foliares como a A_{pot} e o conteúdo de clorofila tenham sido afetados.

Não houve também relação significativa ($p > 0,05$) da irradiância do sub-bosque na espessura foliar de folhas frescas e desidratadas (espessura seca) (Figura 20B-C). Alguns trabalhos têm mostrado que em baixa luminosidade a espessura da folha tende a diminuir enquanto que a área foliar tende a aumentar, como uma estratégia para assegurar de maneira mais eficiente a captura de luz em baixas intensidades luminosas (Dale, 1988; Jones & McLeod, 1990).

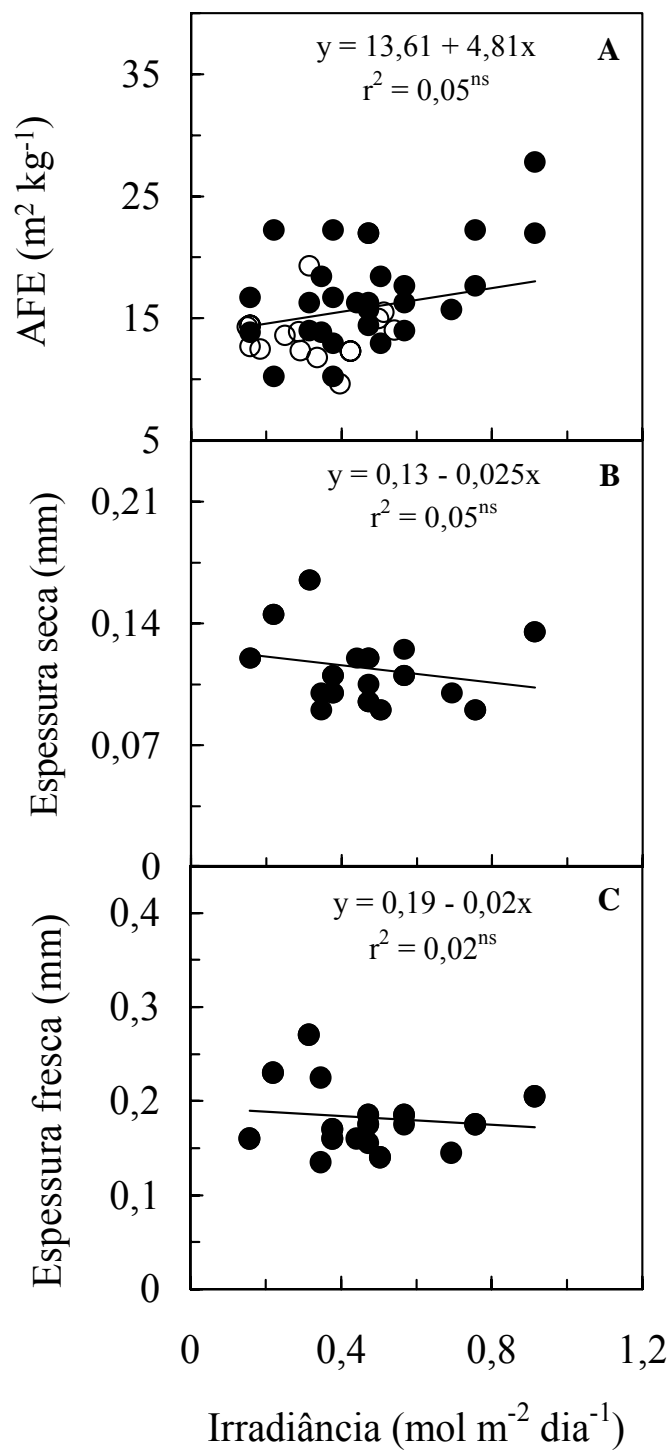


Figura 20. Relação entre a área foliar específica (AFE, A), espessura seca (B) e espessura fresca (C) e a irradiância diária estimada no sub-bosque. Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, ○) e de seca (círculo fechado, ●) de 2008. Cada símbolo representa a média de uma folha. ns: não significativo a 5%.

Efeito da espessura da folha, conteúdo de nitrogênio e clorofila, área foliar específica e relação F_v/F_m nas taxas fotossintéticas

Observou-se uma relação significativa ($p < 0,05$) entre a capacidade fotossintética e a espessura da folha e (Figura 21A,B). Estes resultados concordam com os encontrados por Niinemets (1999, 2001) e mais recentemente por Oguchi *et al.* (2005) que encontraram relação significativa entre as taxas de fotossíntese com a espessura foliar. Esses autores ainda relatam que o aumento da espessura foliar ocorre quando há aumento nos níveis de irradiância.

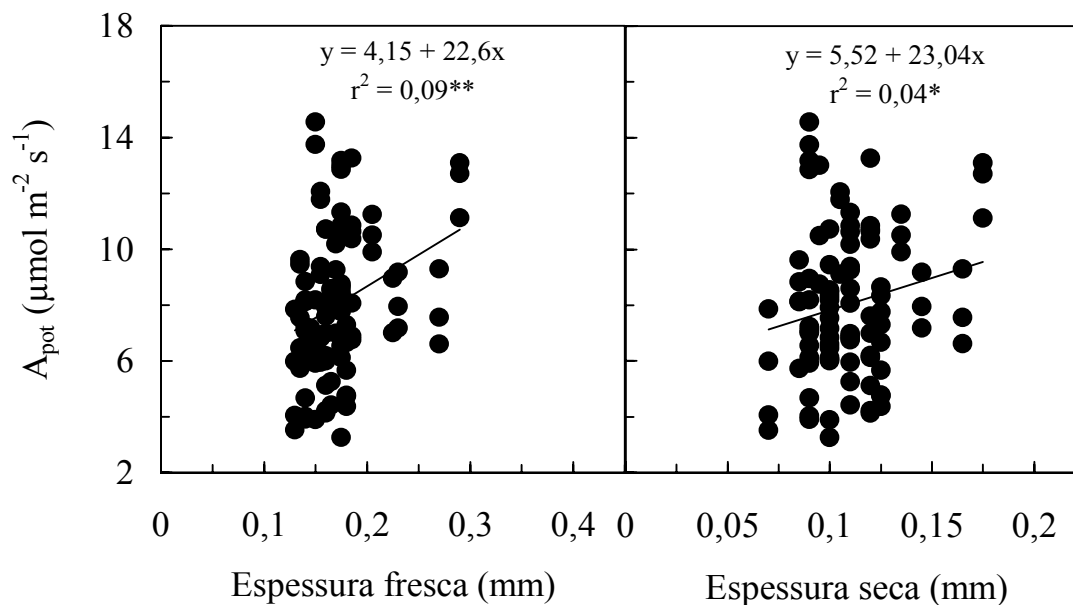


Figura 21. Fotossíntese potencial (A_{pot}) em função da espessura da folha fresca (A) e seca (B). Dados coletos em 10 espécies nativas da Amazônia, referentes à época de seca de 2008. Cada símbolo representa a média de uma folha. Significativo a 1% (**) e a 5% (*) de probabilidade.

Houve relação significativa ($p < 0,01$) entre as taxas de fotossíntese potencial e o conteúdo de clorofila $a+b$ (Figura 22). Observou-se ainda que durante a época de seca o conteúdo de clorofila foi superior ao encontrado na época de chuva (Tabela 8). Gabrielsen (1948), também observou uma relação positiva entre as concentrações de clorofila e a eficiência fotossintética e relatou que esta relação é melhor observada em condições de sombreamentos superiores a 41%, pois nessas condições a eficiência fotossintética tende a ser proporcional à concentração de clorofila.

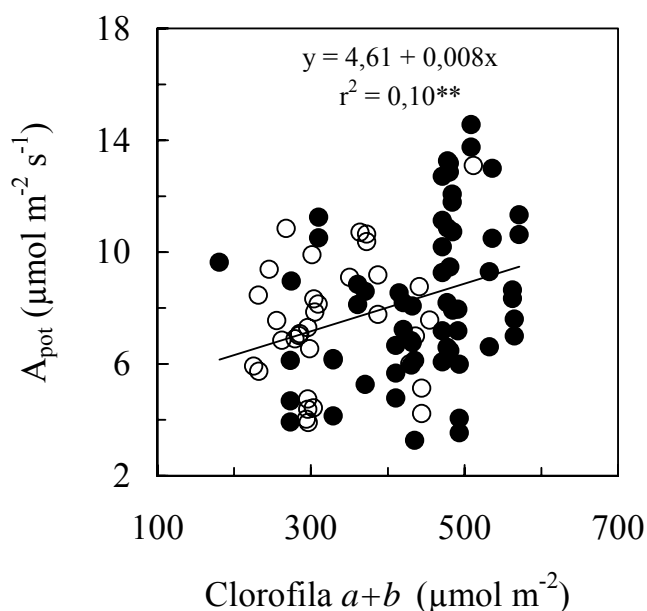


Figura 22. Fotossíntese potencial (A_{pot}) em função do conteúdo de clorofila $a+b$. Fotossíntese. Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia, nas épocas de chuva (círculo aberto, \circ) e de seca (círculo fechado, \bullet) de 2008. Condições dentro da câmara foliar: irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO_2 $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Cada símbolo representa a média de uma folha, **: significativo a 1%.

Não houve relação entre as taxas de fotossíntese potencial e a área foliar específica ($p > 0,05$), mas observou-se que há uma tendência de maiores taxas de fotossíntese com maior AFE ($r^2 = 0,009^{ns}$). No entanto, muitos autores relatam estreita relação nesses parâmetros (Reich, 1992; 1999). Embora não tenha sido observada relação entre A_{pot} e AFE, o estudo de Reich *et al.* (1995) mostrou que a relação da fotossíntese com a área foliar específica (AFE) que tende a ser

mais evidente somente quando as taxas de fotossíntese são expressas por unidade de massa, com tendência menos clara quando a fotossíntese é expressa por unidade de área.

Também não foi possível observar correlação ($p > 0,05$) entre o conteúdo de nitrogênio da folha e a fotossíntese potencial (A_{pot}). Porém, diversos estudos têm mostrado uma relação significativa entre taxas de fotossíntese e o conteúdo de nitrogênio foliar (Lugg & Sinclair 1981; Evans, 1989; Hikosaka & Terashima, 1995). Esta relação é possível porque o nitrogênio é responsável pela construção de proteínas (presentes no ciclo de Calvin), enzima e clorofilas (Marenco & Lopes, 2009) que participam de forma direta ou indireta do processo de assimilação de carbono.

Entretanto, deve-se salientar que nem sempre há relação direta entre fotossíntese e o conteúdo de nitrogênio da folha. Isto porque, em muitos casos, uma alta proporção de nitrogênio foliar pode estar alocado em compartimentos celulares não diretamente envolvidos na fotossíntese, o que torna fraca ou nula a correlação entre fotossíntese e o conteúdo de nitrogênio (Evans, 1989; Terashima & Hikosaka, 1995).

Quanto à fluorescência da clorofila *a*, também não houve relação significativa ($p > 0,05$) com a fotossíntese potencial (A_{pot}), determinada pela variável F_v/F_m ($r^2 = 0,01^{ns}$). A ausência da fotoinibição nas arvoretas estudadas explica a falta de relação entre A_{pot} e F_v/F_m . Esta resposta não significativa da relação A_{pot}/F_vF_m era esperada, tendo em vista que a luminosidade do sub-bosque é normalmente muito baixa e insuficiente para ocasionar a perda da eficiência quântica da fotossíntese. Contudo, a abertura repentina de clareiras (p.ex. queda de uma árvore de dossel) pode mudar o ambiente luminoso no sub-bosque, podendo levar a planta a estresse fisiológico na forma de fotoinibição. Estudos comprovam que plantas adaptadas a sombra quando submetidas a irradiância plena, perdem a capacidade fotossintética pela danificação do FSII (Dias & Marenco, 2006).

Também observou-se que o conteúdo de nitrogênio apresentou relação positiva com a área foliar específica (AFE), onde AFE declina com o aumento do conteúdo de N (Figura 23A). Essa relação corrobora com resultados encontrados em estudos na Amazônia (Reich *et al.*, 1991) e em coníferas (Reich *et al.*, 1995).

A relação entre AFE e incremento anual em altura (IAA) não foi significativa ($p > 0,05$ Figura 23B), embora, seja observada uma tendência de maior AFE em arvoretas que possuíam maior IAA. Apesar desta relação não ser significativa neste estudo, outras pesquisas comprovam

relação significativa, mostrando padrão linear crescente entre crescimento e área foliar específica (Reich *et al.*, 1998).

Osonne *et al.* (2008) observaram declínio de 47% no conteúdo de nitrogênio total da planta com o aumento no gradiente da AFE, relatando pouca relação entre crescimento e AFE. Isto sugere que o aumento na AFE esteja associado ao um declínio na concentração de N foliar, que por sua vez é um outro componente ligado ao crescimento. O aumento da AFE com a altura indica que à proporção que as plantas atingem mais altura, as folhas vão tornando-se mais espessas conforme relatado por Tribuzi (2005).

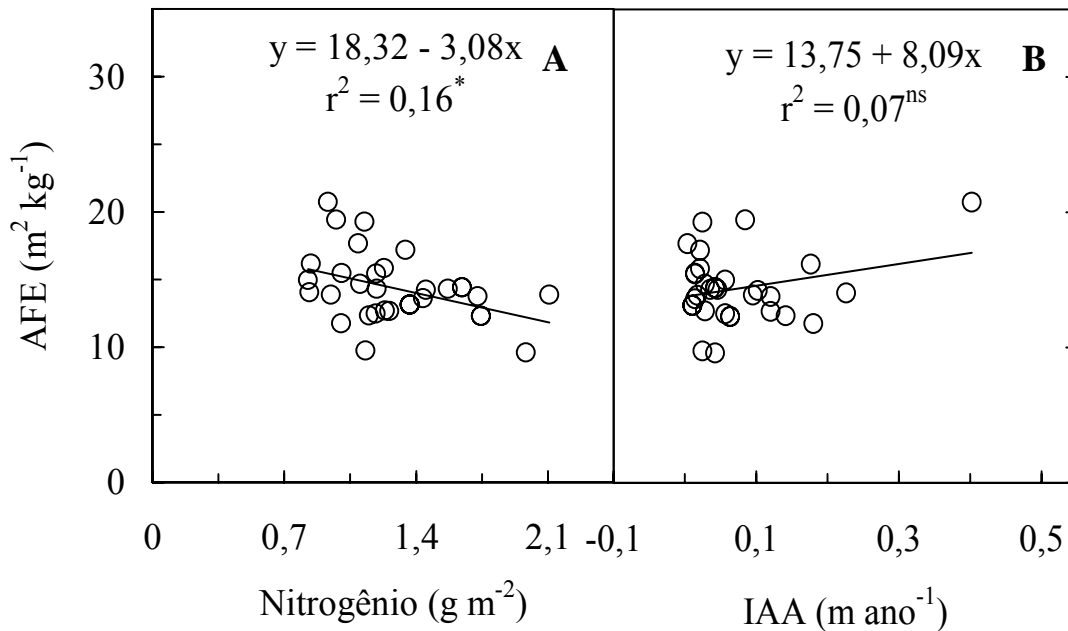


Figura 23. Relação entre a área foliar específica (AFE) e o conteúdo de nitrogênio da folha (A) e com as médias de incremento anual em altura (IAA, B). Dados coletados em 10 espécies nativas da Amazônia. Figura (A) mostra dados apenas da época de chuva de 2008. Cada símbolo representa a média de uma folha. Significativo (*) e não significativo (ns) a 5% de probabilidade.

6. CONCLUSÃO

A taxa de crescimento de arvoretas no sub-bosque é relativamente baixa em comparação a taxa de crescimento em árvores na fase adulta. Neste estudo as variações nos níveis de luminosidade, no sub-bosque, influenciaram significativamente as taxas de incremento anual em altura.

Não houve efeito significativo das taxas fotossintéticas com as taxas de incremento em diâmetro e altura das arvoretas. Pode-se afirmar que nesse estudo a fotossíntese não foi único fator determinante no crescimento das espécies estudadas.

As taxas de fotossíntese máxima (A_{max}) e a condutância estomática (g_s) mostraram ser influenciadas pelo horário do dia, como não houve interferência de fatores externos nos padrões diurnos de trocas gasosas, as variações são devido a fatores endógenos, provavelmente em decorrência do ritmo circadiano.

A variação sazonal da precipitação nas épocas de seca e chuvosa teve efeito na fotossíntese máxima, no índice de área foliar (IAF) e no conteúdo de clorofila. Observou-se ainda, que a folhagem do dossel tende a aumentar quando a precipitação é mais abundante.

As taxas de fotossíntese potencial (A_{pot}) e o conteúdo de clorofila mostraram ser influenciados pela luminosidade do sub-bosque. Isso mostra que o ambiente luminoso do sub-bosque exerce papel importante na fisiologia da folha e tende a influenciar o crescimento em altura das árvores de dossel na fase juvenil. No entanto, as pequenas variações na luminosidade do sub-bosque não foram suficientemente grandes para modificações anatômica, particularmente, na espessura foliar e na área foliar específica.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, L.P.; ALVARENGA, A.A.; CASTRO, E.M.; ZANELA, S.M.; VIEIRA, C.V. Crescimento inicial de plantas de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. submetidas a níveis de radiação solar. *Ciência Rural*, v. 34, p. 83- 88, 2004.
- ALVARENGA, A.A.; CASTRO, E.M.; LIMA Jr., E.C; MAGALHÃES, M.M. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* baill. In Southeastern Brazil. *Revista Árvore*, v. 27, p. 53-57, 2003.
- ANDERSON, J.M.; CHOW, W.S.; GOODCHILD, D.J. Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation. *Australian Journal of Plant Physiology*, v. 15, p. 11-26, 1988.
- ASNER, G.P.; SCURLOCK, J.M.O.; HICKE, J.A. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, v. 12, p. 191–205, 2003.
- ATROCH, E.M.A.C; SOARES, A.M.; ALVARENGA, A.A.; CASTRO, E.M. Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forticata* Link submetidas à diferentes condições de sombreamento. *Ciência e Agrotecnologia*, v. 25, p. 853–862, 2001.
- BASSINI, F. *Germinação de Simarouba amara* Aubl. (Simarubaceae), e estabelecimento de plântulas em clareiras naturais e sub-bosque da floresta primária na Amazônia central. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade do Amazonas, Manaus/AM, 1994, 83pp.
- BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession - a Comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 287-310, 1980.
- BOARDMANN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 28, p. 355-377, 1977.
- BROWN, I.F.; MARTINELLI, L.A.; WAYT, THOMAS, W.; MOREIRA, M.Z.; CID FERREIRA, C.A.; VICTORIA, R.L. Uncertainty in the biomass of Amazonian forest: an example from Rondônia, Brazil. *Forest Ecology and Management*, v. 75, p. 175–189, 1995.
- BRÉDA, N. J. J. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, v. 54, p. 2403-2417, 2003.

- CARVALHO, N.O.S.; PELACANI, C.R.; RODRIGUES, M.O.S.; CREPALDI, I.C. 2006. Crescimento inicial de plantas de Licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. *Revista Árvore*, v. 30, p. 351-357, 2006.
- CHAPPELLE, E.W.; KIM, M.S. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): an algorithm for a remote estimation of the concentrations of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sensing of Environment*, v. 39, p. 239-247, 1992.
- CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W. Importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, v. 41, p. 760-766, 1991.
- CLARK, D.B.; OLIVAS, P.C.; OBERBAUER, S.F.; CLARK, D.A.; RYAN, M.G. First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest leaf area index, a key driver of global primary productivity. *Ecology Letters*, v. 11, p. 163-172, 2008.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology*, v. 82, p. 865-872, 1994.
- CLARK, D.B.; PALMER, M.; CLARK, D.A. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology*, v. 80, p. 2662-2675, 1999.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. Getting to the canopy: Tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology*, v. 82, p. 1460-1472, 2001.
- CHAZDON, R.L. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*, v. 18, p. 2-54, 1988.
- CHAZDON, R.L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environment in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, v. 72, p. 553-564, 1984.
- DALE, J.E. Control of leaf expansion. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 39, p. 267-295, 1988.
- DALLING, J.W.; LOVELOCK, C.E.; HUBBEL, S.P. Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated forest gap environments. *Journal of Tropical Ecology*, v. 15, p. 827-839, 1999.
- DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Photoinhibition of photosynthesis in *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica*, v. 44, p. 235-240, 2006.

- DOUGHTY, C.E.; GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; DA ROCHA, H.R. Circadian rhythms constrain leaf and canopy gas exchange in an Amazonian forest. *Geophysical Research Letters*, v. 33, p. 1-5 (LI5404, doi: 10.1029/2006GL026750), 2006.
- EVANS, J.R. Nitrogen and Photosynthesis in the Flag Leaf of Wheat (*Triticum aestivum* L). *Plant Physiology*, v. 72, p. 297-302, 1983.
- FALKOWSKI, P.; SCHOLLES, R.J.; BOYLE, E.; CANADELL, J.; CANFIELD, D.; ELSER, J.; GRUBER, N.; HIBBARD, K.; HOGBERG, P.; LINDER, S.; MACKENZIE, F.T.; MOORE, B.; PEDERSEN, T.; ROSENTHAL, Y.; SEITZINGER, S.; SMETACEK, V.; STEFFEN, W. The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. *Science*, v. 290, p. 291-296, 2000.
- FEELEY, K.J.; WRIGHT, S.J.; SUPARDI, M.N.N.; KASSIM, A.R.; DAVIES, S.J. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters*, v. 10, p. 461-469, 2002.
- FERRAZ, J.; OHTA, SALLES, P.C. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de INPA, Manaus, AM. In: HIGUCHI, N., CAMPOS, M.A.A., SAMPAIO, P.T.B., DOS SANTOS, J. *Pesquisas florestais para conservação da floresta e reabilitação de áreas degradadas da Amazônia*, 1998, p. 111-143.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; CHAZDON, R.L. Physiological ecology of plants. In: McDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.A.; HARTSHORN, G.S. Editora *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*, Chicago and London, The University Press, 1994, p. 128-141.
- GABRIELSEN, E.K. Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. *Physiologia Plantarum*, v. 1, p. 5-37, 1948.
- GIFFORD, R.M.; EVANS, L.T. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 32, p. 485-509, 1981.
- HENDRY, G.A.F.; PRICE, A.H., Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: HENDRY, G.A.F.; GRIME, J.P. *Methods in comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London, 1993, p.148-152.
- HIGUCHI, N; DOS SANTOS, J.; RIBEIRO, R.J.; FREITAS, J.V.; VIEIRA, G.; COIC, A.; MINETTE, L.J. Crescimento e incremento de uma floresta amazônica de terra-firme manejada experimentalmente. In: *Biomassa de nutrientes florestais*. Editora INPA/DFID, 1997, p. 89-132.

- HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C_3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment*, v.18, p. 605-618, 1995.
- HOGAN, K.P.; MACHADO, J.L. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. In: GUARIGUATA, M.R. & KATTAN, G.H. *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. LUR (Livro Universitário Regional), 2002, p.119-143.
- HSIAO, T.C.; ALLAWAY, W.G.; EVANS, L.T. Action spectra for guard cell R_b^+ uptake and stomatal opening in *Vicia faba*. *Plant Physiology*, v. 51, p. 82-88, 1973.
- HUETE, A.R.; DIDAN, K.; SHIMABUKURO, Y.E.; RATANA, P.; SALESKA, S.R.; HUTYRA, L.R.; YANG, W.Z.; NEMANI, R.R.; MYNENI, R. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters*, v. 33, p. 1-4, 2006.
- INMET. Clima (www.inmet.gov.br/clima). Acesso: 15/11/2008.
- ISHIDA, A.; TOMA, T.; MARJENAH. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. *Tree Physiology*, v. 19, p. 467-473, 1999.
- JANUÁRIO, M.; VISWANADHAN, Y.; SENNA, R.C. Radiação solar total dentro de floresta tropical úmida de terra firme (Tucuruí, Pará). *Acta Amazonica*, v. 22, p. 335-340, 1992.
- JONES, R.H; McLEOD, K.W. Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tollowtree e carolina ash seedlings. *Forest Science*, v. 30, p. 851-852, 1990.
- KAISER, H.; KAPPEN, L. In situ observation of stomatal movements and gas exchange of *Aegopodium podagraria* L. in the understory. *Journal of Experimental Botany*, v. 51, p. 1741-1749, 2000.
- KRUGER, E.L.; VOLIN, J.C. Reexamining the empirical relation between plant growth and leaf photosynthesis, *Functional Plant Biology*, v. 33, p. 421-429, 2006.
- KUMAR, A.; TURNER, N.C.; SINGH, D.P.; SINGH, P.; BARR, M. Diurnal and seasonal patterns of water potential, photosynthesis, evapotranspiration and water use efficiency of clusterbean. *Photosynthetica*, v. 37, p. 601-607, 1999.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. Editora Rima, São Carlos, 2000, 531pp.

- LEE, D.W.; OBERBAUER, S.F.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.K. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian hopea species. *Oecologia*, v. 110, p. 1-9, 1997.
- LUGG, D.G.; SINCLAIR, T.R. Seasonal changes in photosynthesis of field-grown soybean leaflets. 2. relation to nitrogen content. *Photosynthetica*, v. 15, p. 138-144, 1981.
- MACHADO, E.C.; MEDINA, C.L.; GOMES, M.M.A.; HABERMANN, G. Variação sazonal da fotossíntese, condutância estomática e potencial da água na folha de laranjeira 'Valência'. *Scientia Agricola*, v. 59, p. 53-58, 2002.
- MALHI, Y.; MEIR, P.; BROWN, S. Forests, carbon and global climate. Philosophical transactions of the royal society of London. *Series*, v. 360, p. 1567-1591, 2002.
- MARENCO R. A.; VIEIRA, G. Specific leaf area and photosynthetic parameters of tree species in the forest understorey as a function of the microsite light environment in Central Amazonia. *Journal of Tropical Forest Science*, v. 17, p. 265-278, 2005.
- MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. *Fisiologia Vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas nutrição mineral*. 3ª ed, Editora UFV, Minas Gerais, 2009, 486pp.
- MARENCO, R.A.; SIEBKE, K.; FARQUHAR, G.D.; BALL, M.C. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. *Functional Plant Biology*, v. 33, p. 1103-1113, 2006.
- MARUYAMA, Y.; NAKAMURA, S.; MARENCO, R.A.; VIEIRA, G.; SATO, A. Photosynthetic traits of seedlings of several tree species in an Amazonian forest. *Tropics*, v. 14, p. 211-219, 2005.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, v. 51, p. 659-668, 2000.
- McMILLEN, G.G.; McCLENDON, J.H. Dependence of photosynthetic rates on leaf density thickness in deciduous woody plants grown in sun and shade. *Plant Physiology*, v. 72, p. 674-678, 1983.
- McWILLIAMS, A.L.C; ROBERTS, J.M; CABRAL, O.M.R; LEITÃO, M.V.B.R.; COSTA, A.C.L.; MAITELLI, G.T; ZAMPARONI, C.A.G.R. Leaf area index and above-ground biomass of terra firme and adjacent clearings in Amazonia. *Functional Ecology*, v. 7, p. 310-317, 1993.

- MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C.; PINTO, J.M. Fotossíntese de laranja 'Valência' enxertada sobre quatro porta-enxertos e submetida à deficiência hídrica. *Bragantia*, v. 57, p. 1-14, 1998.
- MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C.; GOMES, M.M.A. Condutância estomática, transpiração e fotossíntese em laranja 'Valência' sob deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, v. 11, p. 29-34, 1999.
- MOONEY, H.A.; CHU, C. Stomatal responses to humidity of coastal and interior populations of a Californian Shrub. *Oecologia*, v. 57, p. 148-150, 1983.
- MYNENI, R.B.; YANG, W.; NEMANI, R.R.; HUETE, A.R.; DICKINSON, R.E.; KNYAZIKHIN, Y.; DIDAN, K.; FU, R.; JUAREZ, R.I.N.; SAATCHI, S.S.; HASHIMOTO, H.; ICHII, K. SHABANOV, N.V.; TAN, B.; RATANA, P.; PRIVETTE, J.L.; MORISETTE, J.T.; VERMOTE, E.F.; ROY, D.P.; WOLFE, R.E.; FRIEDL, M.A.; RUNNING, S.W.; VOTAVA, P.; EL-SALEOUS, N.; DEVADIGA, S.; SU, Y.; SALOMONSON, V.V. Large seasonal swings in leaf area of Amazon rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 104, p. 4820–4823, 2007.
- MÜLLER, P.; LI, X.P.; NIYOGLI, K.K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, v. 125, p. 1558-1566, 2001.
- NAUMBURG, E.; ELLSWORTH, D.S. Short-term light and leaf photosynthetic dynamics affect estimates of daily understory photosynthesis in four tree species. *Tree Physiology*, v. 22, p. 393-401, 2002.
- NEPSTAD, D.C.; MOUTINHO, P.; DIAS, M.B.; DAVIDSON, E.; CARDINOT, G. MARKEWITZ, D.; FIGUEIREDO, R.; VIANNA, N.; CHAMBERS, J.; RAY, D.; GUERREIROS, J.B.; LEFEBVRE, P.; STERNBERG, L.; MOREIRA, M.; BARROS, L.; ISHIDA, F.Y.; TOHLVER, I.; BELK, E.; KALIF, K.; SCHWALBE, K. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon Forest. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, v. 107, p. 8085, 2002.
- NIINEMETS, Ü. Research review components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytology*, v. 144, p. 35-47, 1999.
- NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, v. 82, p. 453-469, 2001.

- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*, v. 28, p. 916-927, 2005.
- OSONE, Y.; ISHIDA, A.; TATENO, M. Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist*, v. 179, p. 417-427, 2008.
- OSUNKOYA, O.A.; ASH, J.E. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Botany*, v. 39, p. 591-605, 1991.
- PARK, S.Y.; FURUKAWA, A. Photosynthetic and stomatal responses of two tropical and two temperate trees to atmospheric humidity. *Photosynthetica*, v. 36, p. 181-186, 1999.
- PASSOS, L.P. Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal. Coronel Pacheco, EMBRAPA-CNPGL, 1996. 223pp.
- PEARCY, R.W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v. 41, p. 421-453, 1990.
- PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N.; LAURENCE, W.F.; NÚÑEZ, P.V.; VÁSQUEZ, R.M.; LAURENCE, S.G.; FERREIRA, L.V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Change in the carbon balance of tropical forest: Evidence from long-term plots. *Science*, v. 282, p. 439-442, 1998.
- PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; VINCETI, B.; BAKER, T.; LEWIS, S.L.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W.F.; VARGAS, P.N.; MARTINEZ, R.V.; LAURANCE, S.; FERREIRA, L.V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in growth of tropical forests: Evaluating potential biases. *Ecological Applications*, v. 12, p. 576-587, 2002.
- POPMA, J.; BONGERS, F. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology*, v. 7, p. 85-97, 1991.
- POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, v. 13, p. 396-410, 1999.
- POORTER, L.; ARETS, E. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology*, v. 166, p. 295-306, 2003.

- POSPÍSILOVÁ, J.; SANTRUCEK, J. Stomatal patchiness. *Biologia Plantarum*, v. 36, p. 481-510, 1994.
- REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, v. 62, p. 365-392, 1992.
- REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B.; VOSE, J.M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J.C.; BOWMAN, W. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, v. 80, p. 1955-1969, 1999.
- REICH, P.B.; UHL, C.; WALTERS, M.B. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, v. 86, p. 16-24, 1991.
- REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, v. 12, p. 948-958, 1998.
- REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; UHL, C. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*, v. 9, p. 65-76, 1995.
- RODERICK, M.L.; BERRY, S.L.; NOBLE, I.R. A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. *Functional Ecology*, v. 14, p. 423-437, 2000.
- SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. *Plant Physiology*, 4^a ed. Wadsworth Publishing, Belmont, CA, 1992, 682pp.
- SHABANOV, N.V.; HUANG, D.; YANG, W.; TAN, B.; KNYAZIKHIN, Y.; MYNENI, R.B.; AHL, D.E.; GOWER, S.T.; HUETE, A.R.; ARAGÃO, L.E.O.C.; SHIMABUKURO, Y.E. Analysis and Optimization of the MODIS Leaf Area Index Algorithm Retrievals Over Broadleaf Forests. *Ieee Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, v. 43, p. 1855-1865, 2005.
- SIMONNEAU, T.; HABIB, R.; GOUTOULY, J.P.; HUGUET, J.G. Diurnal changes in stem diameter depend upon variations in water content: Direct evidence in peach trees. *Journal of Experimental Botany*, v. 44, p. 615-621, 1993.

- SILVA, R.P.; SANTOS, J.; TRIBUZI, E.S.; CHAMBERS, J.Q.; NAKAMURA, S.; HIGUCHI, N. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management*, v. 166, p. 295–301, 2002.
- TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J.; G.; BRESSAN-SMITH, R.E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Scientia Horticulturae*, v. 104, p. 199–209, 2005.
- TRIBUZY, E.S. *Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia Central*. Tese (Doutorado em Ciências Florestais), Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005, 102pp.
- UEDA, M.; SHIBATA, E. Diurnal changes in branch diameter as indicator of water status of Hinoki cypress *Chamaecyparis obtusa*. *Trees*, v. 15, p. 315-318, 2001.
- VALLADARES, F.; PEARCY, R.W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell and Environment*, v. 20, p. 25-36, 1997.
- VIEIRA, S.; TRUMBORE, S.; CAMARGO, P.B.; SELHORST, D.; CHAMBERS, J.Q.; HIGUCHI, N. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 102, p. 18502–18507, 2005.
- WATSON, D.J. Comparative physiological studies on growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, v. 11, p. 41-76, 1947.

ANEXO

Tabela 1A. Resumo das análises de variância, mostrando F (de Fisher), grau de liberdade (gl) e significância das variáveis analisadas no estudo, em função das épocas (epo) e das espécies (spp). NS: não significativo ($p > 0,05$), * significativo ($p < 0,05$) e ** altamente significativo ($p < 0,01$).

Variáveis/ efeitos	gl (efeito, res)	F	Variáveis/ efeitos	gl (efeito, res)	F
A_{max}			VPD		
Epo	1,77	12**	Epo	1,77	58,5**
Spp	9,77	1 ^{ns}	Spp	9,77	1,4 ^{ns}
Epo x spp	9,77	2*	Epo x spp	9,77	6,7**
A_{pot}			T_{folha}		
Epo	1,77	3,0 ^{ns}	Epo	1,77	9,6**
Spp	9,77	2,1*	Spp	9,77	1,1 ^{ns}
Epo x spp	9,77	1,0 ^{ns}	Epo x spp	9,77	1,8 ^{ns}
g_s			IAF		
Epo	1,77	0,4 ^{ns}	Epo	1,77	13,0**
Spp	9,77	2,9**	Spp	9,77	0,4 ^{ns}
Epo x spp	9,77	1,3 ^{ns}	Epo x spp	9,77	0,5 ^{ns}
C_i			FCV		
Epo	1,77	0,9 ^{ns}	Epo	1,77	2,1 ^{ns}
Spp	9,77	1,7 ^{ns}	Spp	9,77	0,7 ^{ns}
Epo x spp	9,77	0,7 ^{ns}	Epo x spp	9,77	0,4 ^{ns}
E			Chl <i>a</i>		
Epo	1,77	0,7 ^{ns}	Epo	1,77	55,3**
Spp	9,77	3,3**	Spp	9,77	3,2**
Epo x spp	9,77	1,0 ^{ns}	Epo x spp	9,77	2,2*
Chl <i>b</i>			AFE		
Epo	1,77	90,3**	Epo	1,77	8,8**
Spp	9,77	2,2*	Spp	9,77	3,0**
Epo x spp	9,77	1,3 ^{ns}	Epo x spp	9,77	0,5 ^{ns}

Tabela 1A. Cont.

Variáveis / efeitos	gl (efeito, res)	F	Variáveis / efeitos	gl (efeito, res)	F
Chl <i>a+ b</i>			F_v/F_m		
Epo	1,77	73,3**	Epo	1,77	49,4**
Spp	9,77	2,7**	Spp	9,77	2,2*
Epo x spp	9,77	1,8 ^{ns}	Epo x spp	9,77	0,8 ^{ns}
Car			Chl/ car		
Epo	1,77	84,8**	Epo	1,77	9,5**
Spp	9,77	3,5**	Spp	9,77	4,2**
Epo x spp	9,77	2,0*	Epo x spp	9,77	6,2**
Chl <i>a/b</i>			Espessura seca		
Epo	1,77	40,0**	Spp	9,77	9,8**
Spp	9,77	2,3*	Espessura fresca		
Epo x spp	9,77	0,8 ^{ns}	spp	9,77	21,7**
Incremento altura			Nitrogênio		
Epo	1/499	1,5 ^{ns}	spp	9,77	2,9*
Spp	9/499	1,2 ^{ns}			
Incremento diâmetro					
Epo	1/499	0,1 ^{ns}			
Spp	9/499	2,1*			

A_{max} – fotossíntese máxima

A_{pot} – fotossíntese potencial

g_s – condutância estomática

C_i – concentração de CO_2 nos espaços intercelulares

E – transpiração

DPV – déficit de pressão de vapor

T_{folha} – temperatura foliar

Chl *a* – clorofila *a*

Chl/ car – relação clorofila/carotenóides

AFE – área foliar específica

IAF – índice de área foliar

FCV – fração de céu visível

Chl *b* – clorofila *b*

Chl *a+b* – clorofila *a + b*

Car – carotenóides

Chl *a/b* – razão clorofila *a/b*

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)