

Aclimação a diferentes condições de luminosidade de *Duguetia flagellaris* Huber (Annonaceae)

Caio Oliveira Di Migueli

Introdução

Dentre os fatores ambientais que influenciam as plantas, a luz é provavelmente o que apresenta a maior heterogeneidade espacial e temporal (Pugnaire & Valladares 2007). Em resposta a essa heterogeneidade as plantas mudam sua capacidade de captar e utilizar esse recurso, através de um processo conhecido como aclimação (Caldwell *et al.* 1986, Chazdon 1992). A aclimação é o ajuste fisiológico e morfológico de plantas para compensar a resposta inicial a um estresse, e ocorre em resposta às mudanças ambientais (Lambers *et al.* 2008). Esse ajuste pode ocorrer nas folhas pela mudança de algumas de suas características, como alteração da massa foliar em relação à sua área (Wright *et al.* 2004, Lambers *et al.* 2008).

A relação entre massa e área foliar, conhecida como Massa Foliar por Área (MFA), reflete diversos aspectos da estratégia de vida da planta, como o investimento em estrutura foliar, basicamente carbono, em relação ao

investimento em potencial fotossintético, basicamente nitrogênio (Westoby *et al.* 2002). A redução do MFA em muitos casos resulta em folhas mais delgadas, que contêm menor número de camadas celulares no parênquima clorofiliano paliçádico (Wright *et al.* 2004). Essa alteração estrutural aumenta a exposição dos cloroplastos à luz e, portanto, é vantajosa para plantas que vivem em ambientes sombreados, onde mesmo com a luz difusa estas folhas podem ser relativamente eficientes para captá-la (Evans & Poorter 2001, Gómez-Aparício *et al.* 2006). Espécies típicas de sub-bosque geralmente têm MFA menor que espécies de ambientes bem iluminados (Bongers & Popma 1990) e de maneira similar, indivíduos de uma espécie que crescem em ambientes sombreados têm menor MFA do que indivíduos que crescem sob maior luminosidade (Miyaji *et al.* 1997).

Por outro lado, a produção de folhas com alto MFA é vantajosa em ambientes com forte luminosidade, pois essas folhas apresentam menor área e se

resfriam facilmente, evitando os danos que o superaquecimento causado pela alta incidência luminosa poderia causar (Markesteijn 2007). Outra vantagem de ter folhas com alto MFA em ambientes de alta luminosidade é que essas folhas têm uma melhor estrutura para resistir mais a um alto nível de estresse físico nesses ambientes, que têm ventos mais fortes e maior irradiação, podendo causar murchamento das folhas. Folhas com alto MFA também são menos consumidas por herbívoros por conterem alto teor de compostos estruturais, e isso representa uma vantagem às plantas de ambientes bem iluminados. Devido a essas características das folhas com alto MFA e ao fato de um parênquima clorofiliano com muitas camadas celulares não impedir a utilização da luz pelos cloroplastos em ambientes com forte luminosidade, a produção de folhas com essa característica é vantajosa para plantas desse tipo de ambiente.

Embora o dossel das florestas tropicais seja um ambiente de luminosidade relativamente constante, por estar sempre exposto diretamente à luz solar, a região próxima ao solo apresenta uma alta variação espacial e temporal nas condições de

luminosidade. Essa variação é causada por diversos fatores, como a estrutura do dossel, a presença de árvores de sub-bosque e a queda de ramos e árvores, que criam um ambiente heterogêneo de áreas sombreadas e iluminadas no solo da floresta (Pugnaire & Valladares 2007). Um exemplo desses locais mais iluminados do sub-bosque são os limites com clareiras, nos quais a disponibilidade de luz é maior que nas regiões abaixo de uma estrutura florestal vertical mais complexa e densa.

Duguetia flagellaris Huber é uma arvoreta que ocorre em platôs e vertentes de florestas tropicais no Norte da América do Sul (Ribeiro *et al.* 1999), sendo abundante no sub-bosque de florestas de terra firme da Amazônia Central (Kapos *et al.* 1997). Sua abundância é similar em locais próximos a bordas de clareira ou de florestas e em locais de interior de floresta, contrastando com outras espécies arbóreas de sub-bosque abundantes em florestas tropicais (como, por exemplo, *Astrocaryum sociale* Barb. Rodr. Arecaceae) que têm abundância menor em bordas em relação ao interior das florestas (Kapos *et al.* 1997). Isso sugere que *D.*

flagellaris tem a capacidade de sobreviver e provavelmente de se aclimatar às diferentes condições de luminosidade, tornando-se um bom modelo para investigar a importância da capacidade de alteração do MFA em plantas de sub-bosque em gradientes de luminosidade presentes em florestas tropicais. Essa importância pode estar relacionada à capacidade de plantas em se adequarem a aumentos eventuais e repetitivos na disponibilidade de luz no sub-bosque. Espécies com essa capacidade podem sobreviver à nova condição de maior incidência luminosa, enquanto outras espécies de sub-bosque menos plásticas (em relação ao MFA) provavelmente morreriam em decorrência de fotoinibição e necrose de seus tecidos ocasionada pela forte irradiação luminosa.

O objetivo deste estudo foi investigar se *D. flagellaris* tem a capacidade de alterar o MFA de acordo com o regime de luz a que está submetida no sub-bosque das florestas de terra firme na Amazônia Central. Para isso testei a hipótese de que indivíduos de *D. flagellaris* localizados em ambiente com alta disponibilidade de luz têm maior MFA do que indivíduos em ambiente com menor

disponibilidade desse recurso. Minha previsão é que indivíduos que se localizam em bordas de clareiras (ambiente mais iluminado) apresentarão maiores valores de MFA do que indivíduos que crescem no sub-bosque denso das florestas tropicais (ambiente menos iluminado).

Métodos

Realizei esse estudo em uma região de platô de floresta de terra firme da Reserva Km 41, uma das áreas de estudo da Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF-INPA/STRI), em Manaus, Amazonas.

Localizei 20 indivíduos de *D. flagellaris*, 10 presentes em bordas de clareiras e 10 localizados no sub-bosque, e coletei um ramo com cinco ou mais folhas totalmente expandidas de cada indivíduo. Fotografei as folhas de cada ramo e medi o comprimento e a largura de cada uma utilizando o programa Image Tools para Windows, versão 3.0. Calculei a área de cada folha por uma aproximação com a forma de uma elipse. Sequei as folhas em forno a 180 °C por 2 h e pesei a massa seca de cada folha com uma balança de

precisão. Dividindo a massa seca de cada folha pela sua área obtive o MFA de todas as folhas, e para cada indivíduo calculei a média dos valores de MFA das cinco folhas.

Resultados

Em média os valores de MFA foram maiores para as folhas coletadas nos indivíduos presentes na borda da

clareira do que para as folhas coletadas nos indivíduos presentes no sub-bosque (Mann-Whitney, $U=22$; $p=0,034$; $n=10$; Figura1). O MFA dos indivíduos de borda de clareira variou aproximadamente 10 vezes mais ($1,39-7,71 \text{ mg.cm}^{-2}$) em média $2,76 \text{ mg.cm}^{-2}$, do que a variação ($1,32-1,91 \text{ mg.cm}^{-2}$) do MFA dos indivíduos de sub-bosque, em média $1,64 \text{ mg.cm}^{-2}$.

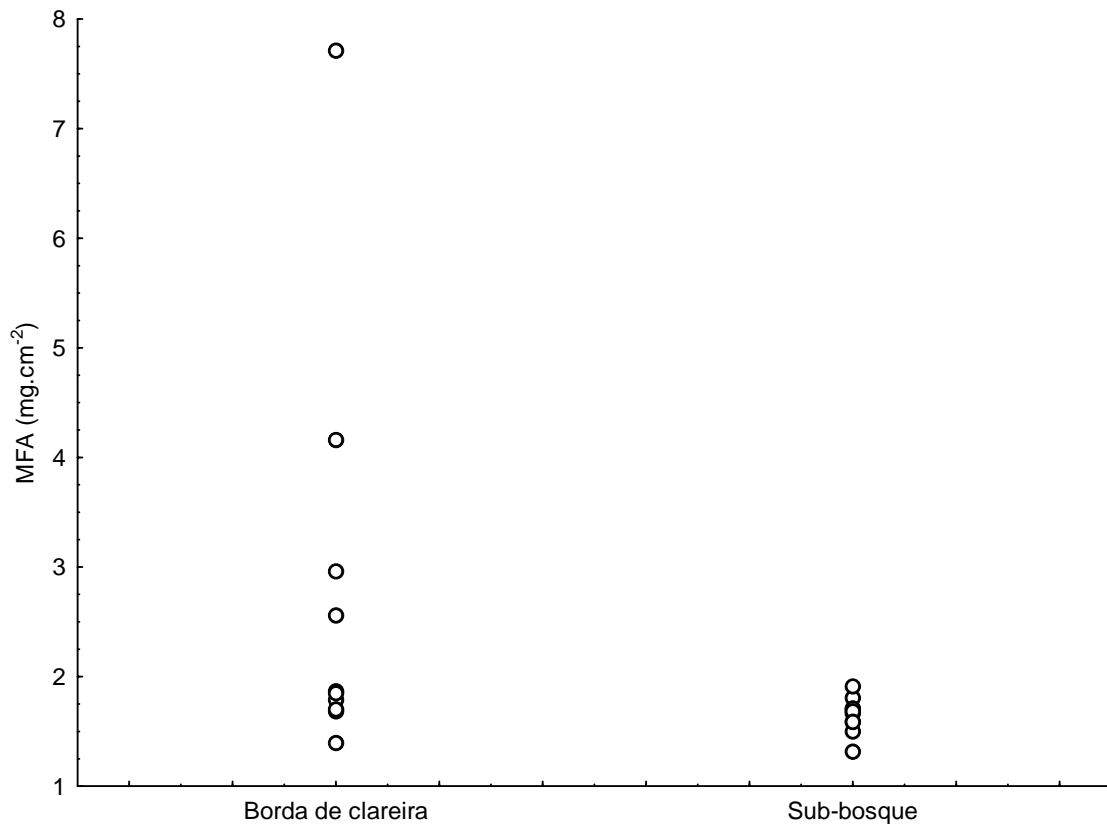


Figura 1. Massa foliar por área (MFA) de indivíduos de *Duguetia flagellaris* em borda de clareira e sub-bosque.

Discussão

Os resultados obtidos corroboram a hipótese de que indivíduos de *D. flagellaris* localizados em bordas de clareira têm folhas com maior MFA do que indivíduos localizados no sub-bosque. Isso mostra que a relação entre essa característica foliar e a disponibilidade de luz, já demonstrada para diversas espécies (Valladares *et al.* 2000, Rozendaal *et al.* 2006, Markesteijn *et al.* 2007), também existe para a espécie em estudo.

Essa capacidade de *D. flagellaris* de se aclimatar a ambientes com diferentes condições de iluminação está de acordo com os resultados dos estudos de Popma e colaboradores (1992) e de Sims & Pearcy (1989) que mostraram que algumas espécies de sub-bosque apresentam grande capacidade de aclimação. Essa capacidade pode conferir diversas vantagens, como um melhor desempenho em relação a seus competidores de sub-bosque que não têm a capacidade de alterar o MFA rapidamente quando eventualmente mudam as condições de luz no local onde estão estabelecidos. Isso pode possibilitar que indivíduos de *D. flagellaris* se desenvolvam melhor, ou

umentem o grau de competição, onde antes não se mostravam tão efetivos devido à presença de espécies competidoras mais eficientes. Essa vantagem competitiva pode ser o resultado de diferentes mecanismos que atuam nas folhas, como a menor susceptibilidade ao estresse luminoso e a menor palatabilidade e/ou consumo das folhas com alto MFA por herbívoros, pois estas folhas apresentam uma alta proporção de compostos estruturais. Em condições de forte luminosidade, plantas de sub-bosque que não têm essa plasticidade e sofrem danos fisiológicos em suas folhas, como fotoinibição da fotossíntese e necrose de tecidos, ficam em desvantagem e podem até morrer.

Outra vantagem que essa plasticidade confere aos indivíduos de *D. flagellaris* é a capacidade de sobreviver durante todo o processo de sucessão florestal que se estabelece a partir do momento de formação da abertura no dossel, até que sejam sombreados pelas espécies pioneiras de crescimento rápido. Isso possibilita que eles cresçam durante todo esse período e tenham grande vantagem competitiva em relação aos indivíduos das outras espécies de sub-bosque que começarão

a germinar quando a condição de sombreamento se restabelecer.

A pequena variação observada nos valores de MFA entre os indivíduos do sub-bosque era esperada, uma vez que esse ambiente apresenta condições de luminosidade relativamente constantes. A grande variação nos valores desse atributo foliar entre os indivíduos de borda de clareira, por sua vez, pode ser explicada pela maior heterogeneidade nas condições de luminosidade desses ambientes em relação ao ambiente de sub-bosque. A capacidade de mudar o MFA para se aclimatar a diferentes regimes de luz pode ser uma característica que foi selecionada ao longo do tempo evolutivo por aumentar as chances de sobrevivência e reprodução da espécie. A grande abundância dessa espécie no sub-bosque e nas bordas de florestas tropicais pode ser em parte o resultado dessa característica.

Agradecimentos

Agradeço ao Zé Luís pelas idéias, pela revisão desse manuscrito e pelo companheirismo, ao Júnior por me ensinar a identificar a espécie que estudei e por dar uma força pra galera em geral, à Flávia pelo auxílio na

tabulação dos dados desse projeto, pela revisão desse manuscrito e pela amizade e companheirismo, ao Paulinho pelas aulas de estatística, pelo esforço pro curso ser um sucesso e por fazer a gente dar risada nos momentos em que isso era pouco provável, ao Guiga e ao Marcel pelas proveitosas divagações argumentativas sobre esse projeto e pela amizade, ao Pacífico pelo apoio logístico na hora que o PC pifou, ao Jochen pela amizade, por animar as festas e por nos mostrar um pouco do seu amor pela Amazônia, ao Jansen por nos ensinar coisas muito interessantes sobre alguns peixes amazônicos, ao Rafael pela amizade e por emprestar a câmera pra eu poder registrar as belezas desse lugar, ao Jochen, ao Jansen e ao Rafael em conjunto, pela aula de ecologia mais deliciosa que eu já tive, a bordo das voadeiras na floresta inundada da várzea, ao Glauco, pela amizade e companheirismo e pelas aulas de redação científica e método científico, ao Gonçalo, pelas interessantes palestras e por incentivar nosso senso crítico, à Mariana, pela amizade e companheirismo, ao Fabrício, por ser tão gente fina e pela dedicação na monitoria do curso, à Lelê, pela dedicação na monitoria do curso e

atenção com a gente, à Dona Eduarda, ao Eduardo, ao Machu Picchu e a todo o pessoal do INPA e do barco, que se dedicaram para tornar a nossa estadia em Manaus bem mais agradável, ao Tico pela amizade e gentefinagem, à Cíntia, pela amizade e por nos levar pra ver os passarinhos da floresta, ao Erich (Pira), pela amizade, pela dedicação na correção do relatório do Km 41 e pela palestra sobre quiróptero-filia, ao Adalberto, ao Mário, à Aline, à Sammya, ao Mike, ao Elder, ao Marcelo, à Ângela, ao Fêfo e ao André pelas palestras, correções de relatórios e demais contribuições que enriqueceram o curso e o nosso aprendizado, ao André também por trazer um violão lá pro vigésimo quarto dia do curso (faz falta viu!), ao meu(a) anjo(a), pelo short que me deu, contribuindo para o bem estar da nação, a toda a galera, Musgo, Paulinha, Mari, Tico, Papito, Liana, Zezinho, Paty Selvagem, Lílian (Ridícula), Cláudinha, Marcel (BB), Guiga (Bunitão), Toshiro Jolie, Karine, Passivo, Carol, Marrienta, Felipe e Diogo (Take On Me), pela amizade e pelos bons momentos que fizeram desse mês na Amazônia uma experiência inesquecível, e à Natureza, por ser tão maravilhosa!

Referências

- Bongers F. & J. Popma. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette*, 151:354–65.
- Caldwell, M.M., H.P. Meister, J.D. Tehunen & O.L. Lange. 1986. Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees*, 1:25–41.
- Chazdon, R.L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia*, 92:586–595.
- Evans, J.R. & H. Poorter. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24:755–767.
- Gómez-Aparício, L., F. Valladares & R. Zamora. 2006. Differential

- light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology*, 26:947-958.
- Kapos, V., E. Wandelli, J.L. Camargo & G. Ganade. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia, pp. 33-44. In: Tropical forest remnants (W.F. Laurance & R.O. Bierregaard Jr., eds.). Chicago: The University of Chicago Press.
- Lambers, H., F.S. Chapin III & T.L. Pons. 2008. Plant Physiological Ecology. New York: Springer.
- Markesteijn, L., L. Poorter & F. Bongers. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany*, 94:515-525.
- Miyaji, K.I., W.S. Dasilva, P.D. Alvim. 1997. Longevity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in relation to position within the canopy and time of emergence. *New Phytologist*, 135:445-54.
- Popma, J., F. Bongers & M.J.A. Werger. 1992. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos*, 63:207-214.
- Pugnaire, F.I. & F. Valladares. 2007. Functional Plant Ecology, New York: CRC Press.
- Quero, J.L., R. Villar, T. Marañón & R. Zamora. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, 170:819-834.
- Ribeiro, J.E.L.S., M.J.G. Hopkins, A.Vicentini, C.A. Sothers, M.A.S. Costa, J.M. Brito, M.A.D. Souza, L.H. Martins, L. Lohmann, P.A.C.L. Assunção, E.C. Pereira, C.F. Silva, M.R. Mesquita & L.C. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central. Manaus: INPA.
- Rozendaal, D.M.A., V.H. Hurtado & L. Poorter. 2006. Plasticity in

- leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20:207-216.
- Sanchez -Gómez, D., F. Valladares & M.A. Zavala. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, 170:795–806.
- Sims, D.A. & R.W. Pearcy. 1989. Photosynthetic characteristics of a tropical forest understorey herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta*, grown in contrasting light environments. *Oecologia*, 79:53–39.
- Valladares, F., S.J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima & R.W. Pearcy. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 81:1925-1936.
- Westoby, M., D.S. Falster, A.T. Moles, P.A. Vesik & I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:125-159.
- Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J.H.C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B.B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J.J. Midgley, M.L. Navas, U. lo Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V.I. Pyankov, C. Roumet, S.C. Thomas, M.G. Tjoelker, E.J. Veneklaas & R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821-827.