

Ecofisiologia e sazonalidade em espécies de Mata Atlântica:  
avaliações da fotossíntese e potencial hídrico como parâmetros  
para discriminar grupos do início do processo sucessional.

**DOUGLAS RODRIGUES RIBEIRO**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE - UENF

Campos dos Goytacazes, RJ

Agosto, 2012



Ecofisiologia e sazonalidade em espécies de Mata Atlântica:  
avaliações da fotossíntese e potencial hídrico como parâmetros  
para discriminar grupos do início do processo sucessional.

**DOUGLAS RODRIGUES RIBEIRO**

Dissertação apresentada ao Centro de  
Biotecnologia e Biotecnologia da Universidade  
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,  
como parte das exigências para a obtenção  
do título de Mestre em Ecologia e Recursos  
Naturais.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Angela Pierre Vitória

Campos dos Goytacazes, RJ

Agosto, 2012

Ecofisiologia e sazonalidade em espécies de Mata Atlântica:  
avaliações da fotossíntese e potencial hídrico como parâmetros  
para discriminar grupos do início do processo sucessional.

## **DOUGLAS RODRIGUES RIBEIRO**

Dissertação apresentada ao Centro de  
Biotecnologia e Biotecnologia da Universidade  
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,  
como parte das exigências para a obtenção  
do título de Mestre em Ecologia e Recursos  
Naturais.

Aprovada em 21 de Agosto de 2012.

Comissão Examinadora:

---

Marcelo Trindade Nascimento (Dr. em Ecologia) – UENF

---

Marina Satika Suzuki (Dr<sup>a</sup>. em Biotecnologia e Biotecnologia) - UENF

---

Antelmo Ralph Falqueto (Dr. em Fisiologia Vegetal) - UFES

---

Angela Pierre Vitória (Dr<sup>a</sup>. em Biologia Vegetal) – UENF  
(Orientadora)

*A atenção é a mais importante de todas as faculdades para o desenvolvimento da inteligência humana.*

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus, em primeiro lugar, aos meus pais Luis e Gecilda pelo apoio, carinho, dedicação, afeto e compreensão nas horas em que não podia dar-lhes a atenção merecida.

À minha avó Georgina, que mesmo longe nunca deixou de cuidar de mim, de estar sempre orando, e me ensinando valores que preso tanto.

Aos meus Irmãos Victor e Betinho e amigos por estarem presentes nos bons e maus momentos da minha vida.

À Prof<sup>a</sup>. Angela, minha orientadora, por confiar em mim e me aceitar em seu grupo de pesquisa, pelo exemplo de profissionalismo e por toda consideração, amizade e paciência dedicados a mim. Todos os companheiros e amigos de laboratório, principalmente ao Frederico Lage (Fred), e Tatiane Vieira.

Aos amigos no trabalho de campo Natália Braga e os técnicos Adilson Martins e Antônio Tavares. Também tenho que agradecer ao Professor Leandro Freitas do Jardim Botânico pelo apoio logístico de campo.

Ao CNPq pelo financiamento da pesquisa e bolsa do mestrado. A UENF e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais pelo suporte e equipamentos.

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	VI
<b>SUMÁRIO</b> .....	VII
<b>LISTA DE ABREVIATURAS</b> .....	VIII
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	X
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	XI
<b>RESUMO</b> .....	XII
<b>ABSTRACT</b> .....	XIV
<b>1 - INTRODUÇÃO</b> .....	1
1.1 - Sucessão ecológica .....	1
1.2 - Ambientes naturais e sazonalidade .....	3
<b>2 - HIPÓTESE</b> .....	6
<b>3 - OBJETIVO</b> .....	6
<b>4- MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	7
4.1 - Local de estudo .....	7
4.2-Espécies estudadas, número amostral, período de avaliação e caracterização ambiental .....	8
4.3 - Análises Ecofisiológicas .....	9
4.3.1 -Trocas gasosas .....	9
4.3.2 - Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	10
4.3.3 -Concentrações de pigmentos fotossintéticos .....	10
4.3.4 - Potencial hídrico.....	11
4.4 - Massa seca por área (MFA).....	11
4.5 - Análises dos dados .....	11
<b>5 - RESULTADOS</b> .....	13
<b>6 - DISCUSSÃO</b> .....	19
<b>7 - CONCLUSÃO</b> .....	26
<b>8 -CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	26
<b>9 - REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	28

## LISTA DE ABREVIATURAS

$\Psi_{\text{solo}}$  = Potencial do solo

$\Psi_{\text{h}}$  = Potencial Hídrico

$\Psi_{\text{AM}}$  = Potencial hídrico ante-manhã

$\Psi_{\text{MD}}$  = Potencial hídrico meio-dia

$\Delta\psi$  = Variação diária de potencial hídrico

A = Assimilação de Carbono

ATP = Adenosina tri-fosfato

C = Estação Chuvosa

Caro = Carotenóides

$C_i$  = Carbono interno

Clo *a* = Clorofila *a*

Clo *b* = Clorofila *b*

Clo *a/b* = Relação clorofila *a*/ clorofila *b*

Clo *t* = Clorofila Total

Clo *t*/Caro = Relação clorofila total/carotenóides

CO<sub>2</sub> = Dióxido de carbono

DFF = Densidade de Fluxo de Fótons

DPV = Déficit de Pressão de Vapor

E = Transpiração

EROs = Espécies reativas de oxigênio

ETR = Taxa de transporte de elétrons

EUIA = Eficiência Intrínseca no uso da água

$F_0$  = Fluorescência mínima

$F_m$  = Fluorescência máxima

FS II = Fotossistema II

$F_s$  = Estado estático da Fluorescência

$F_v$  = Fluorescência variável

$F_v/F_0$  = Rendimento quântico variável

$F_v/F_m$  = Rendimento quântico máximo

$g_s$  = Condutância estomática

ICMBio = Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade

IRGA = Analisador de gás carbônico no infravermelho



LCA = Laboratório de Ciências Ambientais

I = Estação Intermediária

MFA = Massa seca por área

MJ = Mega Joule

MPa = Mega Pascal

NADPH = Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato

qN e NPQ = Coeficientes de extinção de fluorescência não-fotoquímico

qP = Coeficiente de extinção de fluorescência fotoquímica

ReBio = Reserva Biológica

S = Estação Seca

UENF = Universidade Estadual do Norte Fluminense

UK = United Kingdom

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1:** A) Rebio UNIÃO (Google.maps), B) Trilha do Buracão, C) Trilha Lava-pé, D) Trilha das três pontes..... 07

**Figura 2:** A) Precipitação (mm) entre os meses de janeiro e Novembro de 2011 (Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) na Estação Automática de Macaé/RJ). B) Dados climatológicos referente a média dos anos de 2006, 2008 e 2009 na ReBio UNIÃO (Fonte: estação meteorológica do LCA/UENF).  $T_{máx.}$ =Temperatura máxima;  $T_{min}$  = temperatura mínima;  $T_{Média}$  = temperatura média..... 09

**Figura 3:** Parâmetros de trocas gasosas: A) Assimilação de carbono; B) Carbono interno; C) Transpiração; D) Condutância estomática; E) Eficiência intrínseca no uso da água; F) Massa seca por área. Período chuvoso (▨), período seco (▩) e intermediário (▧). Letras maiúsculas = diferença estatística entre estações do ano para cada espécie, letras minúsculas = diferença entre espécies para a mesma estação do ano. Dados são apresentados como média + erro padrão.  $n=4$  ( $p \leq 0,05$ ) ..... 14

**Figura 4:** Potencial hídrico de: A) *M. fistulifera*; B) *M. hipoleuca*; C) *S. verticillata*; D) *S. guianense*. Período chuvoso (▨), período seco (▩) e intermediário (▧). Letras diferentes indicam diferença estatística entre estações do ano no mesmo parâmetro. Dados são apresentados como média + erro padrão.  $n=4$  ( $p \leq 0,05$ ) ..... 17

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** Caracterização do ambiente da ReBio UNIÃO nos dias de coleta. Fonte: Dados cedidos pelo Laboratório de Ciências Ambientais (LCA)-UENF ..... 09
- Tabela 2:** Intensidade luminosa saturante ( $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ ) e intervalo (em horas) de máxima assimilação de carbono (A) por espécie ..... 10
- Tabela 3:** Rendimento quântico variável ( $F_v/F_0$ ) e rendimento quântico máximo do FS II ( $F_v/F_m$ ) em diferentes estações do ano (C = Chuvosa; S = Seca; I = Intermediária). Letras maiúsculas comparam estações dentro da mesma espécie. Letras minúsculas comparam mesma estação entre médias dos grupos sucessionais. Dados são apresentados como média + erro padrão.  $n=4$  ( $p \leq 0,05$ ) .....15
- Tabela 4:** *Quenching* fotoquímico (qP), *quenchings* não-fotoquímicos (qNP e NPQ) e taxa de transporte de elétrons (ETR) em diferentes estações do ano (C = Chuvosa; S = Seca; I = Intermediária). Letras maiúsculas comparam estações dentro da mesma espécie. . Letras minúsculas comparam mesma estação entre médias dos grupos sucessionais. Dados são apresentados como média + erro padrão.  $n=4$  ( $p \leq 0,05$ ).....16
- Tabela 5:** Pigmentos fotossintéticos ( $\text{nmols. cm}^{-2}$ ) em *M. fistulifera*, *M. hipoleuca*, *S. verticillata* e *S. guianenses* nas estações seca (S), chuvosa (C) e intermediária (I) de 2011. Carotenóides (Caro), clorofila total (Clo t), clorofila *a* /clorofila *b* (Clo *a/b*) e clorofilas totais/carotenóides (Clo t/Caro). Letras maiúsculas comparam estações dentro da mesma espécie. . Letras minúsculas comparam mesma estação entre médias dos grupos sucessionais Dados são apresentados como média + erro padrão.  $n=4$  ( $p \leq 0,05$ ) .....18

## RESUMO

Diferenças funcionais entre espécies permitem o seu agrupamento em grupos sucessionais distintos. Entretanto, existe uma maior dificuldade em se discriminar espécies dos grupos do estrato inicial de sucessão em função das similaridades de características que elas compartilham. Outros aspectos complicadores nesta discriminação nas florestas tropicais são a grande biodiversidade e heterogeneidade de ambientes físicos. As variações sazonais também alteram características importantes nestes ambientes (temperatura, disponibilidade hídrica e luz). Isto pode levar espécies de grupos sucessionais distintos a apresentarem maior similaridade funcional em determinada estação. No intuito de estabelecer parâmetros ecofisiológicos para discriminar espécies previamente classificadas como pioneiras e secundárias iniciais e avaliar a influência da sazonalidade na manutenção desta classificação, este trabalho teve por objetivo estudar quatro espécies da mata Atlântica, duas pioneiras: *Mabea fistulifera*; *Miconia hypoleuca* e duas secundárias iniciais: *Senefeldera verticillata* e *Siparuna guianenses* em floresta sempre verde na estação chuvosa, seca e intermediária de 2011. Foram avaliadas as trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, pigmentos fotossintéticos, potencial hídrico e massa foliar por área (MFA). Independente do grupo sucessional a assimilação de carbono e transpiração apresentaram valores menores na estação seca, assim como maiores valores de carbono interno e eficiência intrínseca no uso da água. As razões  $F_v/F_m$  e  $F_v/F_0$  não sugerem condições de estresse. Porém, a dissipação de energia não fotoquímica ( $q_{NP}$  e NPQ) aumentou na estação seca para a maioria das espécies. Nesta mesma estação, houve aumento das concentrações dos carotenóides e redução da razão clorofila total/carotenóides para todas as espécies. O potencial hídrico do solo e das espécies não variou ao longo do ano. Entretanto, os valores de déficit de pressão de vapor (DPV) foram maiores na estação seca. Os resultados refletem um efeito sazonal na fotossíntese de todas as espécies independente do grupo sucessional, com grande influência do DPV. Enquanto avaliações de trocas gasosas não se mostraram uma boa ferramenta para a discriminação entre os grupos sucessionais, MFA, fluorescência da clorofila *a* ( $F_v/F_m$  e  $F_v/F_0$ ) e pigmentos fotossintéticos (carotenóides e clorofila total) sugerem similaridades funcionais entre as espécies do mesmo grupo e possibilitaram a discriminação entre os grupos sucessionais. Os parâmetros supra-citados mostraram-se bons discriminadores

independe da estação do ano. Outros parâmetros, como qP, NPQ e a razão clorofila total/carotenoides, também discriminaram os grupos sucessionais, porém em apenas uma estação do ano, não sendo considerados parâmetros robustos. A importância de se considerar a sazonalidade e o ambiente em pesquisas desta natureza também são discutidas.

**Palavras chave:** Sazonalidade, Ecofisiologia, Mata Atlântica, Grupos sucessionais.

## ABSTRACT

Functional differences between species allow their grouping in distinct successional groups. However, there is greater difficulty in discriminating species groups of the stratum initial succession in light of the similarities of characteristics they share. Other issues complicating this discrimination in the tropical forests and biodiversity are the great diversity of physical environments. Seasonal variations also alter important characteristics of these environments (temperature, water availability and light). This species can lead to different successional groups have higher functional similarity in a given season. In order to establish ecophysiological parameters for discriminating species previously classified as pioneer and early secondary and evaluate the influence of seasonality on the maintenance of this classification, this work aimed to study four species of Atlantic forest, two pioneers: *Mabea fistulifera*; *Miconia hypoleuca* and two secondary Initial: *Senefeldera verticillata* and *Siparuna guianenses* in evergreen forest in the rainy season, dry and intermediate 2011. We evaluated gas exchange, chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments, water potential and leaf mass per area (MFA). Regardless of the group successional carbon assimilation and transpiration showed lower values in the dry season, as well as higher carbon values internal and intrinsic efficiency of water use. The  $F_v/F_m$  and  $F_v/F_0$  ratio does not suggest stress conditions. However, the non-photochemical energy dissipation (qNP and NPQ) increased in the dry season for most species. In the same season, increased concentrations of carotenoids and decrease of the ratio total chlorophyll / carotenoids for all species. The soil water potential and species did not vary throughout the year. However, the values of vapor pressure deficit (VPD) were higher in the dry season. The results reflect a seasonal effect on photosynthesis of all species regardless of successional group with great influence of the DPV. While evaluations of gas exchange were not a good tool for discriminating between successional groups, MFA, chlorophyll fluorescence ( $F_v/F_m$  and  $F_v/F_0$ ) and photosynthetic pigments (carotenoids and chlorophyll) suggest functional similarities between species of the same group and allowed the discrimination between successional groups. The above-mentioned parameters proved to be good discriminators depend on the season. Other parameters such as qP, NPQ and the ratio total chlorophyll / carotenoids, also discriminated the successional groups, but in

only one season not considered robust parameters. The importance of considering seasonality and the environment in such research are also discussed.

**Keywords:** Seasonality, ecophysiology, Rain Forest, succession groups.

## 1. INTRODUÇÃO:

### 1.1. Sucessão Ecológica

Sucessão ecológica é uma alteração na estrutura e composição específica de uma comunidade, inclusive em suas características (produtividade, fisionomia, biomassa) no decorrer de um longo período de tempo, gerando um estado no qual as modificações ocorrem muito lentamente (Odum e Barrett 2005). Caso haja algum distúrbio (seja antrópico ou natural) no ambiente, haverá alteração no processo de sucessão (Barnes *et al.*, 1998). A separação das espécies dentro de grupos sucessionais é dificultada pela variação de respostas das espécies ao ambiente (Nogueira *et al.*, 2004).

Diferentes características intrínsecas direcionam cada espécie de planta a um espaço diferente dentro do processo sucessional. Tais diferenças permitem a divisão das espécies em grupos sucessionais distintos. Apesar de esta divisão estar relacionada diretamente com a luminosidade associada ao respectivo estrato a que a planta pertença (Paula *et al.*, 2004), os parâmetros levados em consideração para a divisão em grupos sucessionais não são unânimes, apresentam diferentes formas de classificação a depender da forma de avaliação e das características das plantas. Segundo Budowski (1965) as espécies se dividem em quatro estádios sucessionais (pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e clímax) a depender da tolerância e necessidade de luz e temperatura adequada. Já Swaine e Whitmore (1988) definem em apenas dois grupos os estádios sucessionais de plantas - pioneiras e não pioneiras (ou clímaxes), sendo a primeira tolerante a ambientes mais hostis com suas sementes germinando em áreas abertas e clareiras, e a segunda crescendo em ambientes de sub-bosque. Atualmente, estudos como os de Christo *et al.* (2009), Carvalho *et al.* (2008, 2006) e Peixoto *et al.* (2004) levam em consideração a classificação proposta por Gandolfi *et al.* (1995) que consideram que as espécies seriam classificadas em apenas três estádios sucessionais (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias).

As espécies pioneiras são aquelas que crescem em grandes clareiras, bordas de fragmentos florestais e que são capazes de germinar e de se estabelecerem em áreas abertas e perturbadas, tolerando inclusive um ambiente mais hostil com alta irradiância, alta temperatura, baixa umidade do ar e do solo. Dentro do estágio



sucessional estas espécies se estabelecem primeiro em um ambiente perturbado ou novo (sem vegetação) por apresentarem resistência à dessecação e ao excesso de luz (Budowsk, 1965).

As secundárias iniciais são plantas que se desenvolvem em locais totalmente abertos, semi-abertos e em clareiras na floresta, aceitando apenas sombreamento parcial e que participam dos estádios intermediários da sucessão. Apresentam crescimento rápido e vivem mais tempo que as pioneiras. Baseado nos estudos de Almeida (2000) e Budowsk (1965), as espécies secundárias iniciais apresentam sementes pequenas e médias e em grande quantidade, geralmente apresentando alguma dormência.

As espécies tardias compreendem um grupo de plantas que se desenvolvem em áreas de sub-bosque, permanentemente sombreados, ocupando quase sempre a região mais superior da floresta quando adultas, com baixa densidade. Seu ciclo de vida é relativamente longo, sementes relativamente grandes, dispersadas pela gravidade e animais. Sua presença é iniciada nas fases intermediárias no processo sucessional dentro da floresta em formação (Almeida, 2000 e Budowsk, 1965).

Nogueira *et al.* (2004) analisaram variáveis ecofisiológicas de vinte espécies arbóreas de diferentes estádios de sucessão em uma região de reflorestamento nos trópicos e observaram que as espécies de um mesmo estágio sucessional apresentaram um “*continuum*” de respostas ecofisiológicas, demonstrando que nem todas as espécies apresentarão todas as características típicas do seu grupo sucessional.

Ferraz *et al.* (2004) afirmam que cada classificação para a separação das espécies em grupos sucessionais implica em uma simplificação que reduz o grau de informações, tornando-se difícil formular um modelo de aceitação geral. Apesar de existirem relatos de parâmetros (morfológicos, germinativos, ecofisiológicos, entre outros) para discriminar os grupos sucessionais (Ribeiro *et al.*, 2005; Fermino-Jr *et al.*, 2004; Souza e Válio, 2003), poucos são os estudos que avaliam a influência das variações sazonais na permanência da espécie no grupo ao qual ela foi designada. Assim, é importante estabelecer parâmetros robustos que não variem em função das variações sazonais para que se defina de forma segura o grupo sucessional ao qual uma espécie pertença.

## 1.2. Sazonalidade e plasticidade nos trópicos

Dentre os fatores abióticos que mais influenciam as respostas ecofisiológicas de espécies de todos os grupos sucessionais estão a luminosidade, temperatura e disponibilidade hídrica, cujas variações temporais são refletidas, por exemplo, na atividade ecológica (Ribeiro *et al.*, 2004), fenologia (Miranda *et al.*, 2011) e ecofisiologia das plantas (Silva *et al.*, 2010). Segundo estudo de Castro *et al.* (2005) com *Byrsonima verbascifolia* (Euphorbiaceae) a variação sazonal na região de cerrado influenciou no aumento da taxa fotossintética e transpiratória, com valores 47% e 45% superiores, respectivamente, em relação a estação seca. Isto poderia levar a mesma espécie a apresentar características de grupos sucessionais distintos ao longo do ano, a depender da intensidade dos fatores abióticos que sofreram alterações.

Além disto, o ambiente natural expõe os organismos a condições adversas que geram restrições ao seu desenvolvimento e reprodução. Com isto, as plantas utilizam diferentes estratégias a fim de minimizar estas condições desfavoráveis. A plasticidade fenotípica e o processo de aclimação permitem que as plantas transitem entre estados fisiológicos distintos (Portes *et al.*, 2008).

Portes *et al.* (2008), avaliando a capacidade de aclimação de espécies de diferentes estádios sucessionais, observou que a estratégia ecológica não está relacionada necessariamente ao estágio sucessional a que o indivíduo pertence, mas sim à condição de aclimação fotossintética sob uma nova condição do ambiente. Esta observação é suportada por outros trabalhos que evidenciam a plasticidade fenotípica para qualquer estágio sucessional (Valladares *et al.*, 2000; Naumburg e Ellsworth, 2000).

Em ambientes tropicais com maior restrição hídrica, como caatinga e cerrado a sazonalidade é mais marcada devido os diferentes regimes hídricos ao longo do ano. Na caatinga, por exemplo, as plantas apresentam condições adversas em relação ao solo, a disponibilidade de nutrientes, precipitação pluviométrica e grandes déficit de pressão de vapor (DPV) do ambiente. Trovão *et al.* (2004) avaliando o potencial hídrico de espécies da caatinga observaram que apesar de sensíveis a variação de umidade estas espécies conseguem apresentar seu potencial hídrico maior que em plantas cultivadas sob mesma condição, sugerindo que esta resposta pode estar relacionada às adaptações morfo-fisiológicas já adquiridas devido às condições climáticas e do solo da região semi-árida.

Palhares *et al.* (2010) observaram que as plantas do cerrado apresentam uma gama de respostas em relação às variações sazonais. As espécies lenhosas apresentam respostas diferentes quando há sinais de déficit hídrico que vai desde a deciduidade ao aumento da área foliar na estação seca (acesso a água presente no subsolo).

A sazonalidade também é responsável pela variação na fenologia das plantas, atuando de forma direta nas suas características funcionais. Segundo Borchert (1998), a variação sazonal do potencial hídrico da planta pode constituir uma relação entre sazonalidade climática e a fenologia. Entretanto, Miranda *et al.* (2011) avaliando a fenologia e o potencial hídrico de cinco espécies em mata de galeria e floresta de montanha na Chapada Diamantina não observaram grandes diminuições no potencial hídrico ante-manhã durante o ano ( $\Psi_{AM}$ ) com clara ação da sazonalidade na brotação de novos ramos e na queda de folhas, independentemente do local, sugerindo que a restrição hídrica não ocorre em nenhum dos tipos de ambientes avaliados.

Em ambientes mais úmidos como a Amazônia e a Mata Atlântica, o potencial hídrico do solo pode ou não variar e causar estresse hídrico às plantas, porém a queda do DPV pode influenciar nas atividades funcionais dos organismos. Rodrigues *et al.* (2011) observaram que o DPV influenciou significativamente na condutância estomática de plantas de um manguezal amazônico, mostrando que não somente a água presente no solo influencia as plantas de um ambiente. Silva *et al.* (2011) em trabalho realizado na Amazônia Central analisaram o estado nutricional e as condições hídricas de espécies pioneiras crescendo em uma área degradada em diferentes períodos sazonais. Estes autores observaram diferença no potencial hídrico e estratégias de obtenção de água e nutrientes nos períodos de chuva e seca entre as espécies estudadas, sugerindo plasticidade nas respostas destes indivíduos pertencentes ao mesmo grupo sucessional.

Lins e Nascimento (2010) avaliando a fenologia de *Paratecoma peroba* (Bignoniaceae) em uma floresta estacional semidecidual no norte do Rio de Janeiro observaram o efeito sazonal nesta espécie com a senescência foliar e a queda foliar ocorrendo no início e no fim da estação seca, respectivamente, e o brotamento no início da estação chuvosa.

Além da água, outros fatores são relevantes quando se avaliam variações sazonais como a temperatura (Lemos-Filho, 2000), umidade (Miranda *et al.*, 2011) e a luz (qualidade e fotoperíodo).

Além disso, características morfo-funcionais como massa foliar específica (MFE) e densidade foliar têm se mostrado relacionadas à disponibilidade de recursos: plantas em ambientes mais pobres investem mais carbono em suas folhas, mantendo-as por mais tempo (Reich *et al.*, 2003; Hoffman *et al.*, 2005). Entre os trabalhos desenvolvidos em florestas tropicais relacionando morfologia foliar com grupos sucessionais, foi observado que as pioneiras apresentam mais plasticidade do que as espécies de estádios mais tardios (Straus-Debenedetti e Berlyn 1994, Rôças *et al.* 1997), o que ajuda a justificar a maior resistência destas plantas as variações de luminosidade e temperatura (Bazzaz e Carlson 1982).

Segundo Gutschick (1999) fatores bióticos e abióticos são capazes de levar a alterações nas características estruturais das folhas, tais como: área foliar, densidade estomática, distribuição dos estômatos entre face abaxial e adaxial, abertura estomática, entre outras. Boeger e Wisniewski (2003) avaliando a morfologia foliar de três espécies de estádios sucessionais distintos sugerem que no decorrer gradiente sucessional as variações na morfologia foliar estariam relacionadas possivelmente às mudanças microclimáticas e as interações planta-horizontes orgânicos do solo que se intensificam nos estádios mais avançados. Assim, pode-se sugerir que o efeito da sazonalidade influencia desde alterações físico-químicas do ambiente através das mudanças microclimáticas até a anatomia, fisiologia e ecologia dos organismos vegetais independentemente do bioma em questão.

## **2. HIPÓTESES**

- I. Na floresta Ombrófila Densa as respostas ecofisiológicas são diferentes para os grupos sucessionais, com pioneiras apresentando melhor desempenho fotossintético que as secundárias iniciais.
- II. Na floresta Ombrófila Densa a estação seca não implica em restrição hídrica para as plantas.
- III. Existe variação sazonal na ecofisiologia destas plantas independente do grupo sucessional.

## **3. OBJETIVO**

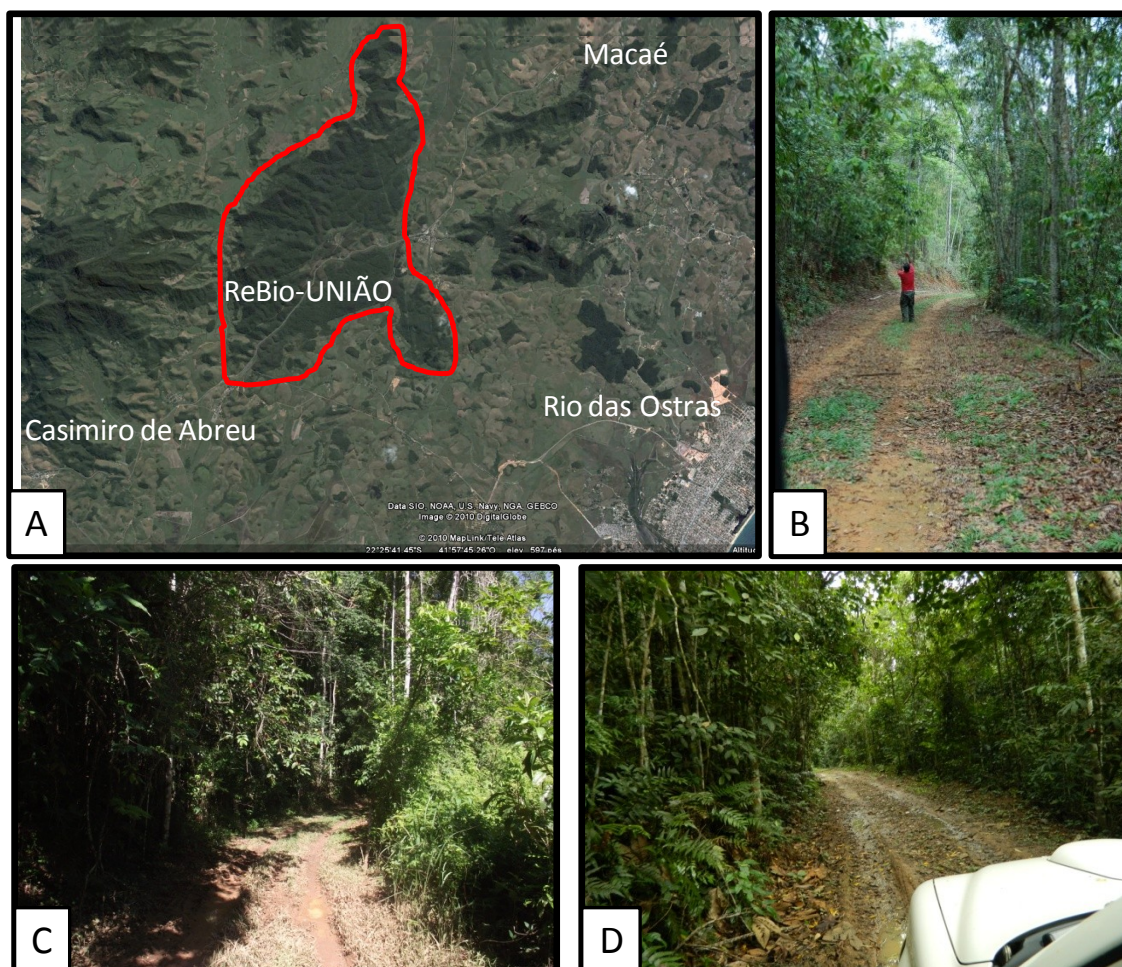
Este trabalho teve por objetivo avaliar as respostas ecofisiológicas de quatro espécies da Mata Atlântica em floresta sempre verde (duas pioneiras e duas secundárias iniciais) na estação chuvosa, seca e intermediária visando;

- 1) Estabelecer parâmetros ecofisiológicos discriminatórios para espécies previamente classificadas como sendo de grupos do estágio inicial de sucessão ecológica e,
- 2) Avaliar a influência da sazonalidade na discriminação de espécies em estádios sucessionais distintos.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1. Local de estudo

O trabalho foi desenvolvido na Reserva Biológica União (ReBio UNIÃO) ( $22^{\circ}27'30''S$ ,  $42^{\circ}02'14''O$ ), com área aproximada de 3.120 ha localizada entre os municípios de Rio das Ostras, Casimiro de Abreu e Macaé, estado do Rio de Janeiro, Brasil (Figura 1A). A reserva apresenta área de mata de aproximadamente 2.400 ha e representa um dos maiores e últimos remanescentes de Mata Atlântica de Baixada Costeira do estado, onde ainda podem ser encontrados trechos de mata primária. A Mata Atlântica encontrada nesta região é classificada como ombrófila densa e com pouca perda de folhas na estação seca (ICMBio, 2008). A coleta de dados foi feita em três trilhas dentro da reserva, respeitando a semelhança entre estas áreas, sendo selecionadas as trilhas do Buracão, Lava-Pé e Três Pontes (Figura 1 B,C,D).

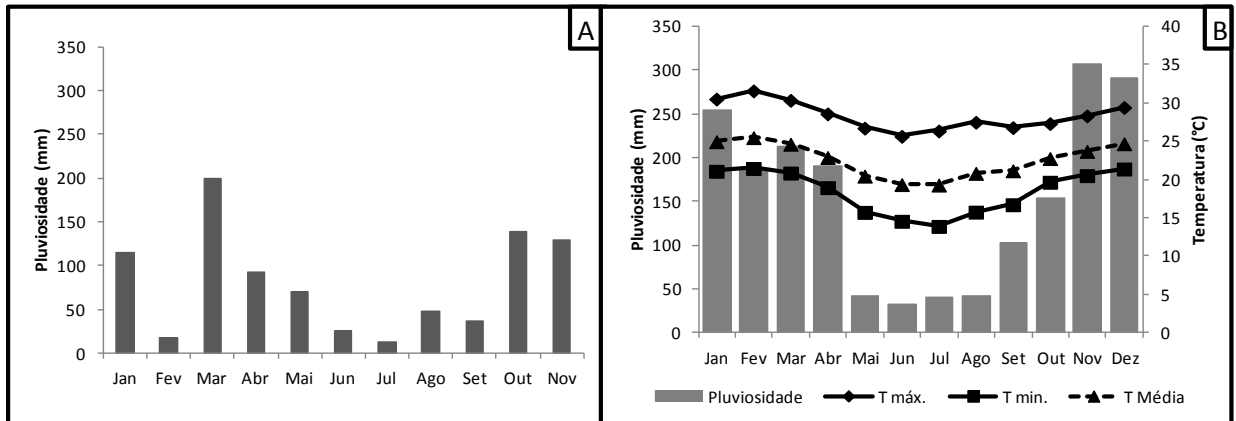


**Figura 1:** A) Rebio UNIÃO (Google.maps), B) Trilha do Buracão, C) Trilha Lava-pé, D) Trilha das três pontes.

#### **4.2. Espécies estudadas, número amostral, período de avaliação e caracterização ambiental.**

Quatro espécies de Mata Atlântica foram selecionadas pela abundância na área da Rebio sendo separadas em dois grupos sucessionais segundo trabalhos de Carvalho *et al.* (2006) e Gandolfi *et al.* (1995): pioneiras *Mabea fistulifera* Mart. e *Miconia hypoleuca* (Benth.) Triana e secundárias iniciais *Senefeldera verticillata* (Vell.) Craizat e *Siparuna guianenses* Aubl. Para a tomada de dados ecofisiológicos foram marcados e utilizados quatro indivíduos de cada espécie maduros reprodutivamente (adultos) de cada espécie e duas folhas saudáveis, totalmente expandidas, sem necroses e não destacadas de cada indivíduo (Silva *et al.*, 2010).

As análises de campo foram feitas bimestralmente de janeiro a novembro de 2011. Após análise dos dados pluviométricos de 2011 (Figura 2A) e dados climatológicos dos anos anteriores (Figura 2B), foi possível separar e agrupar os meses de coleta dentro de cada estação do ano sendo chuvosa (Janeiro, Março e novembro), seca (Julho e setembro) e intermediária (Maio). A pluviosidade da região é concentrada nos meses de novembro a abril e a estiagem nos meses de junho a setembro. A caracterização do ambiente é apresentada para cada estação do ano (Tabela 1). Os dados de temperatura, umidade relativa e DPV foram medidos através de sensores modelo Watchdog 1000 da Spectrum fixados nas três trilhas avaliadas. O potencial hídrico do solo foi medido quinzenalmente entre 9:00 e 11:00h por 20 sensores da Wescor modelo multivoltmeter HR33T (Tabela 1).



**Figura 2:** A) Precipitação (mm) entre os meses de janeiro e Novembro de 2011 (Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) na Estação Automática de Macaé/RJ). B) Dados climatológicos referente a média dos anos de 2006, 2008 e 2009 na ReBio UNIÃO (Fonte: estação meteorológica do LCA/UENF).  $T_{máx.}$  = Temperatura máxima;  $T_{mín.}$  = temperatura mínima;  $T_{Média}$  = temperatura média

**Tabela 1:** Caracterização do ambiente da ReBio UNIÃO nos dias de coleta. Fonte: Dados cedidos pelo Laboratório de Ciências Ambientais (LCA)-UENF

Estação	Temp. Max. (°C)	Temp. Min. (°C)	Temp. Média (°C)	Umidade Relativa (%)	DPV (KPa)	$\Psi$ solo (MPa)
Chuvosa	25.68	16.36	20.00	96.33	0.086	-0.03
Seca	24.91	13.34	16.20	75.67	0.448	-0.03
Intermediária	25.17	14.77	18.43	85.00	0.318	-0.05

### 4.3. Análises ecofisiológicas

#### 4.3.1. Trocas gasosas

A assimilação de carbono (AC), transpiração (E), condutância estomática ( $g_s$ ) e carbono interno ( $C_i$ ), além da eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) (parâmetro obtido através da divisão entre AC/E) foram medidos em folhas saudáveis, não destacadas e completamente expandidas a partir da utilização de um analisador de gás carbônico no infravermelho (IRGA) portátil, de circuito fechado, modelo Ciras 2 (PP Systems, UK). Integrado a ele foi instalada uma cuveta Parkinson com área de  $1,7 \text{ cm}^2$  (PP System, Hitchin, UK), onde as folhas foram clipeadas. A câmara foliar foi calibrada a 380 ppm de  $\text{CO}_2$ , umidade de 80%. Os horários de medição e a intensidade de luz saturante para cada espécie foram obtidos da fotossíntese através de curvas diárias e curvas de saturação luminosa com auxílio de uma fonte de luz artificial (LED) (PP Sistem, Hitchin, UK) acoplada a cuveta. (Tabela 2).



**Tabela 2:** Intensidade luminosa saturante ( $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ ) e intervalo (em horas) de máxima assimilação de carbono (A) por espécie.

Espécie	Intensidade luminosa ( $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ )	Período máximo de A (h)
<i>Mabea fistulifera</i>	2.000	8:00-9:30
<i>Miconia hypoleuca</i>	2.000	7:30-9:00
<i>Senefeldera verticillata</i>	900	8:00-10:00
<i>Siparuna guianenses</i>	1.300	9:00-11:00

#### 4.3.2. Fluorescência da clorofila *a*

As medições foram realizadas no terço médio das mesmas folhas utilizadas nas trocas gasosas 12:00 e 13:00 h. Para isto, foi utilizado um fluorímetro modulado portátil modelo FMS 2 (Hansatech, UK).

As folhas adaptadas no escuro por 30 minutos com auxílio de clipe foliar foram inicialmente expostas a luz de medição (aproximadamente  $6 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a 660 nm), seguida pela exposição à luz actínica (luz branca) de alta intensidade ( $6.000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) aplicada por 0,8 segundos, adaptado de Van Kooten e Snel (1990) e Genty *et al.* (1989). Foram registradas ou calculadas as seguintes variáveis: fluorescência mínima ( $F_0$ ), fluorescência máxima ( $F_m$ ), fluorescência variável ( $F_v = F_m - F_0$ ), estado estático da fluorescência ( $F_s$ ), rendimento quântico máximo do FS II ( $F_v/F_m$ ), taxa variável de rendimento quântico ( $F_v/F_0$ ), taxa de transporte de elétrons (ETR), *quenching* fotoquímico (qP) e *quenching* não-fotoquímicos (qNP e NPQ).

O ETR foi calculado segundo Lütge *et al.* (1998) pela formula  $\text{ETR} = (\Delta F/F'_m) \times 0,84 \times \text{DFF} \times 0,5$ ; no qual  $(\Delta F/F'_m)$  representa o rendimento quântico do fotossistema II; 0,84 representa a estimativa da fração da luz incidente que é absorvida efetivamente; DFF é a densidade de fluxo de fótons e 0,5 a um fator considerando a excitação luminosa dos dois fotossistemas.

#### 4.3.3. Concentrações de pigmentos fotossintéticos

Um disco com diâmetro de 8 mm do terço médio do limbo foliar foi retirado de duas folhas de cada indivíduo, cortados em tiras e colocados individualmente em tubo de plástico contendo 5 mL de acetona 80% envolto em papel alumínio, totalizando oito repetições por espécie. Após cinco dias, uma alíquota de 1 mL foi

submetida a leitura em espectrofotômetro Shimadzu UV-1800 nos comprimentos de onda de 470, 646 e 663 nm. Os pigmentos (clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides) foram calculados segundo Wellburn (1994) e as relações clorofila total, clorofila *a/b* e clorofila total/carotenóide foram analisadas.

$$[\text{Clorofila } a] (\mu\text{g} / \text{mL}) = 12,21A_{663} - 2,81A_{646}$$

$$[\text{Clorofila } b] (\mu\text{g} / \text{mL}) = 20,13A_{646} - 5,03A_{663}$$

$$[\text{Carotenóides}] (\mu\text{g} / \text{mL}) = (1000A_{470} - 3,27 [\text{Clorofila } a] - 104 [\text{Clorofila } b])/198$$

$$[\text{Clorofilas totais}] = \text{Clorofila } a + \text{Clorofila } b$$

Todos os procedimentos espectrofotométricos foram feitos em ambiente com pouca luminosidade. Os resultados foram expressos em  $\text{nmol.cm}^{-2}$

#### 4.3.4. Potencial hídrico

Para a determinação do potencial hídrico das plantas ( $\psi_h$ ), foi utilizada uma câmara de pressão (Soilmisture modelo 3005) segundo Scholander *et al.* (1965). Foram medidos o potencial hídrico ante-manhã ( $\psi_{AM}$ ) no horário entre 2:00 e 5:30 h e o potencial hídrico meio-dia ( $\psi_{MD}$ ) entre 11:30 e 13:30h. A partir destes parâmetros foi obtida a amplitude de variação diária ( $\Delta\psi = \psi_{AM} - \psi_{MD}$ ).

#### 4.4. Massa seca por área (MFA)

Dez discos foliares com 8mm de diâmetro foram retirados de cinco folhas de cada indivíduo. Estes discos foram devidamente identificados e secos em estufa Marconi modelo MA 035 a 60°C por 72 h. Os discos secos foram pesados em balança de precisão (0,001g) Shimadzu modelo AY220. A massa seca por área (MFA) foi calculado a partir da razão entre a massa seca (g) do disco pela sua área ( $\text{cm}^2$ ) (Witkowski e Lamont, 1991).

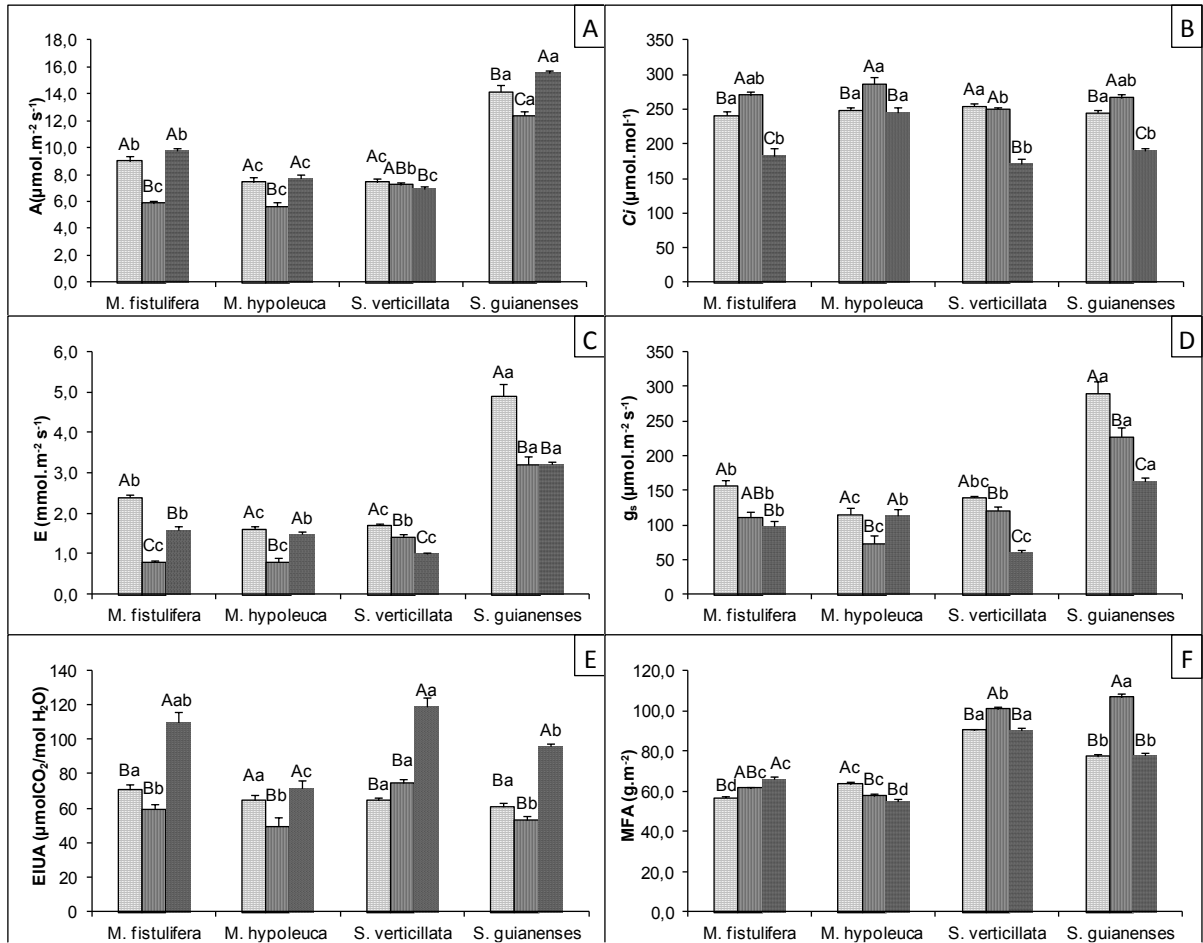
#### 4.5. Análise dos dados

Para os parâmetros ecofisiológicos os valores apresentados são as médias de quatro indivíduos, duas repetições/indivíduo de cada espécie  $\pm$  erro padrão.

Primeiramente foi feita uma análise descritiva dos dados com os testes de normalidade e homogeneidade das variâncias. Os dados paramétricos (MFA, Fluorescência da clorofila *a* e pigmentos fotossintéticos, além de trocas gasosas para os grupos sucessionais) foram analisados utilizando o programa Estatística 8, com a ANOVA e o teste *t* feitos *a posteriori*. Os dados não paramétricos (trocas gasosas por espécie e os de potencial hídrico) foram analisados no programa Graph Pad Prism 5, sendo Mann-Whitney o teste utilizado. ( $p < 0,05$ ).

## 5. RESULTADOS

A assimilação de carbono (Figura 3A) foi menor na estação seca para as duas espécies pioneiras e a secundária inicial *S. guianenses*. Nas outras duas estações, estas mesmas três espécies apresentaram resultados similares, apenas *S. verticillata* apresentou resultados sazonais diferentes. O carbono interno (Figura 3B) de todas as espécies foi inferior na estação intermediária em comparação com a estação seca. As plantas na estação chuvosa apresentaram valores maiores na transpiração (Figura 3C) para todas as espécies quando comparado com as outras duas estações. Entretanto, em relação ao grupo sucessional, foi observada uma semelhança no padrão sazonal de transpiração para todas as espécies, tendo na estação chuvosa valores maiores que a estação seca (Figura 3C). A condutância estomática (Figura 3D) nas secundárias iniciais apresentaram menores valores na estação intermediária. Maiores valores da EIUA foram observados na estação intermediária para a maioria das espécies (Figura 3E). Os valores de MFA (Figura 3F) das secundárias iniciais foram maiores na estação seca, não havendo diferença estatística entre a MFA na estação chuvosa e intermediária. As espécies pioneiras não apresentaram padrão sazonal e apresentaram os valores mais baixos quando comparados com as secundárias iniciais.



**Figura 3:** Parâmetros de trocas gasosas: A) Assimilação de carbono; B) Carbono interno; C) Transpiração; D) Condutância estômática; E) Eficiência intrínseca no uso da água; F) Massa seca por área. Período chuvoso (▨), período seco (▤) e intermediário (▧). Letras maiúsculas = diferença estatística entre estações do ano para cada espécie, letras minúsculas = diferença entre espécies para a mesma estação do ano. Dados são apresentados como média + erro padrão.  $n=4$  ( $p \leq 0,05$ ).

Ao avaliar os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* para as quatro espécies nos três períodos analisados (Tabela 3), não foram observadas variações significativas nas razões  $F_v/F_m$  e  $F_v/F_0$ , com exceção para *S. guianenses*, que apresentou valores mais baixos conforme a água tornava-se menos abundante no ambiente (estações seca e intermediária). Entretanto, quando estes dados são analisados em função da média por grupo sucessional, as plantas pioneiras apresentaram maior taxa variável de rendimento quântico ( $F_v/F_0$ ) e rendimento quântico máximo ( $F_v/F_m$ ) nas três estações ao longo do ano em comparação com as secundárias iniciais.

**Tabela 3:** Rendimento quântico variável ( $F_v/F_0$ ) e rendimento quântico máximo do FS II ( $F_v/F_m$ ) em diferentes estações do ano (C = Chuvosa; S = Seca; I = Intermediária). Letras maiúsculas comparam estações dentro da mesma espécie. Letras minúsculas comparam mesma estação entre médias dos grupos sucessionais. Dados são apresentados como média + erro padrão. n=4 ( $p \leq 0,05$ )

Grupo Sucessional	Espécie	Estação	$F_v/F_0$	$F_v/F_m$
Pioneiras	<i>Mabea fistulifera</i>	C	5,32 ± 0,391 A	0,84 ± 0,008 A
		S	5,48 ± 0,135 A	0,85 ± 0,003 A
		I	5,01 ± 0,166 A	0,83 ± 0,005 A
	<i>Miconia hypoleuca</i>	C	4,83 ± 0,310 A	0,82 ± 0,009 A
		S	5,04 ± 0,085 A	0,83 ± 0,004 A
		I	5,06 ± 0,166 A	0,83 ± 0,005 A
	Média das pioneiras	C	5,079 ± 0,249 a	0,833 ± 0,007 a
		S	5,260 ± 0,142 a	0,839 ± 0,004 a
		I	5,031 ± 0,024 a	0,834 ± 0,001 a
Secundárias Iniciais	<i>Senefeldera verticillata</i>	C	4,82 ± 0,316 A	0,83 ± 0,006 A
		S	4,74 ± 0,434 A	0,82 ± 0,004 A
		I	4,21 ± 0,251 A	0,81 ± 0,010 A
	<i>Siparuna guianenses</i>	C	4,42 ± 0,134 A	0,81 ± 0,008 A
		S	3,90 ± 0,222 B	0,79 ± 0,009 AB
		I	3,66 ± 0,283 B	0,78 ± 0,014 B
	Média S. Iniciais	C	4,618 ± 0,177 b	0,820 ± 0,006 b
		S	4,461 ± 0,377 b	0,811 ± 0,009 b
		I	3,934 ± 0,272 b	0,793 ± 0,013 b

A Tabela 4 apresenta os dados de dissipação de energia e taxa de transporte de elétrons (ETR) para cada espécie nas três estações do ano. Para o *quenching* fotoquímico (qP) não foi observada variação para as duas espécies pioneiras *M. fistulifera* e *M. hipoleuca*. Porém, as espécies *S. verticillata* e *S. guianenses* apresentaram menores valores de qP na estação seca (0,788 e 0,857, respectivamente). Para os *quenchings* não-fotoquímicos (qNP e NPQ) foi observado um padrão de resposta para as espécies avaliadas, com maiores valores apresentados na estação seca, exceto para *M. fistulifera*. A taxa de transporte de elétrons não variou em função das estações do ano para cada espécie, com exceção de *M. hipoleuca*, que teve um aumento destes valores conforme a água tornava-se menos abundante no ambiente. Quando estes dados são agrupados para avaliar as respostas em função dos grupos sucessionais (Tabela 4) é observado que apenas na estação intermediária há valores estatísticos diferentes para os coeficientes de

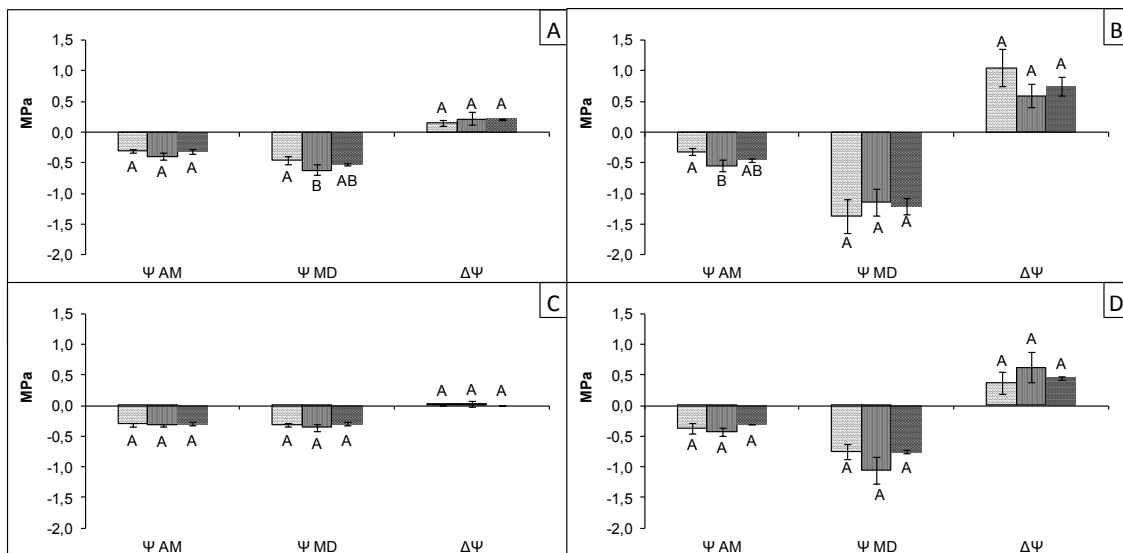
dissipação, sendo o fotoquímico (qP) menor nas pioneiras e os não-fotoquímicos (qNP e NPQ) menores para as secundárias iniciais. Já o ETR foi superior para as secundárias iniciais nas três estações do ano avaliadas. Entretanto, os valores médios de ETR foram menores nas pioneiras em função dos menores valores de *M. hypoleuca*.

**Tabela 4:** Quenching fotoquímico (qP), quenchings não-fotoquímicos (qNP e NPQ) e taxa de transporte de elétrons (ETR) em diferentes estações do ano (C = Chuvosa; S = Seca; I = Intermediária). Letras maiúsculas comparam estações dentro da mesma espécie. . Letras minúsculas comparam mesma estação entre médias dos grupos sucessionais. Dados são apresentados como média + erro padrão. n=4 (p≤ 0,05).

Grupo Sucessional	Espécie	Estação	qP	qNP	NPQ	ETR ( $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
Pioneiras	<i>Mabea fistulifera</i>	C	0,874 ± 0,03 A	0,257 ± 0,05 B	0,267 ± 0,06 B	14,65 ± 1,42 A
		S	0,832 ± 0,01 A	0,337 ± 0,02 AB	0,38 ± 0,03 AB	14,76 ± 1,47 A
		I	0,828 ± 0,01 A	0,420 ± 0,04 A	0,522 ± 0,07 A	16,83 ± 1,12 A
	<i>Miconia hypoleuca</i>	C	0,798 ± 0,02 A	0,416 ± 0,02 B	0,562 ± 0,03 B	8,70 ± 0,86 B
		S	0,785 ± 0,01 A	0,501 ± 0,01 A	0,681 ± 0,03 A	12,57 ± 1,08 A
		I	0,818 ± 0,01 A	0,505 ± 0,02 A	0,740 ± 0,05 A	9,89 ± 1,10 AB
	Médias das Pioneiras	C	0,830 ± 0,02 a	0,346 ± 0,03 a	0,418 ± 0,04 a	11,68 ± 1,13 b
		S	0,808 ± 0,01 a	0,428 ± 0,02 a	0,536 ± 0,04 a	12,27 ± 1,12 b
		I	0,823 ± 0,01 b	0,458 ± 0,02 a	0,622 ± 0,05 a	12,14 ± 1,19 b
Secundárias Iniciais	<i>Senefeldera verticillata</i>	C	0,809 ± 0,02 A	0,389 ± 0,02 B	0,468 ± 0,03 B	18,04 ± 1,73 A
		S	0,789 ± 0,01 B	0,457 ± 0,03 A	0,574 ± 0,04 A	15,96 ± 1,04 A
		I	0,861 ± 0,03 A	0,357 ± 0,05 B	0,434 ± 0,08 B	16,36 ± 1,55 A
	<i>Siparuna guianenses</i>	C	0,877 ± 0,01 B	0,328 ± 0,02 AB	0,349 ± 0,02 B	20,76 ± 1,93 A
		S	0,857 ± 0,02 B	0,410 ± 0,02 A	0,523 ± 0,04 A	18,99 ± 2,02 A
		I	0,932 ± 0,02 A	0,290 ± 0,04 B	0,311 ± 0,05 B	18,69 ± 1,81 A
	Médias das S. Iniciais	C	0,842 ± 0,01 a	0,359 ± 0,01 a	0,413 ± 0,02 a	17,43 ± 1,34 a
		S	0,813 ± 0,01 a	0,442 ± 0,02 a	0,556 ± 0,03 a	15,75 ± 1,05 a
		I	0,899 ± 0,02 a	0,319 ± 0,03 b	0,364 ± 0,05 b	18,10 ± 1,62 a

Os resultados de potencial hídrico para as pioneiras (Figura 4) mostram que *M. fistulifera* apresentou menores valores ao meio dia e para *M. hypoleuca* no potencial ante-manhã na estação seca. Apesar de não ter sido verificada diferença estatística nas secundárias iniciais em nenhum dos parâmetros avaliados, é possível observar em *S. guianenses* uma tendência a valores mais negativos para potencial ao meio dia na estação seca. Nenhuma variação foi observada para amplitude de variação diária do potencial hídrico.

Os resultados de pigmentos fotossintéticos mostram um efeito sazonal para as quatro espécies estudadas independente do grupo sucessional (Tabela 5). Os valores de carotenóides são maiores nas estações seca em comparação com a estação chuvosa. Este mesmo padrão foi observado para *M. hypoleuca* e *S. verticillata* quanto à razão clorofila *a/b*. Já para a razão clorofilas totais/ carotenóides os dados se invertem, sendo menores nas estações seca e intermediária e maiores na estação chuvosa para todas as espécies. *M. fistulifera* e *S. guianenses* apresentaram o mesmo padrão de teor de clorofilas totais, com menores valores encontrados na estação chuvosa. Quando os dados de pigmentos fotossintéticos são avaliados pela ótica da sucessão ecológica, é observado que os carotenóides, clorofilas *a/b* e clorofilas totais apresentam valores maiores para as secundárias iniciais com relação às pioneiras, independente da estação do ano.



**Figura 4:** Potencial hídrico de: A) *M. fistulifera*; B) *M. hypoleuca*; C) *S. verticillata*; D) *S. guianense*. Período chuvoso (▨), período seco (▤) e intermediário (▩). Letras diferentes indicam diferença estatística entre estações do ano no mesmo parâmetro. Dados são apresentados como média ± erro padrão. n=4 (p < 0,05).



**Tabela 5:** Pigmentos fotossintéticos (nmols. cm<sup>-2</sup>) em *M. fistulifera*, *M. hypoleuca*, *S. verticillata* e *S. guianenses* nas estações seca (S), chuvosa (C) e intermediária (I) de 2011. Carotenóides (Caro), clorofila total (Clo t), clorofila a /clorofila b (Clo a/b) e clorofilas totais/carotenóides (Clo t/Caro). Letras maiúsculas comparam estações dentro da mesma espécie. . Letras minúsculas comparam mesma estação entre médias dos grupos sucessionais Dados são apresentados como média + erro padrão. n=4 (p≤ 0,05).

Grupo sucessional	Espécies	Estação	Caro	Clo a/b	Clo t	Clo t/Caro
Pioneiras	<i>M. fistulifera</i>	C	11,21 ± 0,43 B	2,83 ± 0,06 A	46,90 ± 1,34 B	4,40 ± 0,13 A
		S	14,80 ± 0,50 A	2,90 ± 0,04 A	52,49 ± 1,06 A	3,77 ± 0,15 B
		I	13,98 ± 0,40 AB	2,92 ± 0,08 A	53,81 ± 1,57 A	3,86 ± 0,13 B
	<i>M. hypoleuca</i>	C	9,55 ± 0,64 B	2,52 ± 0,08 B	35,63 ± 1,17 A	4,07 ± 0,27 A
		S	10,31 ± 0,68 A	2,70 ± 0,06 A	32,48 ± 1,65 B	3,09 ± 0,06 C
		I	10,94 ± 0,37 A	2,65 ± 0,07 AB	35,44 ± 1,27 A	3,24 ± 0,08 B
	Médias das Pioneiras	C	10,40 ± 0,40 b	2,69 ± 0,06 b	41,45 ± 1,35 b	4,24 ± 0,15 a
		S	12,55 ± 0,61 b	2,80 ± 0,04 b	41,82 ± 2,10 b	3,42 ± 0,10 a
		I	12,56 ± 0,48 b	2,79 ± 0,06 b	45,23 ± 2,64 b	3,57 ± 0,11 a
S. Iniciais	<i>S. verticillata</i>	C	14,97 ± 0,91 C	2,91 ± 0,09 C	67,91 ± 1,94 A	4,27 ± 0,12 A
		S	22,20 ± 0,64 A	3,42 ± 0,10 A	68,34 ± 1,52 A	3,10 ± 0,08 C
		I	19,42 ± 1,24 B	3,19 ± 0,05 B	65,98 ± 2,94 A	3,42 ± 0,09 B
	<i>S. guianenses</i>	C	11,01 ± 1,03 C	3,06 ± 0,13 A	43,70 ± 1,78 B	4,16 ± 0,22 A
		S	18,14 ± 1,11 A	3,02 ± 0,03 A	50,02 ± 2,40 A	2,78 ± 0,11 C
		I	14,42 ± 1,71 B	3,06 ± 0,06 A	46,97 ± 1,79 A	3,42 ± 0,28 B
	Médias das S. Iniciais	C	13,22 ± 0,75 a	2,98 ± 0,08 a	55,05 ± 2,52 a	4,22 ± 0,12 a
		S	20,98 ± 0,69 a	3,30 ± 0,08 a	62,84 ± 2,30 a	3,00 ± 0,07 b
		I	17,11 ± 1,22 a	3,13 ± 0,04 a	57,21 ± 3,23 a	3,42 ± 0,13 a

## 6. DISCUSSÃO

No presente trabalho, os parâmetros ecofisiológicos de fluorescência da clorofila *a* ( $F_v/F_m$ ,  $F_v/F_0$ ), pigmentos fotossintéticos (carotenóides, clorofila *a/b* e clorofilas totais) e MFA foram os que apresentaram melhores respostas para a diferenciação dos grupos sucessionais. Para MFA as secundárias iniciais apresentaram valores superiores ao das pioneiras em todas as estações do ano. Segundo Wright e Cannon (2001) e Niinemets e Kull (2003) maiores valores de MFA podem estar relacionados a ambientes com baixa disponibilidade hídrica.

Ribeiro *et al.* (2004) buscaram parâmetros para separar grupos sucessionais através de análises ecofisiológicas. Estes autores, avaliando a fluorescência da clorofila *a* em espécies de diferentes grupos sucessionais em mata semi-decídua, observaram que a eficiência quântica efetiva do FS II ( $\Delta F/F_m'$ ) foi um bom parâmetro para detectar as diferenças entre os grupos. Apesar de Ribeiro *et al.* (2004) afirmarem que  $F_v/F_m$  nem sempre seja um parâmetro confiável para separar os grupos sucessionais, no presente trabalho, este parâmetro juntamente com  $F_v/F_0$  foram representativos para separação dos grupos.

Os dados de trocas gasosas mostraram um efeito sazonal na fotossíntese (com menor assimilação de carbono na estação seca) para a maioria das espécies avaliadas, com exceção de *S. verticillata*, sem distinção do grupo sucessional a que elas pertençam. Em corroboração, Kanegae *et al.* (2000) no cerrado, Rodrigues *et al.* (2011) e Souza Filho *et al.* (2005) na Amazônia também mostraram variação sazonal para as espécies estudadas, com o regime hídrico influenciando as trocas gasosas. Porém, a sazonalidade não está relacionada exclusivamente a precipitação e reserva de água no solo. Também podem estar afetando com diferentes intensidades em cada um destes ambientes o DPV (déficit de pressão de vapor), a temperatura e a luminosidade, visto que, repostas sazonais foram observadas mesmo nos ambientes mais úmidos, como a Amazônia e a Mata Atlântica.

Como esperado, na época mais úmida do ano os valores de transpiração foram elevados, podendo ser explicado pelo controle estomático

menos rigoroso e necessário, visto que a atmosfera e o solo estavam com boa disponibilidade hídrica. Neste sentido, podemos sugerir que, independente do grupo sucessional e das estratégias de manutenção do potencial hídrico das espécies, todas apresentaram o mesmo desempenho relacionado a transpiração e condutância estomática. Souza *et al.* (2008) avaliando o balanço de carbono diurno e sazonal de quatro espécies tropicais arbóreas (pioneiras e secundárias), observaram uma maior transpiração e condutância estomática na estação chuvosa para todas as espécies, sem distinção de seus grupos sucessionais. Assim, tanto no presente trabalho como em Souza *et al.* (2008) a variação sazonal nos parâmetros avaliados foram mais importante que o grupo sucessional para as respostas semelhantes entre as espécies.

Em ambiente de Mata Atlântica os efeitos da sazonalidade na transpiração e condutância estomática foram avaliados por Silva *et al.* (2010) em *Byrsonima sericea* (pioneira) na Reserva BIUNIA e foram observados semelhanças com os dados encontrados no presente trabalho, com maiores valores na estação chuvosa para os dois parâmetros, demonstrando um possível padrão para as plantas neste ambiente. Isto sugere que, mesmo em ambiente de floresta ombrofila densa onde a água não é um fator limitante de grandes proporções, as plantas respondem fotossinteticamente a sua variação. Segundo nossos dados de caracterização do ambiente isso não se deve a indisponibilidade de água no solo, mas ao aumento do DPV na estação seca. Rodrigues *et al.* (2011) observaram efeito da sazonalidade na fotossíntese de floresta de manguezal na Amazônia e relataram que o DPV influenciou fortemente a condutância estomática, visto que não há restrição hídrica no solo devido a constante encharcamento pelo efeito das marés. É possível também que a temperatura, além do DPV, possa estar regulando as respostas sazonais nestes ambientes.

MFA pode ser definida como um valor que reflete o custo para a formação da folha baseado principalmente em carbono fixado (Villar e Merino 2001). Segundo Reich *et al.* (1998) um aumento de MFA é causado quando a disponibilidade hídrica diminui gerando uma diminuição na taxa fotossintética máxima. Salleo *et al.* (1997) sugerem que o aumento na proporção de fibras e esclereídeos aumenta a densidade da folha e pode favorecer a retenção de

água na planta e maior resistência mecânica ao murchamento (Oertli *et al.* 1990). Com o provável desenvolvimento destes arcabouços a fim de evitar a perda de água para o ambiente, as folhas apresentam uma massa seca maior na estação seca em comparação com a chuvosa alterando assim os valores de MFA para as diferentes estações. Rosado e Matos (2007) avaliando a variação sazonal em atributos foliares de espécies de restinga no Rio de Janeiro observaram valores mais elevados para MFA, espessura, densidade e suculência na estação seca, justificando como principal fator a restrição hídrica. Vale resaltar que a restinga é um ambiente restrito quanto a disponibilidade de água em função do solo arenoso e com baixa capacidade de retenção de água. No presente trabalho, mesmo sem restrição hídrica no solo, verificamos o mesmo padrão de resposta, sugerindo mais uma vez a importância da influência do DPV nas estratégias de manutenção hídrica da planta. Vale ressaltar que a grande maioria das espécies da restinga têm origem na Mata Atlântica e que a formação deste ecossistema é relativamente nova, datando do Holoceno (Rizzini, 1979), podendo ser este um dos motivos pelo qual as espécies destes dois ambientes apresentaram respostas semelhantes independente da disponibilidade de água no solo.

Analisando os parâmetros da fluorescência da clorofila *a*, observamos que não houve comprometimento dos aparatos fotossintéticos para nenhuma das espécies estudadas, visto que  $F_v/F_m$  e  $F_v/F_0$  ficaram dentro da faixa satisfatória proposta por Bolhàr-Nordenkampf *et al.* (1989) e Roháček (2002) respectivamente para espécies sem estresse. Quando o aparato fotossintético da planta se encontra em bom estado de funcionamento a razão  $F_v/F_m$  varia entre 0,75 e 0,85. Quedas no valor desta razão geralmente são atribuídas a um dano no centro de reação do FS II (Björkman e Demmig, 1987; Bolhàr-Nordenkampf *et al.*, 1989). Segundo Roháček (2002), os valores determinados para  $F_v/F_0$  em plantas saudáveis variam entre 4 e 6. Isto sugere que mesmo havendo diminuição dos valores entre as estações, não se caracterizou uma situação de estresse exceto *S. guianenses* na estação intermediária. Silva *et al.* (2010) em trabalho com *Byrsonima sericea*, também na ReBio UNIÃO, observou variação estatística entre a estação seca e chuvosa para os parâmetros  $F_v/F_0$ , mas sem caracterização da condição de estresse. Também

não foi identificado pelos autores citados variação entre as estações do ano para  $F_v/F_m$ , o que corrobora os dados obtidos no presente trabalho.

Em um experimento na floresta tropical avaliando o efeito da seca sob quatro espécies (sendo três pioneiras e uma secundária inicial), Rascher *et al.* (2004) também não encontraram variação significativa nos valores de  $F_v/F_m$  que indicasse estresse. Porém, variações no ETR e na assimilação de carbono mostraram que a diminuição de água no ambiente afetou as plantas de forma similar, independente da espécie.

Podemos sugerir que o FS II esteja em bom estado de funcionamento em função dos dados de fluorescência da clorofila *a* ( $F_v/F_m$  e  $F_v/F_0$ ), enquanto se observa um aumento dos *quenchings* não-fotoquímico conforme o ambiente se torna mais seco para a maioria das espécies. Isto sugere que estas plantas consigam manter o rendimento quântico fotoquímico durante todo o ano à custa da liberação do excesso de energia na forma de calor na estação mais seca (Juneau *et al.*, 2005).

Trabalhos com plantas submetidas à deficiência hídrica como os de Tezara *et al.* (2008) e Suresh *et al.* (2010) relatam este padrão de resposta com reduções no *quenching* fotoquímico (qP) e aumento nos *quenchings* não-fotoquímicos (qNP e NPQ). Lu e Zhang (1999) avaliando o efeito do estresse hídrico no FS II em plantas de *Tritium aestivum* submetidas a estresse hídrico moderado e severo observaram que quanto maior a restrição hídrica, maiores os valores do *quenching* não-fotoquímico e diminuição nos parâmetros qP, assimilação fotossintética e conteúdo relativo de água. Segundo Brestic *et al.* (1995) o aumento dos *quenchings* não-fotoquímico em detrimento do qP em plantas sob estresse hídrico pode ser um mecanismo utilizado devido a baixa regulação do transporte de elétrons para a produção de ATP e NADPH, combinado com a diminuição da assimilação fotossintética e fechamento estomático.

Epron e Dreyer (1991), em estudo com *Quercus petraea*, distinguiram cinco fases para caracterizar o efeito do estresse hídrico no aparato fotossintético. A primeira fase é caracterizada pela constância nos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* ( $F_v/F_m$ , qP e qNP). A segunda fase é definida pelo aumento de qNP até atingir um valor estável superior a fase um. Já na

terceira fase ocorre a queda de  $qP$  e pouca variação entre os outros parâmetros. A fase quatro apresenta uma mudança em todos os parâmetros, com exceção de  $F_v/F_m$ . O  $qP$  continua em decréscimo, o  $qNP$  começa a diminuir e o déficit hídrico na folha começa a aumentar. A fase cinco é considerada o estágio final da degradação pela desidratação com valores próximos a zero para os *quenchings* e queda significativa nos valores de  $F_v/F_m$ . Os dados aqui apresentados para todas as espécies na estação seca sugerem semelhanças às informações situadas entre as fases dois e três determinadas por Epron e Dreyer (1991). Segundo os autores, o aumento de  $qNP$  e  $NPQ$  se deve a perda da energia retida no FS II pela dissipação térmica. Já a diminuição de  $qP$  se deve a redução da taxa de re-oxidação do acceptor primário de elétrons (quinona A).

Os dados de ETR não apresentaram variação ao longo das estações do ano para a maioria das espécies. Plantas sob ação moderada de estresse hídrico não apresentam diminuição das atividades do FS II (Baker, 1993). Porém, Lemos-Filho (2000) ao verificar o desempenho fotossintético sazonal sob diferentes condições de luz, em três espécies do cerrado observou queda das trocas gasosas e ETR, com valores menores na estação seca. Isto sugere que a redução das trocas gasosas na estação seca seja acompanhada por decréscimos na atividade FS II devido ao aumento da fotoinibição. As respostas em plantas de Mata Atlântica observados por Rascher *et al.* (2004) foram semelhantes ao encontrado por Lemos-Filho (2000) no cerrado, com valores mais baixos na seca. Podemos sugerir como estes trabalhos que a redução da disponibilidade hídrica parece regular a atividade do aparato fotossintético e a redução no processo de fotossíntese pode ser causada por limitações estomáticas e metabólicas que variam de acordo com a intensidade do estresse.

Contraditoriamente aos trabalhos supracitados, *M. hypoleuca* diminuiu o ETR na estação chuvosa. Entretanto, apesar de não haver diferença estatística no  $\Psi_{MD}$  desta espécie, pode se observar que valores mais baixos de  $\Psi_{MD}$  foram encontrados na estação chuvosa em comparação com a estação seca, sugerindo pouco controle do fechamento estomático. Vale lembrar que os

dados de ETR também foram tomados no mesmo momento e parecem refletir a condição hídrica da planta.

Ribeiro *et al.* (2004), diferente do encontrado no presente trabalho, observaram em clareiras valores maiores de ETR para as pioneiras em relação as secundárias iniciais e tardia. Isto pode ser devido possivelmente ao ambiente (clareira de mata semi-decídua) onde a exposição a radiação solar é mais intensa. No presente trabalho, é importante resaltar que as plantas não estavam sob condições de alta luminosidade e temperatura, com isto, podemos sugerir que os baixos valores de ETR para as pioneiras podem ser reflexo da baixa entrada de luz no interior de mata.

Para os pigmentos fotossintéticos quando observamos as variações sazonais para cada espécie verificamos um aumento de carotenóides na estação seca. Os carotenóides são pigmentos acessórios que auxiliam na captação de luz e na proteção das plantas contra espécies reativas de oxigênio (Demmig-Adams *et al.*, 1990; Demmig-Adams *et al.*, 1996). Podemos sugerir que os carotenóides estejam relacionados ao aumento do DPV na estação seca, que causa o fechamento estomático para a manutenção do potencial hídrico da planta à custa da diminuição da assimilação de carbono e que interrompe o fornecimento de carbono para o processo fotossintético. Com ETR sem alterações ao longo do ano e limitação na entrada de carbono na estação seca, a quantidade de elétrons disponíveis no meio celular no período seco é maior, aumentando a possibilidade de formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Demmig-Adams, 2003). Podemos associar a isto o aumento do qNP e NPQ e diminuição de qP, que mostram que as plantas liberaram o excesso de energia na forma de calor ao invés de direcioná-los para a fotossíntese. Assim, para proteger a planta da ação das EROs intensificada na estação seca, as plantas aumentam o teor de carotenóides, auxiliando na dissipação térmica de energia (Demmig-Adams, 2003).

Além disto, na estação seca, as células perdem um pouco seu turgor concentrando mais os pigmentos nos cloroplastos. Silva *et al.* (2010) apresentaram dados semelhantes de pigmentos fotossintéticos nas estações seca e chuvosa em plantas de *Byrsonima sericea* na ReBio UNIÃO,

confirmando uma tendência de efeito sazonal do ambiente nas plantas desta região.

Segundo Lichtenthaler (1987) e Lüttge (1997) a proporção clorofila *a/b* em geral está em torno de 3:1. Fatores ambientais e de condições de crescimento podem causar alterações nesta razão. No presente trabalho, a diferença entre os grupos sucessionais em relação aos pigmentos fotossintéticos pode estar relacionada ao local onde as plantas se apresentavam. As árvores avaliadas estavam dispostas ao longo das bordas das trilhas, e a entrada da luz do sol por determinados períodos ao longo do dia nestas áreas podem ter influenciado a concentração dos pigmentos. Com isto, podemos sugerir que as secundárias iniciais podem ter diminuído a quantidade de clorofila *b* e aumentado a quantidade de carotenóides para compensar os efeitos do excesso de luz.

Os dados de potencial hídrico foliar das plantas de forma geral não variaram entre as estações do ano para nenhuma espécie, refletindo as informações de caracterização do ambiente, no qual os valores de potencial hídrico do solo não apresentaram grandes variações. Segundo Tobin *et al.*, (1999) e Costa e Marengo (2007) o potencial hídrico da planta pode variar amplamente a depender da espécie, da estação do ano e do horário do dia, tendo menores valores na estação seca e em torno do meio dia quando a transpiração é mais intensa.



## 7. CONCLUSÕES

Podemos concluir com este trabalho que:

- As respostas ecofisiológicas observadas no presente trabalho não confirmaram a hipótese de que as plantas pioneiras apresentassem melhor desempenho em relação às secundárias iniciais.
- Na floresta ombrofila densa não há restrição hídrica mesmo na estação seca.
- A variação sazonal influencia todas as espécies independentes do grupo sucessional a que elas pertençam.
- Os parâmetros MFA, fluorescência da clorofila *a* ( $F_v/F_m$ ,  $F_v/F_0$ ) e pigmentos fotossintéticos (carotenoides e clorofila total) se mostraram confiáveis para a discriminação de espécies pioneiras e secundárias iniciais, independente da variação sazonal.

## 8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As avaliações de trocas gasosas não se mostraram uma boa ferramenta para a discriminação entre os grupos sucessionais, entretanto, MFA, fluorescência da clorofila *a* ( $F_v/F_m$ ,  $F_v/F_0$ ) e pigmentos fotossintéticos (carotenoides e clorofila total) sugerem similaridades funcionais entre as espécies do mesmo grupo e possibilitaram a discriminação entre os grupos sucessionais. Os parâmetros supra-citados mostraram-se bons discriminadores independente da estação do ano, conferindo maior segurança na sua utilização. Outros parâmetros, como  $qP$ , NPQ e a razão clorofila total/carotenoides, também discriminaram os grupos sucessionais, porém em apenas uma estação do ano, sugerindo menor robustez. Assim, sugerimos que as variações sazonais sejam levadas em consideração nos trabalhos futuros para discriminação de grupos sucessionais. Ressaltamos ainda que o ambiente do presente estudo não é caracterizado por variações sazonais marcantes em termos de temperatura, seca ou luminosidade (floresta sempre verde), e mesmo assim foi possível observar a influência sazonal nos parâmetros discriminatórios. Possivelmente em ambientes com maiores amplitudes anuais de temperatura (florestas temperadas e tundras), pluviosidade (caatinga e

savanas) e luminosidade (florestas decíduas) estes parâmetros possam variar muito mais em função da sazonalidade.

As variações sazonais observadas nos parâmetros de trocas gasosas apontam para o déficit de pressão de vapor (DVP) como um fator importante para o desempenho ecofisiológico das espécies. Tais variações nas trocas gasosas foram observadas em todas as espécies independentes do grupo sucessional ao qual pertençam, sugerindo uma resposta característica do ambiente comum para as espécies do extrato inicial de sucessão estudadas neste local.

A partir dos dados deste trabalho podemos sugerir alguns parâmetros como sendo bons indicadores de grupos sucessionais. Entretanto, é necessário aumentar do número de espécies vegetais analisadas para que possamos afirmar com segurança qual seriam os indicadores robustos para estas classificações.

## 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, D. S. **Recuperação ambiental da mata atlântica**. Ilhéus: Editus 2000
- BAKER, N. R. Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In Water deficit plant responses from cell to community (J.A.C. Smith & H. Griffiths, eds.). **Bios Scientific Publishers**, Oxford, p.221-235, 1993
- BARNES, B. V.; ZAK, D. R.; DENTON, S. R.; SPURR, S. H. **Forest Ecology**. 4ed. John Wiley & Sons, Inc. p. 774, 1998
- BAZZAZ, F. A.; CARLSON, R. W. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. **Oecologia** 54:313-316, 1982.
- BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of  $O_2$  evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta** 170:489-504, 1987.
- BOEGER, M. R.; WISNIEWSKI, C. Comparison of leaf morphology of tree species from three distinct successional stages of tropical rain forest (Atlantic Forest) in Southern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** 26(1):61-72, 2003
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. **Functional Ecology** 3:497-514, 1989.
- BORCHERT, R. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. **Climatic Change** 39:381–393, 1998
- BRESTIC, M.; CORNIC, G.; FRYER, M. J.; BAKER, N. R. Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress? **Planta** 196:450–457, 1995.
- BUDOWSKI, A. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional progresses. **Turrialba** 15:40-42, 1965.
- CARVALHO, F. A.; NASCIMENTO, M. T.; BRAGA, J. M. A. Composição e riqueza florística do componente arbóreo da Floresta Atlântica submontana na região de Imbaú, Município de Silva Jardim, RJ. **Acta Botanica Brasilica** 20(3):727-740, 2006

- CARVALHO, F. A.; NASCIMENTO, M. T.; FILHO, A. T. O. Composição, riqueza e heterogeneidade da flora arbórea da bacia do rio São João, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 22(4):929-940, 2008
- CASTRO, A. H. F.; ALVARENGA, A. A.; SOARES, A. M.; YOUNG, M. C. M.; PURCINO, A. A. C. Seasonal evaluation of phenylalanine ammonia-lyase activity and total phenolic and tannin contents of *Byrsonima verbascifolia* Rich. ex A. Juss.: a medicinal plant of Brazilian Cerrado. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais** 7(3):45-55, 2005.
- CHRISTO, A. G.; GUEDES-BRUNI, R.; SOBRINHO, F. A. P.; SILVA, A. G.; PEIXOTO, A. L. Structure of the shrub-arboreal component of an atlantic forest fragment on a hillock in the central lowland of Rio de Janeiro, Brazil. **Interciencia**. 34(4):232-239, 2009
- COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Photosynthesis, stomatal conductance and leaf water potential in crabwood (*Carapa guianensis*). **Acta Amazônica** 37:229-234, 2007
- DEMMIG-ADAMS B. Linking the xanthophyll cycle with thermal energy dissipation. **Photosynthesis Research** 76: 73–80, 2003
- DEMMIG-ADAMS B; ADAMS, W. W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in Plant Science** 1(1):21-26 , 1996
- DEMMIG-ADAMS B; ADAMS, W. W.; HEBER, U.; NEIMANIS, S.; WINTER, K.; KRUGER A, CZYGAN F. C.; BLIGER, W.; BJORKMAN, O. Inhibition of Zeaxanthin Formation and of Rapid Changes in Radiationless Energy Dissipation by Dithiothreitol in Spinach Leaves and Chloroplasts. **Plant Physiology** 92:293-301, 1990
- EPRON, D. E DREYER, E. Effects of severe dehydration on leaf photosynthesis in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: Photosystem II efficiency, photochemical and nonphotochemical fluorescence quenching and electrolyte leakage. **Tree Physiology** 10:273-284, 1991
- FERMINO-JR., P. C. P.; PAULILO, M. T. S.; REIS, A.; SANTOS, M. Espécies pioneiras e climácicas da floresta ombrófila densa: anatomia foliar comparada. **Insula** 33: 21-37, 2004
- FREIBERGER, M. B.; CASTOLDI, G.; MARINI, D.; LANG, A.; HERZOG, N. F. M.; MALAVASI, U. C. Seasonal chlorophyll variations in *Tabebuia avellanedae* and *Anadenanthera colubrine* leaves. **Semina: Ciências Agrárias** 31(1):1343-1348, 2010

- GANDOLFI, S.; LEITÃO-FILHO, H. F.; BEZERA, C. L. F. Floristic Survey and Succession of Shrub and Tree Species of One Mesophytic Semideciduous Forest in the Guarulhos Municipality, SP. **Revista Brasileira de Biologia** 55(4):753–767, 1995
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and *quenching* of chlorophyll fluorescence. **Biochimica Biophysica Acta** 990:87-92, 1989
- GUTSCHICK, V. P. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. **New Phytologist**, 143:3-18, 1999
- HOFFMAN, W. A.; FRANCO, A. C.; MOREIRA, M. Z.; HARIDASAN, M. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** 19:932–940, 2005
- ICMBio. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. **Plano de manejo da Reserva Biológica União**. 2008
- JUNEAU, P.; GREEN, B. R. HARRISON. P. J. Simulation of Pulse-Amplitude-Modulated (PAM) fluorescence: Limitations of some PAM-parameters in studying environmental stress effects. **Photosynthetica** 43(1):75-83, 2005
- KANEGAE, M. F.; BRÁZ, V. S.; FRANCO, A. C. Effects of seasonal drought and light availability on growth and survival of *Bowdichia virgilioides* in two characteristic savanna physiognomies of Central Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** 23(4):459-468, 2000
- LEMOS-FILHO, J. P. Photoinhibition in three “cerrado” species (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* and *Campomanesia adamantium*), in the dry and rainy seasons. **Revista Brasileira de Botânica** 23(1):45-50, 2000
- LICHTENTHALER, H. K. Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology** 148:331-382, 1987
- LINS, B. L. A.; NASCIMENTO, M.T. Phenology of *Paratecoma peroba* (Bignoniaceae) in a seasonal semideciduous forest of Northeastern Rio de Janeiro, Brazil. **Rodriguésia** 61(3):559-568, 2010

- LU, C.; ZHANG, J. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. **Journal of Experimental Botany** 50(336):1199–1206, 1999
- LÜTTGE, U.; HARIDASAN, M.; FERNANDES, G. W.; MATTOS, E. A.; TRIMBORN, P.; F RANCO, A. C.; C ALDAS, L. S.; ZIEGLER, H. Photosynthesis of mistetoes in relation to their host at various sites in tropical Brazil. **Tree-Structure and Function** 12:167-174, 1998
- LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Springer. 1997
- MIRANDA, L. A. P.; VITÓRIA, A. P.; FUNCH, L. S. Leaf phenology and water potential of five arboreal species in gallery and montane forests in the Chapada Diamantina; Bahia; Brazil. **Environmental and Experimental Botany** 70:143–150. 2011
- NAUMBURG, E.; ELLSWORTH, D. S. Photosynthetic sunfleck utilization potential of understory saplings growing under elevated CO<sub>2</sub> in FACE. **Oecologia** 122:163-174, 2000
- NIINEMETS, Ü.; KULL, K. Leaf structure vs. Nutrient relationship vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. **Acta Oecologica** 24:209-219, 2003
- NIYOGI, K. K. Photoprotection revisited: Genetic and Molecular Approaches. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 50:333-359, 1999
- NOGUEIRA, A.; MARTINEZ, C. A.; FERREIRA, L. L.; PRADO, C. H. B. A. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation **Photosynthetica** 42 (3): 351-356, 2004
- ODUM, E.; BARRETT, G. W. **Fundamentals of ecology**. Thomson Brooks/Cole, 2005 – pp.598
- OERTLI, J. J.; LIPS, S. H.; AGAMI, M. The strenght of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative turgor pressure. **Acta Oecologica** 11:281-289, 1990
- PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. Photosynthetic responses of Cerrado plants during the rainy and dry seasons. **Brazilian Journal of Biociences** 8(2):213-220, 2010
- PAULA, A. de; SILVA, A. F.; JUNIOR, P. M.; SANTOS, F. A. M.; SOUZA, A. L. Ecological succession of a tree community of semideciduous

- seasonal forest in Viçosa, Minas Gerais State, Brazil. **Acta Botânica Brasilica** 18(3):407-423, 2004
- PEIXOTO, G. L.; MARTINS, S. V.; SILVA, A. F.; SILVA, E. Floristic survey of the tree layer in an area of Atlantic Rainforest in Serra da Capoeira Grande Environmental Protection Area, Rio de Janeiro State, Brazil. **Acta Botânica Brasilica** 18(1):151-160, 2004
- PORTES, M. T.; ALVES, T. H.; SOUZA, G. M. Time-course of photosynthetic induction in four tropical woody species grown in contrasting irradiance habitats. **Photosynthetica** 46(3):431-440, 2008
- RASCHER, U.; BOBICH, E. G.; LIN, G. H.; WALTER, A.; MORRIS, T.; NAUMANN, M.; NICHOL, C. J.; PIERCE, D.; BIL, K.; KUDEYAROV, V.; BERRY, J.A. Functional diversity of photosynthesis during drought in a model tropical rainforest – the contributions of leaf area, photosynthetic electron transport and stomatal conductance to reduction in net ecosystem carbon exchange. **Plant, Cell and Environment** 27:1239–1256, 2004
- REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J. M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS, M. B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Science** 164(3):143-164, 2003
- 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** 12: 948-958, 1998
- RIBEIRO, R. V.; SOUZA, G. M.; MANZATTO, A. G.; MACHADO, E. C.; OLIVEIRA, R. F. Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous forest gap. **Revista Árvore** 28(1):21-27, 2004
- RIBEIRO, R. V.; SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F.; MACHADO, E. C. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica** 28(1):149-161, 2005
- RIZZINI, C. T. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: Vol. 2 - Aspectos Sociológicos e Florísticos**. São Paulo, EDUSP/HUCITEC, 1979
- RODRIGUES, H. J. B.; COSTA, R. F. DA; RIBEIRO, J. B. M.; SOUZA FILHO, J. D. DA C.; RUIVO, M. L. P.; SILVA JUNIOR, J. A. Seasonal variability of the stomatal conductance in amazonian mangrove

- ecosystem and their relationships with meteorological variables. **Revista Brasileira de Meteorologia** 26(2):189-196, 2011
- ROHÁČEK K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning and mutual relationships. **Photosynthetica** 40(1):13-29, 2002
- ROSADO, B. H. P.; MATTOS, E. A. Temporal variation of morphological leaf traits in ten species from Restinga of Jurubatiba National Park, Macaé, Rio de Janeiro State, Brazil. **Acta botânica brasílica**. 21(3):741-752, 2007
- RÔÇAS, G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rainforest. **Trees** 11:469-473, 1997
- SALLEO, S.; NARDINI, A.; GULLO, M. A. L. Is sclerophylly of Mediterranean evergreens an adaptation to drought? **New Phytologist** 135:603-612, 1997
- SASSAKI, R. M.; MACHADO E. C. Gas exchange and stomatal conductance of two wheat species at different soil water contents. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 34(9):1571-1579, 1999
- SCHOLANDER, P. F.; HAMMER, H. T.; BRASDTREET, E. D.; HEMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants. **Science** 148:339-346, 1965
- SILVA, A. S.; OLIVEIRA, J. G.; DE CUNHA, M.; VITÓRIA, A. P. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. **Brazilian Society of Plant Physiology**, 22(4): 245-254, 2010
- SILVA, C. E. M.; GONÇALVES, J. F. C.; ALVES, E. G. Photosynthetic traits and water use of tree species growing on abandoned pasture in different periods of precipitation in Amazonia. **Photosynthetica** 49(2): 246-252, 2011
- SOUZA, G. M.; RIBEIRO, R. V.; SATO, A. M.; OLIVEIRA, M. S. Diurnal and seasonal carbon balance of four tropical tree species differing in successional status. **Brazilian Journal Biology** 68(4):781-793, 2008
- SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica** 26(1):35-47, 2003



- SOUZA FILHO, J. D. C.; RIBEIRO, A.; COSTA, M. H.; COHEN, J. C. P. Control mechanisms of the seasonal variation of transpiration in a northeast amazonian tropical rainforest. **Acta Amazônica**, 35(2):223-229, 2005
- STRAUS-DEBENEDETTI, S.; BERLYN, G. P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany** 81:1582-1591, 1994
- SURESH ,K.; NAGAMANI, C.; RAMACHANDRUDU, K.; MATHUR, R. K. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**. 48(3):430-436, 2010
- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetation** 75:81-86, 1988
- TEZARA, W.; DRISCOLL, S.; LAWLOR, D. W. Partitioning of photosynthetic electron flow between CO<sub>2</sub> assimilation and O<sub>2</sub> reduction in sunflower plants under water deficit. **Photosynthetica** 46(1):127-134, 2008
- TOBIN, M. F.; LOPES, O. R.; KURSAR, T. A. Response of tropical understory plants to a severe drought: tolerance and avoidance of water stress. **Biotropica** 31:570-578, 1999
- TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; NETO, J. D.; OLIVEIRA, A. B.; QUEIROZ, J. A. Avaliação do potencial hídrico de espécies da Caatinga sob diferentes níveis de umidade no solo. **Revista de Biologia e Ciências da Terra** 4(2) , 2004
- VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R. W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology** 81:1925-1936, 2000
- VAN KOOTEN, O.; SNEL, J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research** 25:147-150, 1990
- VILLAR, R.; MERINO, J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. **New Phytologist** 151:213-226, 2001
- WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with

spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology** 144(3):307-313, 1994

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia** 88:486-493, 1991

WRIGHT, I. J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology** 15:351-359, 2001