

## ECOFISIOLOGIA DE ÁRVORES DA AMAZÔNIA

---

*José Francisco de Carvalho Gonçalves  
Ulysses Moreira dos Santos Junior  
Vanderlei Borboni Ferreira de Araújo  
Rodrigo Pinheiro Bastos*

A floresta amazônica representa a maior área de floresta tropical contínua do planeta. Em grande medida, a manutenção da flora dessa importante região depende do crescimento das árvores de dossel, que criam ambientes diferenciados para a sobrevivência de diferentes espécies na estratificação vertical. Mas, independente da estrutura da floresta, o maior ganho em biomassa vegetal está diretamente relacionado com o melhor desempenho do aparato fotossintético das espécies que compõem a floresta em diferentes condições de sítio. Portanto, a fotossíntese pode sofrer alterações em função das mudanças dos fatores microclimáticos e edáficos, seja nas reações fotoquímicas ou nas reações bioquímicas. A etapa fotoquímica, por exemplo, reage, primeiramente, em função da disponibilidade de luz, enquanto que as reações bioquímicas, por sua vez, dependem da temperatura, disponibilidade de água, de nutrientes minerais e das concentrações de  $\text{CO}_2$ . Neste trabalho, fazemos uma concisa revisão sobre a fotossíntese de espécies arbóreas da Amazônia crescendo em diferentes condições no campo e em ambientes controlados.

## Introdução

As florestas tropicais desempenham importante papel na manutenção dos fluxos regionais e globais de CO<sub>2</sub>, podendo contribuir com até 50% da produtividade primária global.<sup>1</sup> Nesse cenário, destaca-se a Amazônia brasileira, com cerca de 40% das florestas tropicais remanescentes do planeta.

Nas últimas décadas, modelos de desenvolvimento econômico associados à atividade agropecuária com a expansão da agricultura e da área de pastagens, a exploração desordenada de madeira, a construção de hidrelétricas e atividades como mineração e exploração de petróleo e gás natural vêm promovendo altas taxas de desmatamento na região, além de causar danos para a manutenção e conservação dos ecossistemas amazônicos. Essas mudanças das paisagens amazônicas, por sua vez, têm contribuído para intensificar as mudanças climáticas, bem como os eventos extremos de seca e inundação.<sup>2</sup>

Esforços têm sido realizados para diminuir as taxas de desmatamento na Amazônia brasileira, que apresentaram um declínio de aproximadamente 28.000km<sup>2</sup> em 2004 para menos de 7.000km<sup>2</sup> em 2011.<sup>3</sup> Contudo, alternativas viáveis podem contribuir para a manutenção e conservação da Amazônia, como a exploração sustentável de espécies arbóreas que produzem diferentes produtos que não a madeira, mas, de elevado valor agregado, como frutos, sementes, resinas, extratos de diferentes moléculas importantes para as indústrias de fármacos, fitoquímica e agroquímica etc. Neste rol de possibilidades, alguns produtos já consagrados são os frutos (ouriços) da castanha da Amazônia (*Bertholletia excelsa*), os óleos fixos e voláteis, em particular, aqueles extraídos de espécies do gênero *Aniba*, as resinas com fins comerciais das diferentes espécies de breu, além de plantios florestais com espécies de interesse econômico de uso paralelo à indústria madeireira, como, por exemplo, *Minquartia guianensis* (acariquara), *Swietenia macrophylla* (mogno), *Ochroma pyramidale* (Pau de Balsa) e espécies de crescimento rápido para a introdução em projetos de recuperação de áreas degradadas. Enfim, são muitas as utilidades que ainda precisam ser melhor verificadas para efeito de adequabilidade funcional e uso. O que não falta é potencial para esta rica flora.

No intuito de investigar e confirmar tais usos, sem dúvida, os conhecimentos sobre a ecofisiologia destas espécies merecem atenção especial, uma vez que o crescimento

<sup>1</sup> GRACE, J.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N. & MEIR, P. Productivity and carbon fluxes of tropical rain forest. In: J. ROY, H. A. M. (Ed.). *Global Terrestrial Productivity*. San Diego: Academic Press, 2001.

<sup>2</sup> DAVIDSON, E. A. *et al.* The Amazon Basin in Transition. *Nature*, 481:321-328, 2012.

<sup>3</sup> INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS & NATIONAL INSTITUTE FOR SPACE RESEARCH. Projeto Prodes Monitoramento da Floresta Amazonica brasileira por Satélite Prodes (<http://www.obt.inpe.br/prodes/>), 2011.

e desenvolvimento das mesmas passam por uma série de combinações de fatores que induzirão as plantas a culminar no bom desempenho das espécies no campo. Na ausência do equilíbrio dos fatores ditos primários ou abióticos, tais como luz, CO<sub>2</sub>, água e nutrientes, pode haver inibição do desempenho ecofisiológico destas espécies, impedindo o sucesso dos projetos de manejo, plantios de produção e/ou de enriquecimento. Portanto, o estudo das estratégias ecofisiológicas usadas pelas árvores que compõem a flora amazônica, relacionadas com a utilização de recursos físicos, se faz necessário para entender a dinâmica dos ecossistemas, bem como para aperfeiçoar as técnicas de manejo florestal sustentável e de conservação de espécies nativas da Amazônia, face às pressões que sofrem as florestas primárias.

O mais elevado desempenho ecofisiológico das espécies é, em grande medida, função do eficiente mecanismo fotossintético, resultando em alta produção de biomassa, favorecendo as condições de armazenamento do metabolismo primário e a produção de substâncias do metabolismo secundário. Considerando o papel determinante da fotossíntese para o entendimento da dinâmica de carbono no bioma amazônico, o Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Vegetal (LBFV-MCTI-INPA) tem como um de seus objetivos estudar os processos fotossintéticos de espécies arbóreas da Amazônia – em condições naturais ou plantadas em diferentes sítios florestais e submetidas às mais variadas intensidades de luz, quantidades de nutrientes e disponibilidades de água (seca e alagamento) – e integrar esses conhecimentos a interesses ecológicos, sustentáveis e econômicos.

### **Monitoramento do fluxo de energia no processo fotossintético em árvores**

Uma das maneiras de se estudar as mudanças no metabolismo das plantas causadas por condições de estresse consiste em analisar o desempenho fotossintético associado à eficiência na captura e utilização da energia disponível. Dentre as técnicas utilizadas para investigar as alterações promovidas sobre o aparato fotossintético e sua eficiência funcional, sob diferentes condições ambientais, destaca-se a fluorescência da clorofila *a*. A fluorescência da clorofila *a* emitida pelo fotossistema II (PSII) revela-se como uma ferramenta fácil, rápida e não destrutiva para o monitoramento (*screening*) do desempenho fotossintético das plantas, fornecendo informações precisas e objetivas sobre a eficiência fotoquímica e sobre os processos de de-excitação não fotoquímica, envolvidos na conversão da energia luminosa.

A fluorescência da clorofila *a* pode ser mensurada utilizando-se um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser-MK2 – 9.600 – Hansatech, Norfolk, UK) em folhas saudáveis e completamente expandidas. As folhas escolhidas são submetidas a um período de ausência de luz (normalmente, 30 minutos de adaptação ao escuro) e após este período, as mesmas são expostas a um pulso de luz saturante de intensidade de  $3.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , por cinco segundos. Os transientes de fluorescência são gravados de 10  $\mu\text{s}$  a 5s com 12 bits de resolução, enquanto os parâmetros provenientes da curva OJIP são calculados de acordo com as equações do teste JIP.<sup>4</sup> O teste JIP representa a tradução dos dados originais gravados dos parâmetros biofísicos que quantificam as etapas do fluxo de energia através do PSII. Os parâmetros referentes ao tempo zero são: 1) os fluxos específicos expressos por centro de reação ( $\text{ABS}/\text{RC}$ ;  $\text{TR}_0/\text{RC}$ ;  $\text{DI}_0/\text{RC}$ ;  $\text{ET}_0/\text{RC}$ ); 2) os fluxos fenomenológicos expressos por seção transversal ( $\text{ABS}/\text{CS}$ ;  $\text{TR}_0/\text{CS}$ ;  $\text{DI}_0/\text{CS}$ ;  $\text{ET}_0/\text{CS}$ ), derivados da teoria do fluxo de energia de biomembranas<sup>5</sup>, no qual ABS se refere à absorção de fótons pelas moléculas de clorofila do complexo antena,  $\text{TR}_0$  se refere à energia absorvida que é capturada pelos centros de reação do PSII ( $\text{P}_{680}$ ),  $\text{DI}_0$  se refere à energia dissipada na forma de calor e fluorescência, e  $\text{ET}_0$  se refere à parte da energia capturada pelo centro de reação do PSII, que é convertida em energia red-ox e direcionada para a cadeia transportadora de elétrons através da  $\text{Q}_A$  e  $\text{Q}_B$ <sup>6</sup>; e 3) os rendimentos, como por exemplo, a eficiência quântica máxima do PSII ( $j_{\text{P}_0} = \text{TR}_0/\text{ABS}$ ), a eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica ( $j_{\text{D}_0} = \text{DI}_0/\text{ABS}$ ) e a probabilidade de a energia de excitação capturada pelo RC do PSII ( $y_0 = \text{ET}_0/\text{TR}_0$ ) e de um fóton absorvido ( $j_{\text{E}_0} = \text{ET}_0/\text{ABS}$ ) mover um elétron após a  $\text{Q}_A$ . Também é determinada a densidade de centros de reação ativos do PSII (RC) por seção transversal (RC/CS). O índice de desempenho (PI) está relacionado com um conjunto de parâmetros de fluorescência da clorofila *a* que fornece informações quantitativas sobre o estado das plantas e suas respectivas vitalidades, derivados dos princípios das reações red-Ox, conforme equações descritas por Nernst.<sup>7</sup>

### *Estudo da eficiência na captura e no uso de energia na fotossíntese em plantas de mogno e de copaíba*

A adaptação de plantas sob condições limites de irradiação pode ser investigada pela eficiência no uso da energia disponível, com uma perda mínima da energia termo-

<sup>4</sup> STRASSER, R. J.; SRIVASTAVA, A. & TSIMILLI-MICHAEL, M. Analysis of the chlorophyll *a* fluorescence transient. In: PAPAGEORGIOU, G. C. & GOVINDJEE (Eds.). *Photosynthesis and Respiration*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2004. p. 321-362.

<sup>5</sup> SIRONVAL, C.; STRASSER, R. J. & BROUERS, M. Equivalence entre la théorie des flux et la théorie des relations entre proportions de pigments pour la description de la repartition de l'énergie lumineuse absorbée par les membranes photoactives. *Bull. Acad. R. Belg.*, 67, 248-259, 1981.

<sup>6</sup> STRASSER, R. J. *et al.* *Op. cit.*

<sup>7</sup> STRASSER, R. J. *et al.* *Op. cit.*

dinâmica. Por esta razão, o fluxo energético e o índice de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) foram mensurados em plantas jovens de copaíba (*Copaifera multijuga*) e de mogno (*Swietenia macrophylla*), sob condições de sol e de sombra.

Os maiores valores de índice de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) foram encontrados em plantas jovens sob sombra, para ambas as espécies. Plantas de mogno exibiram valores de  $PI_{ABS}$  cerca de 3 vezes e até 14 vezes maiores do que plantas de copaíba sob condições de sombra e sol, respectivamente (tabela 1). Para RC/CS, foi observado que 58% e 78% dos RC em mogno e copaíba, respectivamente, foram inativados sob condições de sol (tabela 1). Alta irradiância induziu a decréscimos de  $j_{Po}$  em mogno (36%) e em copaíba (69%), em comparação com as plantas na sombra, resultado da necessidade de dissipação do excesso de energia sob sol. Verificou-se também que plantas sob sol apresentaram severo decréscimo em  $j_{Eo}$  (tabela 1), particularmente, em copaíba (23 vezes) em comparação com mogno (9 vezes).

<sup>8</sup> GONÇALVES, J. F. C.; SANTOS Jr., U. M.; NINA Jr., A. R. & CHEVREUIL, L. R. Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19, 171-184, 2007.

*Tabela 1:* Densidade dos centros de reação ativa (RC) por seção transversal (RC/CS), eficiência quântica máxima do PSII ( $j_{Po} = TR_0/ABS$ ), eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica ( $j_{Do} = DI_0/ABS$ ), probabilidade de a energia de excitação capturada pelo RC do PSII ( $\psi_0 = ET_0/TR_0$ ) e de um fóton absorvido ( $j_{Eo} = ET_0/ABS$ ) mover um elétron após a  $Q_A$  e índice de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) em plantas de copaíba e mogno sob dois ambientes de irradiância

Variáveis	Copaíba		Mogno	
	Pleno sol	Sombra	Pleno sol	Sombra
RC/CS	58 ± 23 Bb	264 ± 21 Aa	113 ± 29 Ba	265 ± 4 Aa
$TR_0/ABS$ ( $j_{Po}$ )	0,25 ± 0,05 Bb	0,80 ± 0,01 Ab	0,53 ± 0,08 Ba	0,83 ± 0,003 Aa
$DI_0/ABS$ ( $j_{Do}$ )	0,75 ± 0,05 Aa	0,20 ± 0,01 Ba	0,47 ± 0,08 Ab	0,17 ± 0,003 Bb
$ET_0/TR_0$ ( $\psi_0$ )	0,057 ± 0,024 Bb	0,399 ± 0,041 Ab	0,095 ± 0,033 Ba	0,556 ± 0,018 Aa
$ET_0/ABS$ ( $j_{Eo}$ )	0,014 ± 0,006 Bb	0,317 ± 0,030 Ab	0,052 ± 0,022 Ba	0,460 ± 0,015 Aa
$PI_{ABS}$	0,002 ± 0,001 Bb	1,013 ± 0,186 Ab	0,028 ± 0,019 Ba	2,725 ± 0,286 Aa

\*Médias ± Desvio padrão (SD). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula para ambiente de irradiância e mesma letra minúscula para espécies não apresentam diferença pelo teste Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Tabela adaptada de Gonçalves *et al.*<sup>8</sup>

Concluiu-se que a análise dos transientes OJIP e dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* como índice de desempenho foram efetivos para avaliar a eficiência na captura e no uso de pouca e muita irradiância sob condições de sombra e pleno sol em copaíba e mogno. Plantas jovens de mogno e copaíba não se apresentaram muito eficientes no uso do excesso de energia sob alta irradiância, sofrendo

certo grau de fotoinibição. Por outro lado, sob baixa irradiância as plantas foram mais eficientes, devido à mínima produção de entropia. As plantas de mogno apresentaram maior plasticidade no uso de energia quando comparadas com copaíba em ambos os ambientes de luz. Esses resultados demonstraram que o mogno oferece maior capacidade de estabelecimento em ambientes com maior variação de luminosidade do que copaíba na fase juvenil.

#### *Avaliação do processo fotossintético para a seleção de espécies arbóreas para recuperação de áreas degradadas*

O sucesso do estabelecimento das plantas em áreas degradadas depende, efetivamente, da capacidade das diferentes espécies em captar e utilizar, de modo eficiente, o recurso primário luz. A adaptação estratégica das plantas a essas condições de alta irradiância pode ser equacionada pela otimização no uso da energia luminosa, que é ditada pela demanda termodinâmica para a diminuição das reações entrópicas nos centros de reação, particularmente na desorganização do fotossistema II (PSII). A capacidade de adaptação das plantas a ambientes estressantes é inerente a cada espécie. Assim, é necessário selecionar espécies capazes de utilizar o excesso de energia luminosa nos processos fotossintéticos, o que poderá resultar em maior acúmulo de biomassa.

Investigou-se, ainda, o potencial da técnica da fluorescência da clorofila *a* como ferramenta para seleção de espécies aptas a serem utilizadas em plantios de recuperação de áreas degradadas, pois esta ferramenta é capaz de avaliar o desempenho da planta desde a captura da luz fotossinteticamente ativa até sua utilização. Tal eficiência é extremamente importante para a avaliação do potencial fotossintético das plantas. O experimento foi realizado na Base de Operações Geólogo Pedro de Moura (Petrobras-BR), Amazonas. Os transientes de fluorescência foram obtidos, utilizando-se um fluorômetro portátil (PEA), em folhas de *Bombacopsis macrocalyx* (Bm), *Eugenia cumini* (Ec), *Irianthera macrophyla* (Im) e *Senna reticulata* (Sr).

Quanto à eficiência fotoquímica do PSII ( $j_{P_0}$ ), observou-se que os valores variaram de 0,48 a 0,73 nas espécies estudadas (tabela 2). Comparando-se os valores de  $j_{P_0}$  encontrados nas espécies estudadas com o valor considerado como indicativo de plantas fora de condição de estresse ( $j_{P_0} = 0,83$ )<sup>9</sup>, verificou-se que, de modo geral, todas as espécies mostraram um certo grau de fotoinibição. *S. reticulata* (12%) e *E. cumini* (13%), em particular, ofereceram menor grau

<sup>9</sup> BJORKMAN, O. & DEMIG-ADAMS, B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:489-504. 1987.

de fotoinibição que *B. macrocalyx* (40%) e *I. macrophyla* (42%). Os baixos valores de  $j_{P_0}$  encontrados em *B. macrocalyx* e *I. macrophyla* podem ser resultantes da inativação dos centros de reação do PSII (RC), que pode ter favorecido a maior dissipação da energia na forma de calor e fluorescência, como observado nos valores de  $j_{D_0}$ . Analisando-se a eficiência do fluxo de elétrons após a  $Q_A$ , verificou-se que *E. cumini* apresentou maior valor de  $y_0$  quando comparado com *S. reticulata* (tabela 2). Para *E. cumini*, esse resultado indica que a probabilidade de a energia de excitação entrar na cadeia transportadora de elétrons seja maior que em *S. reticulata*, sugerindo maior eficiência na produção de poder redutor (NADPH). Adicionalmente, os baixos valores de  $y_0$  em *S. reticulata* refletem uma redução no pool de plastoquinona em estado oxidado (PQ) e inibição da redoxidação da  $Q_A$ .<sup>10</sup> Quanto a  $j_{E_0}$ , verificou-se que *E. cumini* apresentou valores entre 67 e 100% superiores aos valores encontrados em *B. macrocalyx* e *I. macrophyla*, respectivamente (tabela 2). Essa diferença deve-se principalmente à eficiência do fluxo energético no PSII, como indicado pelos menores valores de RC/CS e  $j_{P_0}$  em *B. macrocalyx* e *I. macrophyla*. Comparando-se os valores de  $j_{E_0}$  em *E. cumini* e *S. reticulata*, verificou-se que, apesar de não existir diferença estatística, a variação de 43% entre os valores foi reflexo dos baixos valores de  $y_0$  observados em *S. reticulata*, o que indica, a princípio, que *E. cumini* apresenta bons rendimentos no que concerne à transferência de energia de excitação, tanto entre os componentes do PSII quanto na cadeia transportadora de elétrons após a  $Q_A$ .

Os valores médios de índice de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) variaram de 0,06 a 0,40 nas espécies estudadas, com destaque para *E. cumini*, que apresentou valores cerca de 5 e 7 vezes superiores aos valores observados em *B. macrocalyx* e *I. macrophyla*, respectivamente (tabela 2). O índice de desempenho é função de  $y_0$ ,  $j_{P_0}$  e RC/CS.<sup>11</sup> Dentre os fatores que contribuíram para os baixos valores de  $PI_{ABS}$  em *B. macrocalyx* e *I. macrophyla*, pode-se destacar a baixa densidade de RC ativos, sob altas irradiâncias, e baixa eficiência quântica máxima do PSII ( $j_{P_0}$ ), sugerindo que parte significativa da energia absorvida foi dissipada na forma de calor e fluorescência até a  $Q_A$ . Por outro lado, comparando-se o índice de desempenho de *E. cumini* com *S. reticulata*, observou-se que a maior contribuição para a perda de desempenho em *S. reticulata* foi a baixa eficiência na transferência de energia de excitação após a  $Q_A$ . Tais resultados

<sup>10</sup> FORCE, L.; CRITCHLEY, C. & RENSEN, J. J. S. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. *Photosynthesis Research*, 78:17-33, 2003.

<sup>11</sup> SRIVASTAVA, A.; STRASSER, R. J. & GOVINDJEE. Greening of peas: parallel measurements of 77 K emission spectra, OJIP chlorophyll *a* fluorescence transient, period four oscillation of the initial fluorescence level, delayed light emission, and P700. *Photosynthetica*, 37:365-392, 1999.

sugerem também que o índice de desempenho é uma variável mais robusta para se diagnosticar a eficiência na utilização de energia das plantas, do que apenas a variável de máxima eficiência fotoquímica do PSII ( $j_{Po} = Fv/Fm$ ). Essa conclusão se deve ao fato de que o  $PI_{ABS}$  torna-se mais abrangente por levar em consideração não apenas a relação de eficiência entre a absorção de fótons e a captura da energia de excitação do PSII, mas também por incluir a densidade de RC ativos e a probabilidade de a energia de excitação mover um elétron após a  $Q_A$ . Isso pode ser comprovado pelo fato de *E. cumini* (0,72) ter apresentado valores de  $Fv/Fm$  semelhantes ao de *S. reticulata* (0,73), enquanto que para o  $PI_{ABS}$  *E. cumini* (0,40) exibiu valor médio cerca de 74% superior aos valores observados de *S. reticulata* (0,23).

**Tabela 2:** Densidade de centros de reação ativos por seção transversal (RC/CS), eficiência máxima do PSII ( $j_{Po} = TR_0/ABS$ ), eficiência máxima de de-exitação não-fotoquímica ( $j_{Do} = DI_0/ABS$ ), probabilidade de a energia de excitação ( $\Psi_0 = ET_0/TR_0$ ) e de um fóton absorvido ( $j_{Eo} = ET_0/ABS$ ) mover um elétron após a quinona A ( $Q_A$ ) e índice de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) em plantas de quatro espécies arbóreas plantadas sobre área degradada na Amazônia Central

Variáveis	<i>B. macrocalyx</i>	<i>E. cumini</i>	<i>I. macrophyla</i>	<i>S. reticulata</i>
RC/CS	121 ± 67 b	303 ± 44 a	142 ± 39 b	326 ± 21 a
$TR_0/ABS$ ( $j_{Po}$ )	0,50 ± 0,17 b	0,72 ± 0,06 a	0,48 ± 0,17 b	0,73 ± 0,02 a
$DI_0/ABS$ ( $j_{Do}$ )	0,50 ± 0,17 a	0,28 ± 0,06 b	0,52 ± 0,13 a	0,27 ± 0,02 b
$ET_0/TR_0$ ( $\Psi_0$ )	0,25 ± 0,05 ab	0,28 ± 0,07 a	0,20 ± 0,07 ab	0,19 ± 0,04 b
$ET_0/ABS$ ( $j_{Eo}$ )	0,12 ± 0,06 b	0,20 ± 0,06 a	0,10 ± 0,05 b	0,14 ± 0,03 ab
$PI_{ABS}$	0,08 ± 0,11 b	0,40 ± 0,25 a	0,06 ± 0,06 b	0,23 ± 0,10 ab

\*Médias seguidas pela mesma letra entre espécies não diferiram pelo teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Tabela adaptada de Gonçalves & Santos Jr.<sup>12</sup>

<sup>12</sup> GONÇALVES, J. F. C. & SANTOS Jr., U. M. Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. *Braz. J. Plant Physiol.*, 17:307-13, 2005.

Por meio da utilização da técnica da fluorescência da clorofila *a*, pode-se diagnosticar de forma não destrutiva e com precisão o desempenho das espécies quanto às estratégias de captura e utilização do excesso de irradiância no campo. Considerando-se o índice de desempenho, pôde-se observar que *E. cumini* apresentou o melhor desempenho com o maior número de plantas com alto desempenho. Por outro lado, *B. macrocalyx* e *I. macrophyla* exibiram os mais baixos valores de  $PI_{ABS}$ , devido principalmente à baixa eficiência de transferência de energia no PSII, como resultado da diminuição da densidade dos centros de reação. Quanto



a *S. reticulata*, verificou-se que esta espécie apresentou maior quantidade de indivíduos com  $PI_{ABS}$  normal, sendo a transferência de energia na cadeia transportadora de elétrons após a  $Q_A$ , o ponto limitante para maior desempenho. Assim, nas condições em que foi realizada esta pesquisa, podemos afirmar que *E. cumini* e *S. reticulata* possuem mecanismos de captura e utilização de energia mais eficientes que *B. macrocalyx* e *I. macrophyla*. Tal fato sugere que as duas primeiras espécies são mais aptas para utilização em programas de plantios florestais para recuperar áreas degradadas por exploração petrolífera, cujo impacto ambiental se revela na formação de pequenas clareiras que chegam à completa retirada da camada de importância biológica.

### Metodologia padrão para a mensuração das trocas gasosas

As curvas de resposta da fotossíntese à irradiância ( $P_n$ -I) (“curvas de luz”) são realizadas em folhas sadias e completamente expandidas, utilizando-se um analisador de gás infra-vermelho (IRGA) modelo LI-6400 (Li-Cor, USA), equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B *Red Blue*. As curvas  $P_n$ -I são mensuradas usando-se a rotina das “curvas de luz” do software OPEN 3.4, modificada para gravar os dados de fotossíntese em 11 níveis de irradiância (PPFD: 0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1.000, 1.500, 2.000  $\mu\text{mol}$  quanta  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em ordem decrescente. O tempo mínimo de adaptação permitida para a realização da leitura em cada nível de luz (PPFD) é de 120s e o tempo máximo para a gravação de cada leitura foi de 300s, com valores máximos de coeficiente de variação (C. V.) na ordem de 1%. O Li-Cor 6400 é ajustado para trabalhar com fluxo de 400  $\mu\text{mol} \text{s}^{-1}$ , concentração de  $\text{CO}_2$  (produto da mistura do  $\text{CO}_2$  proveniente de um cilindro com o  $\text{CO}_2$  atmosférico) e  $\text{H}_2\text{O}$  dentro da câmara de medição em torno de 380  $\mu\text{mol} \text{mol}^{-1}$  e  $21 \pm 3 \mu\text{mol} \text{mol}^{-1}$ , respectivamente, sob temperatura do bloco de  $31 \pm 1^\circ\text{C}$ . Antes da determinação das curvas de luz, as folhas são submetidas a uma irradiância de 1.000  $\mu\text{mol}$  (quanta)  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , durante um período de 5 a 10min para a adaptação da folha à câmara de medição, e só depois de adaptada as determinações das curvas  $P_n$ -I são realizadas.

Para ajustar as curvas de luz, geralmente três modelos são usados: 1) a hipérbole não retangular<sup>13</sup>, 2) a hipérbole retangular<sup>14</sup> e 3) o exponencial<sup>15</sup> (para maiores informações quanto às diferenças entre os modelos, ver Santos Jr.<sup>16</sup>).

<sup>13</sup> MARSHALL, B. & BISCOE, P. V. A model for  $C_3$  leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J. Exp. Bot.*, 31, 29-39, 1980.

<sup>14</sup> THORNLEY, J. H. M. *Mathematical models in plant physiology*. A quantitative approach to problems in plant and crop physiology. London: Academic Press, 1976.

<sup>15</sup> IQBAL, R. M.; RAO, A-R.; RASUL, E. & WAHID, A. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: PESSARAKLI, M. (Ed.). *Handbook of photosynthesis*. New York, U.S.A.: Marcel Dekker Inc., 1997. p. 803-810.

<sup>16</sup> SANTOS Jr., Ulysses Moreira dos. *Fisiologia e indicadores de estresse em árvores: estado nutricional, trocas gasosas e desempenho fotossintético em espécies arbóreas crescendo em ambientes alagados na Amazônia Central*. Tese (doutorado) INPA/UFAM, Manaus, 2008.

*Trocas gasosas em plantas jovens de mogno submetidas a diferentes ambientes de irradiância*

O ambiente florestal apresenta grande heterogeneidade quanto à disponibilidade de luz, tanto no que concerne ao aspecto espacial (diferentes estratos florestais, ambientes de sub-bosques e áreas de grandes clareiras), quanto ao caráter temporal (períodos sazonais). Além dessa heterogeneidade, a ação antrópica (grandes desmatamentos) e/ou eventos naturais podem promover mudanças frequentes e significativas sobre ambientes aparentemente equilibrados, fazendo com que o estabelecimento de uma espécie e sua continuidade no sistema esteja relacionada com sua capacidade em adequar seu metabolismo às condições proporcionadas pelo ambiente. A disponibilidade de luz é um fator essencial para o fluxo de energia nos sistemas biológicos, influenciando diretamente nos processos fisiológicos dos vegetais. Dependendo da capacidade de captação e utilização da irradiância, as plantas podem apresentar respostas distintas e determinantes para a sua sobrevivência, crescimento e adaptação sob diferentes condições de luz. Por essa razão, ambientes sombreados ou a pleno sol podem inibir os processos fotossintéticos, simplesmente pela escassez ou excesso de energia luminosa.<sup>17</sup> Dessa forma, a capacidade da planta em ajustar seu metabolismo no intuito de otimizar a utilização de recursos primários como a luz, determinará o sucesso ou o fracasso de sua adaptação e estabelecimento sob diferentes ambientes. Portanto, o objetivo do presente trabalho foi investigar as trocas gasosas e as características fotossintéticas de plantas jovens de mogno (*Swietenia macrophylla* King) submetidas a ambientes de baixa e alta irradiância. As maiores taxas de fotossíntese máxima ( $P_{nmax}$ ) foram exibidas pelas plantas submetidas a pleno sol ( $T_1$ ), com valor 41% superior ao observado nas plantas sob sombreamento ( $T_2$ ), conforme a tabela 3. Esses resultados sugerem que a baixa irradiância pode ter limitado os processos fotossintéticos das plantas de mogno em  $T_2$ . Para a respiração no escuro ( $R_d$ ), as plantas em  $T_1$  exibiram valores 76% maiores do que as plantas em  $T_2$  (tabela 3). Os maiores valores de  $R_d$  em  $T_1$  podem ser atribuídos a um aumento no suprimento de produtos intermediários e de energia para a formação de componentes fotossintéticos dentro dos cloroplastos e de mecanismos para prevenir a fotoinibição sob alta irradiância. Nesse sentido, nota-se que o aumento de  $R_d$  tem apresentado correlação positiva com a aclimação.

<sup>17</sup> ZHANG, S.; MA, K. & CHEN, L. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. *Environ. Exp. Bot.*, 49:121-33, 2003.

Tabela 3: Fotossíntese máxima (Pnmax); Respiração no escuro (R<sub>d</sub>); Rendimento quântico aparente (a); Irradiância de compensação (I<sub>c</sub>); Transpiração (E); Condutância estomática (g<sub>s</sub>) e Eficiência no uso da água (EUA) em plantas jovens de mogno (*Swietenia macrophylla*) submetidas a dois ambientes de luz

Variáveis	Mogno	
	Sol	Sombra
Pnmax ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	5,27 $\pm$ 1,27 A	3,72 $\pm$ 1,07 B
R <sub>d</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,87 $\pm$ 0,42 A	0,49 $\pm$ 0,25 B
a [ $\text{mol (CO}_2\text{) mol}^{-1}$ (quanta)]	0,035 $\pm$ 0,005 A	0,024 $\pm$ 0,007 B
I <sub>c</sub> ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	26 $\pm$ 13 A	20 $\pm$ 6 B
E ( $\mu\text{mol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	1,93 $\pm$ 0,87 A	1,21 $\pm$ 0,13 B
g <sub>s</sub> ( $\mu\text{mol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	99,8 $\pm$ 48,2 A	58,2 $\pm$ 20,3 B
EUA ( $\mu\text{mol (CO}_2\text{). mol H}_2\text{O}$ )	3,0447 $\pm$ 0,9194 A	3,0110 $\pm$ 0,553 B

As médias seguidas por letras diferentes na mesma linha diferem pelo Teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Tabela modificada de Gonçalves *et al.*<sup>18</sup>

<sup>18</sup> GONÇALVES, J. F. C.; SANTOS, Jr., U. M.; NINA, Jr., A. R. & CHEVREUIL, L. R. *Op. cit.*

<sup>19</sup> MARENCO, R. A.; GONÇALVES, J. F. C. & VIEIRA, G. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiol.*, 21, 1.311-1.318, 2001.

<sup>20</sup> SINGSAAS, E. L.; ORT, D. R. & DELUCIA, E. H. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia*, 128, 15-23, 2001.

<sup>21</sup> ZHANG, S.; MA, K. & CHEN, L. *Op. cit.*

Quanto ao rendimento quântico aparente (a), verificou-se que as plantas de sol apresentaram rendimento 44% superior ao observado pelas plantas de sombra (tabela 3). Esses resultados foram semelhantes aos obtidos por Marenco *et al.*<sup>19</sup>, que observaram redução em a em plantas de mogno sob sombreamento. Teoricamente, o valor máximo que a pode assumir é 0,125, equivalente a 8 moles de fótons requeridos para reduzir um mol de CO<sub>2</sub> na ausência de fotorrespiração; contudo, sob condições de estresse, esse valor pode diminuir significativamente.<sup>20</sup> Comparando os resultados obtidos com o máximo teórico, houve redução de 73 e 80% nas plantas de sol e sombra, respectivamente.

A irradiância de compensação (I<sub>c</sub>) foi 23% menor nas folhas de sombra que nas folhas de sol (tabela 3). O menor valor de I<sub>c</sub> nas plantas sob sombreamento deve-se ao fato da planta sob baixa irradiância desenvolver mecanismos que refletem melhor aproveitamento da baixa quantidade de energia do ambiente. Adicionalmente, tem-se que plantas que respiram com menor intensidade necessitam de menor irradiância para atingir o ponto de compensação e, por isso, os baixos valores de I<sub>c</sub> encontrados nas folhas de sombra podem ser atribuídos às baixas taxas de respiração.<sup>21</sup>

<sup>22</sup> MARENCO, R. A.; GONÇALVES, J. F. C. & VIEIRA, G. *Op. cit.*

Os valores de transpiração (E) e condutância estomática ( $g_s$ ) foram 59 e 71% maiores nas plantas a pleno sol que nas plantas sombreadas, respectivamente. Os efeitos da irradiância sobre a condutância provavelmente estão relacionados à melhor fixação de  $CO_2$  pelas folhas de sol, quando comparadas às folhas de sombra, fato também observado por Marenco *et al.*<sup>22</sup>. Adicionalmente, as altas taxas de transpiração em  $T_1$  podem ser relacionadas a mecanismos de prevenção a altas temperaturas, considerando que parte do calor gerado pelo excesso de energia pode ser dissipado na forma de calor latente. Quanto à eficiência no uso da água (EUA), não foi observada diferença entre os tratamentos, provavelmente por não haver limitação hídrica no ambiente edáfico.

O ambiente de luz pode afetar de modo significativo as trocas gasosas em plantas jovens de mogno, principalmente no que concerne à taxa fotossintética, a qual, sob baixa disponibilidade de luz, pode ser limitada. Além disso, as altas taxas fotossintéticas de mogno sob alta irradiância sugerem que as mudas desta espécie podem-se apresentar desenvolvimento satisfatório em áreas abertas, como as clareiras na floresta.

#### *Trocas gasosas em espécies florestais produtoras de óleos*

O conhecimento das estratégias ecofisiológicas de espécies arbóreas relacionadas com a utilização de recursos primários como água,  $CO_2$ , luz e nutrientes se faz necessário para aperfeiçoar as técnicas de manejo florestal sustentável e de conservação de espécies nativas da Amazônia. Nesse sentido, foram analisadas variáveis relacionadas com as trocas gasosas em plantas jovens de pau-rosa (*Aniba rosaeodora* Ducke), submetidas a diferentes níveis de irradiância. O experimento foi conduzido na área experimental do campus do V-8, no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA (3°8' S, 59°52' W), sob condições semi-controladas de casa de vegetação. Mudanças de pau-rosa com nove meses de idade, produzidas a partir de sementes coletadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke (2°37' S, 60°11' W) e crescidas sob irradiância de 10 a 250  $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ , foram submetidas a diferentes níveis de irradiância ( $T_1 = 10$  a 250;  $T_2 = 500$  a 800;  $T_3 = 700$  a 1.000; e  $T_4 = 1.300$  a 1.800  $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ ; **esses** valores de irradiância foram medidos entre 9:00 e 15:00h). As variáveis analisadas foram: fotossíntese máxima ( $Pn_{max}$ ), respiração ( $Rd$ ), rendimento quântico aparente ( $\alpha$ ), irradiância de compensação ( $I_c$ ) e irradiância de saturação ( $I_s$ ).

Os valores de  $Pn_{max}$  variaram de 2,27 a 6,92  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  entre os tratamentos (tabela 4). Em T3, os valores de  $Pn_{max}$  foram cerca de 9, 24 e 205% superiores aos valores encontrados nos tratamentos T2, T1 e T4, respectivamente. O baixo valor de  $Pn_{max}$  sob altas irradiâncias pode ser resultante de danos causados por fotoinibição. Para  $R_d$ , o menor valor foi encontrado no tratamento T1 quando comparado com os demais tratamentos. Quanto à eficiência quântica aparente, observou-se que o maior valor ocorreu no tratamento T2, valores intermediários em T1 e T3, e o menor valor em T4 (tabela 4). O baixo valor de  $a$  verificado no tratamento T4, pode ser resultante do excesso de irradiância do ambiente. Por outro lado, os baixos valores de  $Pn_{max}$ , associados ao baixo valor de  $a$ , reforçam a idéia de que as plantas podem ter sofrido estresse por alta irradiância. Os valores de irradiância de compensação ( $I_c$ ) variaram de 18,7 a 53,6  $\mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , com o menor e o maior valor encontrados nos tratamentos T1 e T4, respectivamente (tabela 4). Adicionalmente, observou-se que os valores de  $I_c$  aumentaram conforme a irradiância do ambiente. O baixo valor de  $I_c$  no tratamento T1 foi resultante do baixo valor de  $R_d$ , enquanto o alto valor de  $I_c$  encontrado no tratamento T4 foi resultante do alto valor de  $R_d$  e do baixo valor de  $a$ .

<sup>23</sup> GONÇALVES, J. F. C.; BARRETO, D. C. S.; SANTOS Jr., U. M.; FERNANDES, A. V.; SAMPAIO, P. T. B. & BUCKERIDGE, M. S. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Braz. J. Plant Physiol.*, 17: 325-34, 2005.

Tabela 4: Efeitos de diferentes irradiâncias sobre as características fotossintéticas em plantas de *Aniba rosaeodora*.

Irradiância	Fotossíntese máxima ( $Pn_{max}$ )	Respiração ( $R_d$ )	Rend. quântico aparente ( $a$ )	F. convexidade ( $\beta$ )	I. de compensação ( $I_c$ )	I. de saturação ( $I_s$ )
$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mol mol}^{-1}$	-	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
T <sub>1</sub>	5,57 ± 0,03 c	0,61 ± 0,19 b	0,033 ± 0,002 b	0,97 ± 0,01 a	19 ± 6 d	230 ± 27 c
T <sub>2</sub>	6,32 ± 0,01 b	1,05 ± 0,05 a	0,037 ± 0,000 a	0,93 ± 0,00 b	28 ± 1 c	330 ± 14 b
T <sub>3</sub>	6,92 ± 0,03 a	1,11 ± 0,07 a	0,031 ± 0,001 b	0,92 ± 0,00 b	35 ± 2 b	440 ± 12, a
T <sub>4</sub>	2,27 ± 0,01 d	1,16 ± 0,07 a	0,021 ± 0,001 c	0,97 ± 0,00 a	54 ± 1 a	218 ± 20 c

T<sub>1</sub> = 10 a 250, T<sub>2</sub> = 500 a 800, T<sub>3</sub> = 700 a 1.000, T<sub>4</sub> = 1.300 a 1.800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As médias seguidas por letras diferentes na mesma linha diferem pelo Teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Tabela modificada de Gonçalves *et al.*<sup>23</sup>

Os resultados sugerem que as plantas jovens de pau-rosa possuem um melhor desempenho fotossintético e, conseqüentemente, uma maior capacidade para acumular biomassa quando crescidas sob condições intermediárias de

irradiância (T2, T3). Por outro lado, ambientes muito sombreados ou com altas irradiâncias podem limitar o processo fotossintético de plantas jovens de pau-rosa, seja por apresentarem quantidades insuficientes de luz ou por promover a fotoinibição como consequência do excesso de energia luminosa. Com isso, conclui-se que, para a implantação de plantios florestais com a espécie pau-rosa, a utilização de uma cobertura vegetal viva (plantas de crescimento rápido), na forma de plantios mistos, pode resultar em benefícios para as plantas; nesse caso, os ambientes com luminosidade parcial são os mais adequados para que esta espécie consiga alcançar maior assimilação de carbono.

#### *Ecofisiologia de espécies arbóreas crescendo em áreas alagadas*

Atividades antrópicas podem promover o aumento de áreas alagadas, tanto no que tange à construção de barragens para usinas hidrelétricas (UHE), quanto no aumento dos riscos e da severidade das inundações provocadas pelas mudanças no clima. Para tanto, é necessário intensificar os estudos sobre ecofisiologia de plantas crescendo em áreas alagadas natural e artificialmente, a fim de se entender como os ecossistemas florestais irão responder a essas mudanças ambientais. Daí a relevância de analisar os efeitos do alagamento sobre as estratégias de sobrevivência, as trocas gasosas, as concentrações foliares de nutrientes, as concentrações de pigmentos cloroplastídicos, os transientes de fluorescência e o índice de desempenho de espécies arbóreas tolerantes e não tolerantes à hipoxia crescendo em áreas inundadas. Esse estudo foi realizado em plantas alagadas pelo rio Uatumã a montante e a jusante da UHE de Balbina, Presidente Figueiredo, Amazonas (01°55' S e 59°28' W).

Nas espécies estudadas foram observadas diferentes respostas entre os dois grupos de tolerância ao alagamento. Quanto às estratégias de sobrevivência, o grupo de espécies tolerantes composto por *Nectandra amazonum* (Na), *Macrolobium angustifolium* (Ma), *Alchornea discolor* (Ad), *Brosimum lactescens* (Bl), *Cassia reticulata* (Cr), *Genipa spruceana* (Gs) e *Parinari excelsa* (Pe) exibiu taxas de sobrevivência superior a 90%, enquanto o grupo de espécies não tolerantes ao alagamento, composto por *Cecropia concolor* (Cc), *Vismia guianensis* (Vg) e *Vismia japurensis* (Vj), exibiu taxas que variaram de 20 a 0%. Quanto ao comportamento ecofisiológico dos dois grupos, foi demonstrado que o alagamento induziu à redução da fotossíntese e da transpiração em espécies tolerantes e não tolerantes à hipoxia, sendo que nas espécies não tolerantes a redução foi mais

intensa, variando de 80,9 a 88% para fotossíntese máxima ( $P_{nmax}$ ) e 70,1 a 82,4% para transpiração a 2.000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de irradiância ( $E_{2000}$ ). Essa diminuição de  $P_{nmax}$  e  $E_{2000}$  nas espécies não tolerantes pode ser atribuída, em grande parte, ao fechamento estomático, como demonstrado com a redução de 65,7 a 89,5% nos valores de condutância estomática ( $g_{s2000}$ ). Adicionalmente, possíveis danos causados no aparato fotoquímico, conforme apresentado pela diminuição do rendimento quântico aparente ( $\alpha$ ), também podem ter contribuído para a redução da fotossíntese. Já, com as espécies tolerantes, as mudanças nas trocas gasosas e nas características fotossintéticas foram mais brandas. Por meio de estudo mais detalhado dos processos fotossintéticos, ficou demonstrado também que, nas espécies não tolerantes, a diminuição da fotossíntese foi ocasionada não apenas pela diminuição de  $g_s$ , mas também o alagamento induziu forte redução nos índices de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) dessas espécies, que variou de 60 a 71%. Tais mudanças fisiológicas foram acompanhadas pela epinastia, clorose e senescência precoce. Quanto às espécies tolerantes, verificou-se a existência de dois grupos, a saber, um grupo que perde folhas e um grupo que não perde folhas no período alagado. Os efeitos foram claros nas espécies tolerantes que perdem folhas durante esse período (*A. discolor* e *G. spruceana*): o alagamento induziu a uma diminuição nas concentrações de pigmentos e a uma redução na eficiência da captura e do uso da energia luminosa nos processos fotossintéticos. As espécies tolerantes, incluindo *G. spruceana* e *A. discolor*, apresentaram estratégias que envolveram uma regulação nas reações de transferência de elétrons e no desempenho fotossintético. Quanto ao *status* nutricional, o alagamento provocou nas espécies diminuição nas concentrações de N, P e Cu e aumento nas concentrações de Fe, Mn, Zn e Na durante o período alagado, em ambos os grupos; estas diferenças encontram-se mais fortemente relacionadas com a espécie do que com a estratégia de tolerância. Por sua vez, a diminuição de  $PI_{ABS}$  pode estar associada à diminuição das concentrações de N, P e Cu, pois a deficiência desses nutrientes parece implicar diminuição de clorofilas, da plastocianina e de proteínas importantes da etapa fotoquímica e bioquímica da fotossíntese. Assim, quanto ao comportamento ecofisiológico dos dois grupos de tolerância à hipoxia, foi demonstrado que as espécies tolerantes conseguem ajustar seu metabolismo para sobreviver ao período de alagamento sem exibir mudanças drásticas nas trocas gasosas, nas concentrações de pigmentos e no índice de desempe-

nho. Por outro lado, as espécies não tolerantes, apesar de apresentarem em um primeiro momento uma regulação do seu metabolismo, tendem a ser incapazes de ajustar seu metabolismo à condição de hipoxia que, dependendo da duração do período de inundação (em geral um tempo curto), pode provocar redução drástica nos valores de trocas gasosas e no índice de desempenho, culminando com a morte das plantas, conforme observado no campo.

*Trocas gasosas em espécies da sucessão secundária crescendo sobre pastagens abandonadas na Amazônia Central*

No início do século XXI, as áreas de pastagens abandonadas da zona úmida da Amazônia já correspondiam a cerca de 20%.<sup>24</sup> Essas áreas são dominadas por uma cobertura sucessional secundária espontânea e agressiva, adaptada às novas condições dos fatores abióticos primários como luz, temperatura, água e nutrientes. Estudos da sucessão secundária dedicam grande atenção à regeneração da vegetação nas áreas de pastagens abandonadas em grande parte do planeta, pressupondo-se que a vegetação secundária seja um importante sumidouro para mitigar o aumento dos níveis de carbono atmosférico.

As trocas gasosas são influenciadas pelas características fisiológicas das espécies associadas à idade da vegetação, grupo funcional e efeitos dos fatores abióticos, como disponibilidade de irradiância, água e nutrientes. Isso porque as plantas apresentam diferentes estratégias ecofisiológicas que podem ser determinantes para o seu crescimento e desenvolvimento em sítios que apresentam alterações edáficas, microclimáticas e vegetacionais. Assim, a compreensão dos processos relacionados à utilização dos recursos primários é, sem dúvida, de grande importância para entender os aspectos funcionais adotados pelas plantas como mecanismo de acúmulo de biomassa, uma vez que o crescimento da planta está diretamente associado à sua capacidade fotossintética. Para entender as estratégias adotadas pelas espécies arbóreas mais frequentes em áreas de pastagens abandonadas – Sucessional inicial (pioneiras): *Vismia japurensis* e *Vismia cayennensis*; Sucessional intermediária: *Bellucia grossularioides* e *Laetia procer*a; Sucessional tardia: *Goupia glabra* –, variáveis ecofisiológicas foram determinadas e relacionadas com a cronosequência sucessional da vegetação secundária, em dois períodos de precipitação. O estudo foi realizado em capoeiras com idades variando de 0 a 19 anos, localizadas na área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais PDBFF (02°34' S, 60°07' W).

<sup>24</sup> SCHNEIDER, R.; ARIMA, E.; VERÍSSIMO, A.; BARRETO, P. & SOUZA JR., C. *Amazônia sustentável: limites e oportunidades para o desenvolvimento rural*. Brasília: Banco Mundial. 2000. 120 p.



As espécies do gênero *Vismia* apresentaram altos valores de fotossíntese máxima (Pnmax), seguidas de *B. grossularioides*, na maioria das idades das capoeiras, tanto no período de alta quanto no de baixa precipitação. *G. glabra* mostrou os menores valores de Pnmax, comparada com as outras espécies. Em relação à variável respiração no escuro (Rd), somente *V. cayennensis* exibiu baixos valores, comparada com as demais espécies nas idades das capoeiras entre 10 e 13 anos. *B. grossularioides* e *G. glabra* foram as que apresentaram as maiores e menores respostas de condutância estomática (gs), respectivamente, para a maioria das idades das capoeiras. *G. glabra*, por sua vez, apresentou baixos valores para a taxa de transpiração (E) na maioria das classes de idades, comparada com as demais espécies, em ambos os períodos de precipitação. Enfim, *L. procera* diferiu das espécies testadas nas idades acima de 15 anos (período de alta precipitação) e entre 0 e 3 anos (período de baixa precipitação), para a variável eficiência no uso da água (EUA).

Analisando-se o efeito da idade das capoeiras (cronosequência sucessional) sobre as trocas gasosas, observou-se que, na maioria das espécies, com exceção de *G. glabra*, Pnmax diminuiu com o tempo durante a sucessão. Isso sugere que, apesar da posição das espécies no grupo sucessional exibir diferenças quanto à eficiência fotossintética, o padrão temporal contribuiu, em parte, para a redução das características fotossintéticas na sucessão secundária sobre pastagens abandonadas, não tendo efeito sobre espécies sucessionais tardias como *G. glabra*. Os altos valores de Pnmax para as espécies sucessionais iniciais nos primeiros anos após o abandono das pastagens podem, em parte, receber uma contribuição da elevada taxa de transpiração (E) observada para essas espécies. Isso se deve a participação da transpiração no mecanismo de diminuição da fotoinibição em espécies sucessionais iniciais pelo resfriamento na camada superficial das folhas (camada limítrofe), mantendo a alta taxa fotossintética.<sup>25</sup> Segundo Reich *et al.*<sup>26</sup>, as diferenças nas trocas gasosas entre as espécies nos diferentes grupos sucessionais seriam características intrínsecas ou simplesmente resultados de diferenças na disponibilidade de recursos durante a sucessão, ou uma combinação de ambos. O que se verifica é que, além da aparente diferença intrínseca entre as diferentes espécies nos distintos grupos sucessionais, um fator importante que se deve levar em consideração é a disponibilidade de irradiância para as plantas com o avanço da cronosequência, fato que possivelmente afete

<sup>25</sup> KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W. & WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment*, 24:1.345-1.352, 2001.

<sup>26</sup> 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*, 9:65-76, 1995.

mais fortemente as respostas fotossintéticas das espécies pioneiras do que mesmo a disponibilidade de nutrientes no solo. Dessa forma, com a cronossequência sucessional, as plantas acabam se aclimatando às novas condições de irradiância, refletindo-se em menores respostas fotossintéticas. Portanto, as respostas das trocas gasosas das diferentes espécies estudadas parecem confirmar o que, em geral, se observa para as plantas quanto à posição no grupo sucessional. Apesar das mudanças das condições edáficas e microclimáticas, confirmadas em diversos estudos, o que se verifica é que a redução das respostas fotossintéticas está mais diretamente relacionada com a disponibilidade de irradiância para as plantas na cronossequência sucessional do que com a oferta de nutrientes no solo (por exemplo, Nitrogênio e Fósforo).<sup>27</sup>

<sup>27</sup> 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.

### Resposta da fotossíntese a diferentes concentrações de CO<sub>2</sub>

As curvas de resposta da fotossíntese às diferentes concentrações de CO<sub>2</sub> são realidades em folhas maduras e sadias. Diferentes concentrações de CO<sub>2</sub> são obtidas a partir de cilindros com 12g de CO<sub>2</sub> controlados automaticamente pelo injetor de CO<sub>2</sub> do LI-COR 6.400 (injetor de CO<sub>2</sub> 6.400-01, LI-COR, USA). As curvas de resposta da fotossíntese à concentração interna de CO<sub>2</sub> (P<sub>n</sub>-C<sub>i</sub>) são realizadas a partir do fornecimento inicial de concentrações (C<sub>a</sub>) de 400, 300, 200, 100 e 50 μmol mol<sup>-1</sup>, em ordem decrescente, e, em seguida, fornecendo CO<sub>2</sub> (C<sub>a</sub>) nas concentrações 400, 600, 800, 1.000 e 1.250 μmol mol<sup>-1</sup>, em ordem crescente. Cada ponto é gravado obedecendo ao tempo de 180s a 300s para cada passo, com variação (CV) menor que 1%. O LI-COR 6.400 é ajustado para fluxo de 400 μmol s<sup>-1</sup>, irradiância de 1.000 μmol (quanta) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> e H<sub>2</sub>O dentro da câmara de 21 ± 3 mmol mol<sup>-1</sup>, com temperatura do bloco fixada em 31 ± 1°C.

As curvas P<sub>n</sub>-C<sub>i</sub> são ajustadas utilizando-se uma equação não linear:

$$P_n = P_{n\max\text{CO}_2} [1 - (1 - k/P_{n\max\text{CO}_2})^{(1-C_i/)}]$$

<sup>28</sup> WULLSCHLEGER, S. D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants – a retrospective analysis of the A/C<sub>i</sub> curves of 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 44:907-920, 1993.

no qual P<sub>nmaxCO<sub>2</sub></sub> = P<sub>n</sub> sob condições saturantes de CO<sub>2</sub>, em que P<sub>n</sub> é a fotossíntese, P<sub>nmaxCO<sub>2</sub></sub> é a fotossíntese máxima, k é a constante de proporcionalidade e o ponto de compensação de CO<sub>2</sub>. A velocidade máxima de carboxilação (V<sub>cmax</sub>) é calculada a partir das curvas P<sub>n</sub>-C<sub>i</sub> (C<sub>i</sub> < 200 μmol mol<sup>-1</sup>)<sup>28</sup>. Os valores de V<sub>cmax</sub> são calculados por meio de uma equação

ção não linear, usando-se o programa Statistic for Windows versão 6 (StatSoft Inc., 2003 East 14<sup>th</sup> Street, Tulsa, OK, USA):

$$P_{nc} = (V_{cmax} (C_i - *) / (C_i + K_c(1 + O/K_o))) - R_d$$

<sup>29</sup> Rubisco – enzima Ribulose 1.5 bifosfato carboxilase/oxigenase.

no qual  $P_{nc}$  é a taxa de fotossíntese limitada pela atividade da Rubisco<sup>29</sup>,  $V_{cmax}$  é a velocidade máxima de carboxilação da Rubisco;  $C_i$  é a concentração intercelular de  $CO_2$ ,  $*$  é o ponto de compensação de  $CO_2$  na ausência de respiração (R),  $K_c$  e  $K_o$  são as constantes de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para  $CO_2$  e  $O_2$ , respectivamente. Os valores de  $*$ ,  $K_c$  e  $K_o$  utilizados foram os descritos por Sharkey *et al.*.  $J_{max}$  é calculado pelo ajuste da equação na porção em que  $C_i > 300 \mu\text{mol mol}^{-1}$ , conforme

$$P_{nj} = (J_{cmax} (C_i - *) / (4C_i + 8*))$$

<sup>30</sup> SHARKEY, T. D.; BERNACCHI, C. J.; FARQUHAR, G. D. & SINGSAAS, E. L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for  $C_3$  leaves. *Plant, Cell and Environment*, 30:1.035-1.040, 2007.

no qual  $P_{nj}$  é a taxa fotossintética limitada pela regeneração da RuBP<sup>30</sup>

A limitação estomática relativa ( $L_{S\%}$ ) é calculada a partir das curvas  $P_n - C_i$ , em que

$$L_{S\%} = 100 \times (P_{nC_i} - P_{nCa}) / P_{nC_i}$$

<sup>31</sup> FARQUHAR G. D. & SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33:317-345, 1982.

no qual  $P_{nCa}$  e  $P_{nC_i}$  são as taxas de fotossíntese em condições de  $CO_2$  ambiente ( $C_a$ ) ( $\approx \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) e  $C_i = C_a$ , respectivamente.<sup>31</sup> A condutância estomática ( $g_s$ ), transpiração (E) e razão  $C_i/C_a$  foram mensurados com  $C_a = 400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ .

## Considerações finais

Considerando a importância da floresta amazônica no contexto das discussões sobre sua influência no clima do planeta, os possíveis impactos causados sobre a floresta resultantes da construção de hidrelétricas e os escassos estudos de modelagem relacionados à quantificação da taxa de assimilação de  $CO_2$  (principal gás de efeito estufa) pela floresta nessa região, faz-se necessário ampliar a investigação sobre a capacidade da floresta em assimilar carbono sob condições adversas (por exemplo, seca ou alagamento).

Nesse sentido, este estudo teve como objetivo quantificar as trocas gasosas, em especial, as taxas de assimilação de carbono a partir do modelo mecanístico desenvolvido por Farquhar e colaboradores, bem como estimar a taxa máxima de carboxilação mediada pela Rubisco ( $V_{cmax}$ ) em dez espécies tropicais crescendo em áreas alagadas na Amazônia Central.

A investigação foi conduzida em áreas alagadas pelo rio Uatumã, a montante e a jusante da barragem da Usina Hidrelétrica de Balbina, em Presidente Figueiredo, Amazonas. As espécies estudadas foram: *Nectandra amazonum* (*Na*), *Macaranga angustifolium* (*Ma*), *Alchornea discolor* (*Ad*), *Brosimum lactescens* (*Bl*), *Cassia reticulata* (*Cr*), *Genipa spruceana* (*Gs*) e *Parinari excelsa* (*Pe*) – tolerantes ao alagamento; e *Cecropia concolor* (*Cc*), *Vismia guianensis* (*Vg*) e *Vismia japurensis* (*Vj*) – não tolerantes ao alagamento.

Os valores de fotossíntese máxima sob condições elevadas de  $\text{CO}_2$  ( $P_{n\text{maxCO}_2}$ ) variaram de 19,1 (*Bl*) a 35,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (*Cr*) entre as espécies estudadas no período não alagado. Nas espécies tolerantes ao alagamento apenas *M. angustifolium* (-14,9%) e *G. spruceana* (-18,7%) exibiram diminuição significativa nos valores de  $P_{n\text{maxCO}_2}$ , enquanto que em todas as espécies não tolerantes essa diminuição foi superior a 79% no período alagado.

A eficiência aparente de carboxilação ( $C_e$ ) variou de 0,054 (*Bl*) a 0,062  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (*Cr*) nas espécies estudadas no período não alagado. No período alagado apenas as espécies não tolerantes exibiram diminuição significativa em comparação com o período em que não houve alagamento. Quanto ao ponto de compensação de  $\text{CO}_2$ , foi verificado que o alagamento produziu aumento significativo em *N. amazonum*, *M. angustifolium*, *C. reticulata*, *C. concolor*, *V. guianensis* e *V. japurensis*, sendo que nas plantas não tolerantes este aumento variou de 127 (*Cc*) a 209% (*Vg*). O alagamento gerou aumento significativo na limitação relativa do estômato ( $L_s\%$ ) em *N. amazonum*, *C. reticulata*, *C. concolor*, *V. guianensis* e *V. japurensis*. Por outro lado, *B. lactescens* exibiu diminuição nos valores de  $L_s\%$ .

Os menores valores para velocidade máxima de carboxilação ( $V_{\text{cmax}}$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e taxa máxima de transporte de elétrons ( $J_{\text{max}}$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) no período não alagado foram encontrados em *B. lactescens* ( $V_{\text{cmax}}=39,8$ ;  $J_{\text{max}}=84,2$ ), enquanto que os maiores valores foram encontrados em *C. reticulata* ( $V_{\text{cmax}}=84,2$ ;  $J_{\text{max}}=169$ ). Sob condições de alagamento, dentre as espécies tolerantes apenas *A. discolor* (-21,2%) exibiu diminuição significativa nos valores de  $V_{\text{cmax}}$  e *M. angustifolium* (-16,2%) e *G. spruceana* (-17,1%) nos valores de  $J_{\text{max}}$ . Quanto às espécies não tolerantes, o alagamento promoveu diminuição acima de 77%, tanto nos valores de  $V_{\text{cmax}}$  como de  $J_{\text{max}}$ .

Os valores de limitação estomática relativa ( $L_s\%$ ) aumentaram no período alagado. Esse aumento sugere que as espécies apresentaram bom controle estomático em relação

à perda de água. Contudo, esse aumento no controle estomático entre as espécies não tolerantes não foi suficiente para impedir o colapso dessas. Nesse caso, os altos valores de LS% podem estar associados aos baixos valores de condutância estomática (gs).

A diminuição da inclinação da porção inicial da curva Pn-Ci sob alagamento acarreta diminuição de  $V_{\text{cmax}}$ , em especial nas espécies não tolerantes. A taxa de carboxilação está relacionada com a atividade de carboxilação da enzima Ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco). Assim, a diminuição nos valores de  $V_{\text{cmax}}$  deve ser resultante da inativação da Rubisco, possivelmente em resposta à diminuição das taxas de regeneração da RuBP sob alagamento e/ou redução da abertura estomática sob condições de estresse hídrico. Os resultados também sugerem que nas espécies não tolerantes a inativação da Rubisco é bem mais intensa que nas espécies tolerantes, quando submetidas a alagamento. J é a taxa de transporte de elétrons. A equação utilizada nesse estudo assumiu 4 elétrons por carboxilação e oxigenação. Existem significantes incertezas na relação entre o transporte de elétrons e a síntese de ATP.<sup>32</sup> Com base no número de elétrons requeridos para a redução de NADP<sup>+</sup>, os valores 4 e 8 foram usados conforme Sharkey *et al.*<sup>33</sup> Os resultados de  $J_{\text{max}}$  demonstraram que o alagamento também reduziu a taxa de transporte de elétrons, em especial nas espécies não tolerantes. Em adição, foi demonstrado que o alagamento promoveu intensa limitação na regeneração da RuBP nas espécies não tolerantes. A diminuição de  $P_{\text{nmaxCO}_2}$ , Ce e  $J_{\text{max}}$  sugere que a regeneração da RuBP (como indicada pela redução de  $P_{\text{nmaxCO}_2}$ ) e a eficiência podem ter sido prejudicadas pelo alagamento.<sup>34</sup> Escalona e colaboradores<sup>35</sup> sugeriram que a limitação na regeneração da RuBP é considerada como a primeira resposta do mesófilo às condições de deficiência hídrica. Esse comportamento pode ser um ajuste direto à redução do metabolismo do carbono com a alteração da disponibilidade de CO<sub>2</sub> induzida pela diminuição da condutância estomática e da condutância do mesófilo. Essa regulação da Rubisco pela disponibilidade de CO<sub>2</sub> é um fenômeno bem conhecido.<sup>36</sup>

Nas espécies tolerantes, as mudanças nas trocas gasosas e nas características fotossintéticas foram sutis o suficiente para serem caracterizadas apenas como ajustes funcionais. Por outro lado, as espécies não tolerantes não apresentaram uma estratégia capaz de suportar o alagamento. Uma vez que os projetos de construção de barragens visam alagar áreas de terra firme, muitas espécies arbóreas não

<sup>32</sup> BAKER, N. R.; HARBINSON, J. & KRAMER, D. M. Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. *Plant, Cell & Environment*, (Online Early Articles). doi:10.1111/j.1365-3040.2007.01680.x, 2007.

<sup>33</sup> SHARKEY, T. D.; BERNACCHI, C. J.; FARQUHAR, G. D. & SINGSAAS, E. L. *Op. cit.*

<sup>34</sup> FARQUHAR G. D. & SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33:317-345, 1982.

<sup>35</sup> ESCALONA, J. M.; FLEXAS, J. & MEDRANO, H. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Aust. J. Plant Physiol.*, 26, 421-433, 1999.

<sup>36</sup> MEYER, S. & GENTY, B. Heterogeneous inhibition of photosynthesis over the leaf surface of *Rosa rubiginosa* L. during water stress and abscisic acid treatment: induction of a metabolic component by limitation of CO<sub>2</sub> diffusion. *Planta*, 210, 126-131, 1999.

apresentarão mecanismos de tolerância ao alagamento, o que acarretará diminuição da produtividade dessas áreas. Como demonstrado, o alagamento promove diminuição da capacidade de assimilação de carbono pelas plantas, tanto por induzir o fechamento estomático como por promover prejuízos à etapa bioquímica da fotossíntese. Nesse sentido, com a inundação de novas áreas de floresta madura, tanto por causa da construção de barragens como pelo aumento da severidade e frequência de alagamento ocasionado pelas mudanças no clima, áreas que antes serviam como dreno de carbono podem vir a se tornar fontes desse gás.

Os resultados aqui apresentados foram obtidos sob a ótica da ecofisiologia vegetal, com ênfase no processo fotosintético, a partir de diferentes metodologias que têm sido aplicadas no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia ao longo dos últimos dez anos, visando diagnosticar e monitorar os processos funcionais de espécies arbóreas da flora amazônica. Quando se trata da ecofisiologia florestal na Amazônia, relacionar o crescimento vegetal à utilização dos recursos primários é condição *sine qua non* para entender a complexidade e dinâmica do bioma amazônico, sem perder de vista a aplicabilidade e o desenvolvimento de tecnologias próprias à produção e recuperação de áreas naquele ambiente.

José Francisco de Carvalho  
Gonçalves, Ulysses Moreira  
dos Santos Junior, Vanderlei  
Borboni Ferreira de Araújo e  
Rodrigo Pinheiro Bastos são  
pesquisadores do Laboratório  
de Fisiologia e Bioquímica Ve-  
getal do Instituto Nacional de  
Pesquisas de Amazônia, Minis-  
tério de Ciência, Tecnologia e  
Inovação – MCTI.

[jfc@inpa.gov.br](mailto:jfc@inpa.gov.br)

[santosjunior.ulysses@gmail.com](mailto:santosjunior.ulysses@gmail.com)

[vanderleiborboni@hotmail.com](mailto:vanderleiborboni@hotmail.com)

[rodrigopinheirobastos@gmail.com](mailto:rodrigopinheirobastos@gmail.com)