

NIDIA MARA MARCHIORI

**ASPECTOS FUNCIONAIS DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSE MONTANA, PESM:
ESTRUTURA, BIOMASSA AÉREA, USO DE NITROGÊNIO E FOTOSSÍNTESE.**

CAMPINAS

2012

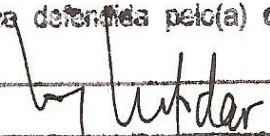


UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Instituto de Biologia

NÍDIA MARA MARCHIORI

ASPECTOS FUNCIONAIS DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSE MONTANA,
PESM: ESTRUTURA, BIOMASSA AÉREA, USO DE NITROGÊNIO E
FOTOSSÍNTESE

Este exemplar corresponde à redação final
da obra defendida pelo(a) candidato (a)

e aprovada pela Comissão Julgadora.

*Dissertação de Mestrado apresentada ao
Instituto de Biologia para obtenção do
Título de Mestra em Biologia Vegetal*

Orientador: Dr. Marcos Pereira Marinho Aida

CAMPINAS

2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

M332a Marchiori, Nidia Mara, 1986-
Aspectos funcionais da floresta ombrófila densa
montana, PESM: estrutura, biomassa aérea, uso de
nitrogênio e fotossíntese / Nidia Mara Marchiori. –
Campinas, SP: [s.n.], 2012.

Orientador: Marcos Pereira Marinho Aidar.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Temperatura. 2. Nitrato redutases. 3. Floresta
ombrófila densa montana. 4. Albedo. 5.
Comunidades vegetais. I. Aidar, Marcos Pereira
Marinho. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Functional aspects of montane ombrophilous dense forest, PESM:
structure, biomass, use of nitrogen and photosynthesis

Palavras-chave em Inglês:

Temperature

Nitrate reductases

Atlantic ombrophilous dense montane

Albedo

Plant communities

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Mestra em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Marcos Pereira Marinho Aidar [Orientador]

Paulo Mazzafera

Tomas Ferreira Domingues

Data da defesa: 29-11-2012

Programa de Pós Graduação: Biologia Vegetal

Campinas, 29 de Novembro de 2012

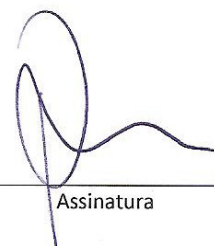
BANCA EXAMINADORA

Dr. Marcos Pereira Marinho Aida



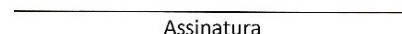
Assinatura

Prof. Dr. Paulo Mazzafera



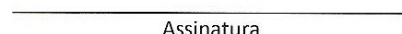
Assinatura

Prof. Dr. Humberto Ribeiro da Rocha



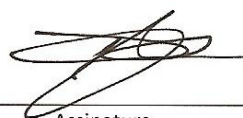
Assinatura

Profa. Dra. Claudia Regina Baptista Haddad



Assinatura

Dr. Tomas Ferreira Domingues



Assinatura

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a Deus por sempre iluminar e guiar meu caminho, me dar forças e conspirar para que boas coisas e pessoas fizessem parte dele.

Agradeço a todos da minha família, os quais são a minha maior inspiração e paixão. Ao meu pai herói pelo apoio, amor, exemplo e educação. À minha mãe doce e guerreira, que permaneceu firme diante de tantos problemas e esteve continuamente ao meu lado, me orientando com sua experiência, bondade e amor. Aos meus irmãos, Fabio e Lia, pelo exemplo e amizade. As minhas sobrinhas lindinhas e “atrasos de vida”, Lavínia e Larissa. Amo vocês!! Obrigada por acreditarem em mim e me apoiarem!

Ao meu Caio Nini, pela paciência, companheirismo, amor com essa “mulher de fases” e por tornar minha vida tão completa e perfeita. Obrigada por me ensinar que o melhor é viver um dia de cada vez! Eu te amo!

Obrigada aos meus amigos que surgiram no campo e vão para a vida: Ewerton Manarin (conselhos, desabafos e presença), Giampiero Bini Cano (risadas e caroninhas), Leila Vergal Rostirola (minha amiga de infância mais recente), Janaína Silva (por me obrigar a comer, pela ajuda no laboratório e paciência), Fernanda Cassemiro (sempre disposta e “do bem”), Ivan Munhoz (grande educador e batalhador), Filipe Pikart (mestre na arte de ler pensamentos), Raquel Marra (mulher maravilhosa), Rita de Cássia (exemplo de alegria e taxonomia), Helber Freitas (pelos bons conselhos), Renato Bellinelo - Pé (ajudas no campo e amizade), Eduardo - Duda, Sabrina Latansio, Marjorie Tochini, Marcus Vinícius, Fernanda Luccas e todos que estiveram presentes nessa fase!

Aos amigos de ontem, hoje e sempre: Nathalia e Renata Marchiori (primas mais que queridas), Thaís Goulart, Hudson Baêta, Manuela Cunha, Rosângela Motta, Alessandra Fidelis, Jussara e Maura Travaglia, galera 05/2, Ana Letícia Godoy e colegas do alojamento do IBT. Valeu pela amizade, risadas, conselhos e por tornar a vida mais leve! Ao meu amigo Hud, um agradecimento especial pela presença mesmo que distante e pela ajuda com a estatística! À Alessandra Fidelis, eterno anjo da guarda! Amigos, citando Jorge Amado “quem tem amigo, tem tudo!!” Obrigada!

Também aos colegas do Laboratório de Taxonomia Vegetal da Unicamp pela ajuda com a identificação das plantas: Milena Ventrichi, Gustavo, Marcela Firens (Rubiaceae), Padre (Lauraceae), Leonardo (Myrtaceae), João Aranha (Symplocaceae), Tuane (Myrtaceae), Marcelinho (Asteraceae), Máira Pardgurschi, Larissa Pereira, Edson Junior e Cinthia Silva. Um agradecimento especial para o Msc. Jorge Tamashiro por ter despertado em mim o interesse na Taxonomia Vegetal e ser um grande exemplo de profissional, com grande conhecimento, muita humildade e simpatia.

Agradeço ao meu orientador Marcos Pereira Marinho Aïdar por confiar em mim, pelos ensinamentos e por me mostrar que sou capaz de “coordenar”! Obrigada também aos membros da banca de qualificação (Dr. Paulo Mazzafera, Dr. Lasdavaĸ Sodeĸ e Dra. Catarina Nievola), pré-banca (Dr. Lasdavaĸ Sodeĸ, Dra. Catarina Nievola e Dr. Tomas Domingues) e banca da defesa (Dr. Paulo Mazzafera e Dr. Humberto Ribeiro da Rocha) pela participação, considerações e enriquecimento do trabalho. Agradeço ao Dr. Humberto Ribeiro da Rocha pela confiança, amizade, ajuda, ensinamentos e financiamento.

Agradeço às agências financiadoras Fapesp e Capes. À pós-graduação em Biologia Vegetal e todos os funcionários. A todos do Núcleo Santa Virgínia pela amizade, especialmente ao Wagner Toledo, cuja ajuda foi essencial.

Enfim, agradeço a todos que possibilitaram a realização deste trabalho de forma direta ou indireta.

(...)

Obrigada!!

“Se fosse possível classificar os seres por categorias, seria certamente com base nesses desejos profundos que os conduzem para esta ou aquela atividade que exercem durante toda a vida. (...)”

“A unicidade do ‘eu’ se esconde exatamente no que o ser humano tem de inimaginável. (...) O ‘eu’ individual é o que se distingue do geral, portanto o que não se deixa adivinhar nem calcular antecipadamente (...)”

A insustentável leveza do ser – Milan Kundera

SUMÁRIO

Índice de figuras.....	6
Índice de tabelas.....	10
Resumo geral.....	12
Abstract.....	13
Introdução Geral.....	15
Considerações iniciais.....	15
Objetivos.....	16
Material e métodos.....	17
Área de estudo.....	17
Organização do trabalho.....	18
Referências bibliográficas.....	21
Capítulo 1: FITOSSOCIOLOGIA, ESTRUTURA E BIOMASSA AÉREA DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSE MONTANA, NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, Parque Estadual da Serra do Mar, PESM.....	23
Resumo.....	23
Introdução.....	23
Objetivo.....	27
Material e métodos.....	27
Área de estudo.....	27
Amostragem da vegetação.....	27
Estimativas da biomassa da vegetação.....	28
Análise dos dados.....	29
Resultados e discussão.....	30
Conclusão.....	49
Referências bibliográficas.....	50
Capítulo 2: ECOFISIOLOGIA DO USO DE NITROGÊNIO EM FLORESTA OMBRÓFILA DENSE MONTANA SECUNDÁRIA.....	59
Resumo.....	59
Introdução.....	59
Objetivo.....	64
Material e métodos.....	65
Área de estudo.....	65
Seleção e categorização sucessional ecológica das espécies.....	65
Condições climáticas: temperatura e precipitação.....	66
Análise da disponibilidade de nitrogênio mineral <i>in situ</i>	66
Atividade da enzima nitrato redutase (NR) <i>in vivo</i>	68
Conteúdo de nitrato foliar.....	68
Coleta e análise de fluido do xilema.....	69
Análise dos dados.....	70
Resultados.....	70
Características do solo e a disponibilidade de nitrogênio mineral.....	70
Caracterização das estratégias do uso de nitrogênio pelas espécies arbóreas selecionadas.....	71
Discussão.....	79
Conclusão.....	84
Referências bibliográficas.....	85

Capítulo 3: AVALIAÇÃO DA INTERAÇÃO BIOSFERA-ATMOSFERA: UM ESTUDO BASEADO EM PARÂMETROS FOLIARES	93
Resumo.....	93
Introdução.....	93
Objetivo.....	98
Material e métodos.....	98
Área de estudo e determinação dos indivíduos amostrados.....	98
Extração e determinação de pigmentos e nitrogênio.....	99
Fluorescência da clorofila a.....	100
Análise dos dados.....	101
Resultados.....	101
Discussão.....	106
Conclusão.....	110
Referências bibliográficas.....	110
Conclusão Final	116
Referências bibliográficas.....	118

Índice de Figuras

- Figura 1. Localização do Núcleo Santa Virgínia e da Microbacia do Ribeirão Casa de Pedra, Parque Estadual da Serra do Mar. Em (A), localização do Núcleo Santa Virgínia (Modificado de Tabarelli & Mantovani 1999), em (B) mapeamento fitofisionômico da microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra (Medeiros 2009) com a respectiva legenda. O ponto em vermelho indica a localização da torre micrometeorológica localizada na fisionomia mais abundante da área na porção sul da microbacia (23° 17' a 23° 24' S e 45° 03' a 45° 11' W)..... 19
- Figura 2. Torre micrometeorológica (TEC) com 60m de altura instalada em novembro de 2007 na microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra, Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar – SP. Foto: Freitas, H.....19
- Figura 3. Precipitação acumulada (mm) e temperatura do ar (°C) mensal dos anos de 2011 e 2012 na microbacia do Ribeirão Casa de Pedra, Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar - SP. Barras cinzas indicam dados de precipitação e linha preta dados de temperatura do ar. Fonte: Laboratório de Clima e Biosfera – Departamento de Ciências Atmosféricas, IAG/USP.....20
- Figura 4. – Esquema da interrelação entre os diferentes capítulos e assuntos abordados na área de estudo da Floresta Ombrófila Densa Montana, Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar.....20
- Figura 5. Porcentagem da distribuição dos indivíduos por classes de diâmetro na amostragem. Os valores acima das barras correspondem à porcentagem total de indivíduos para o componente referido.....43
- Figura 6. Distribuição dos indivíduos pelas classes de altura presentes na fisionomia estudada no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar – SP.....45

Figura 7. Distribuição dos indivíduos e das espécies em suas respectivas estratégias de regeneração. (A) Distribuição das espécies amostradas em suas categorias sucessionais; (B) Distribuição dos indivíduos amostrados nas categorias sucessionais. Nc – não caracterizada; Pi – pioneiras; Si - secundárias iniciais e St – secundárias tardias.....46

Figura 8. Distribuição percentual da biomassa nas respectivas classes de diâmetro.....48

Figura 9. Esquema da rota assimilatório de nitrogênio nas raízes (b) e folhas (a) de plantas. Sendo, NO_3^- : nitrato; NO_2^- : nitrito; NH_4^+ : amônio; GLN: glutamina; GLU: glutamato; RN: redutase do nitrato; RNi: redutase do nitrito; GS: sintetase da glutamina; GOGAT: sintase do glutamato e T: transportador (Bredemeier & Mundstock, 2000).....63

Figura 10. Diagrama conceitual indicando as diferentes estratégias de uso de nitrogênio pelas plantas ao longo da sucessão florestal (Aidar *et al.*, 2003). $\delta^{15}\text{N}$ foliar (‰); conteúdo de N na seiva do xilema ($\mu\text{mol mL}^{-1}$); atividade da enzima nitrato redutase – ANR ($\text{pkat g}^{-1}\text{MF}$); conteúdo de N foliar (%); conteúdo de NO_3^- na seiva do xilema (%); NO_3^- - nitrato; Asn - asparagina; Arg- arginina; Gln - glutamina; outros - outros aminoácidos. Sucessão Inicial – 15 anos de regeneração; sucessão média – 25 anos e sucessão tardia – +36 anos de regeneração após abandono.....65

Figura 11. Variação pluviométrica e térmica semanal nas duas estações amostradas. Em (A) Dados de precipitação acumulada (mm) e temperatura média ($^{\circ}\text{C}$) durante o período de 11 de junho a 30 de julho de 2011. Em (B) Dados de precipitação (mm) e temperatura média ($^{\circ}\text{C}$) durante o período de 21 de dezembro a 10 de fevereiro de 2012. Barras pretas indicam dados de precipitação acumulada e as linhas indicam a temperatura média. Dados em destaque representam as semanas de coleta de dados. Fonte: LCB- IAG/USP.....67

Figura 12. Conteúdo de nitrogênio inorgânico *in situ* no conteúdo edáfico avaliado através de resina de troca iônica mista no inverno e verão. Letras maiúsculas indicam comparações entre variáveis de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.....71

Figura 13. Atividade da enzima nitrato redutase potencial (Trat. 1) em Floresta Ombrófila Densa Montana nas quatro categorias sucessionais e duas estações do ano. ANR - atividade da enzima redutase de nitrato potencial média ($\mu\text{kat.g PF}^{-1}$), Pi – pioneira, Si – Secundária inicial, St – Secundária tardia e Nc – Não caracterizada. Letras maiúsculas indicam comparações entre variáveis de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.....72

Figura 14. Atividade da enzima nitrato redutase real (Trat. 2) em Floresta Ombrófila Densa Montana nas quatro estratégias de regeneração e nas estações do ano avaliadas. ANR - atividade da enzima redutase de nitrato real média ($\mu\text{kat.g MF}^{-1}$), Pi – pioneira, Si – Secundária inicial, St – Secundária tardia e Nc – Não caracterizada. Letras maiúsculas indicam comparações entre categorias de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.....73

Figura 15. Conteúdo de nitrato foliar ($\mu\text{mol.g MF}^{-1}$) por grupos ecológicos (Pioneira - Pi, Secundária inicial - Si, Secundária tardia - St e não caracterizada - Nc) no verão e inverno. Letras maiúsculas indicam comparações entre categorias de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.....73

Figura 16. Conteúdo de nitrato na seiva do xilema ($\mu\text{mol.mL}^{-1}$) por estratégias de regeneração (Pioneira -Pi, Secundária inicial - Si, Secundária tardia - St e Não caracterizada - Nc) no verão e inverno. Letras maiúsculas indicam comparações entre variáveis de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.....74

Figura 17. Proporção de aminoácidos de baixo peso molecular presentes da seiva do xilema (%N) nos indivíduos pertencentes a diferentes categorias sucessionais em duas estações do ano. Dentre as categorias sucessionais: St – Secundária tardia; Si – Secundária inicial; Pi – Pioneira; Nc – Não caracterizada e Aminoácidos: ASP – Aspartato; GLU – Glutamato; ASN – Asparagina; GLN – Glutamina; ARG – Arginina; NH_3 – Amônia.....77

Figura 18 – Transferência de energia através da clorofila para o transporte de elétrons nos fotossistemas (fotoquímica) e dissipações não-fotoquímicas (calor e fluorescência). Em (A) sistema adaptado ao escuro, com maior eficiência fotoquímica e pequena dissipação não fotoquímica; (B) sistema com deficiência na transferência de energia para o transporte de elétrons com menor eficiência fotoquímica e maior dissipação não-fotoquímica.....95

Figura 19. Esquema simplificado do processo fotossintético. Manual de instruções. Qubit System (Canadá).....96

Figura 20. Valores médios mensais de albedo solar e RFA. RFA – Albedo da radiação fotossinteticamente ativa; Ki – albedo da radiação solar. Fonte: Freitas (2012) e Departamento de Ciências Atmosféricas, LCB - IAG/USP.....97

Figura 21. Concentração média dos pigmentos presentes nos indivíduos amostrados no inverno e verão. Chl *a* – clorofila *a* (mg.g⁻¹); Chl *b* – clorofila *b* (mg.g⁻¹); Car+Xan – carotenóides e xantofilas (mg.g⁻¹). Barras pretas são valores encontrados no inverno e barras cinzas no verão. Letras maiúsculas indicam comparações entre pigmentos e letras minúsculas comparações entre inverno e verão.....104

Figura 22. Conteúdo de N por área foliar nas duas estações avaliadas. Letras diferentes indicam diferença estatística significativa entre inverno e verão.....105

Figura 23. Taxa média de transporte de elétrons (TTE - $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) na área amostrada em duas estações do ano, inverno e verão.....105

Figura 24. Taxa de transporte de elétrons (TTE - $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em todos os indivíduos amostrados na área. Barras claras são referentes à valores de TTE coletados no verão e barras escuras no inverno.....106

Índice de tabelas

Tabela 1. Relação das famílias e espécies arbóreas amostradas em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. Categoria Sucessional – Categ. Sucessional; PI – Pioneira, SI – Secundária inicial, ST– Secundária tardia e NC – Não caracterizada.....30

Tabela 2. Parâmetros fitossociológicos das espécies amostradas em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana - Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. NInd – Número de indivíduos, NAm – Número de unidades amostrais (número de subparcelas com a referida espécie), RelDe – Densidade relativa, RelFr – Frequência relativa, RelDo – Dominância relativa, VI – Valor de importância e IVC – Índice do valor de cobertura.....36

Tabela 3. Variáveis de uso de nitrogênio pelas diferentes categorias sucessionais no inverno e verão na Floresta Ombrófila Densa Montana. NRA_{pot} (pkat.g⁻¹PF) – atividade da nitrato redutase potencial, NO_3^- - nitrato foliar ($\mu\text{mol.g.PF}^{-1}$) e encontrado na seiva do xilema ($\mu\text{mol.ml}^{-1}$) e seus respectivos desvios padrões (DP). Os aminoácidos estão apresentados em proporção (mesmos dados da Figura 16), com ASP – aspartato, GLU – glutamato, ASN – asparagina, GLN – glutamina, ARG – arginina, NH₃ – amônia. Cat. Suc. – Categoria sucessional: Pi= pioneira, Si= secundária inicial, St= secundária tardia e Nc= não caracterizada. Est.=Estação: Inv – Inverno e Ver – Verão.....77

Tabela 4. Espécies amostradas e seus respectivos grupos sucessionais e estratégias de uso de nitrogênio. Médias ANR potencial (pKat gPF⁻¹): atividade da enzima redutase em solução tampão com nitrato(Trat. 1); ANR real (pKat gMF⁻¹): ensaio da enzima com tampão sem nitrato (Trat. 2); NO_3^-X : conteúdo de nitrato no xilema ($\mu\text{mol.ml}^{-1}$) e na folha (F- $\mu\text{mol.gMF}^{-1}$); proporção aminoácidos na seiva do xilema (%N)ASP: aspartato; GLU: glutamato; ASN: asparagina; GLN: glutamina; ARG: arginina; Outros e Aas total($\mu\text{mol.ml}^{-1}$): concentração total de aminoácidos na seiva do xilema. N: números de indivíduos amostrados; Cat. Suc. – Categoria sucessional: Nc: não

caracterizada; Pi: pioneira; Si: secundária inicial e St: secundária tardia. Valores (-) indicam não mensurados ou insuficientes para quantificação.....78

Tabela 5. Quantidade de pigmentos foliares (mg.g^{-1}), área foliar específica (cm^2g^{-1}) e taxa de transporte de elétrons ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de indivíduos de dossel na microbacia Ribeirão Casa de Pedra. Ind.- Indivíduos; Est.- Estação; Inv. – Inverno; Ver – Verão; Chl *a* – Clorofila *a*; Chl *b* – Clorofila *b*; Xan+Car – Xantofilas e carotenóides; Chl *a*/ Chl *b* – razão clorofila *a* e *b*; AFE – Área foliar específica; TTE – taxa de transporte de elétrons.....103

RESUMO GERAL

(ASPECTOS FUNCIONAIS DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSE MONTANA, PESM: ESTRUTURA, BIOMASSA AÉREA, USO DE NITROGÊNIO E FOTOSSÍNTESE). O

Nitrogênio é um nutriente essencial para o crescimento das plantas e produtividade de um ecossistema, visto sua ação como limitante para a fotossíntese ou relação com a reflectância da luz (albedo). Além disso, detém importância ecológica por ser uma ferramenta para a categorização de espécies em classes sucessionais baseado na utilização de suas formas disponíveis. Dessa forma, a compreensão da fisiologia do uso de N é essencial, especialmente em florestas tropicais, onde existem poucos estudos com essa abordagem. A Mata Atlântica (MA) é originalmente a segunda maior floresta tropical do continente americano, contudo grande parte de sua área e biodiversidade foi perdida e atualmente essa Floresta é definida como um “hotspot” para conservação da biodiversidade. O conhecimento e entendimento da estrutura e do funcionamento de ecossistemas complexos como os que compõem a MA é de suma importância para a discussão de temas atuais como o balanço de carbono global, nutrição vegetal e mudanças climáticas. Dentre os principais objetivos foram: a caracterização fitossociológica e estrutural de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM), elucidar as estratégias de utilização de nitrogênio pelas plantas e avaliar através de parâmetros foliares, as respostas das plantas frente à mudança da estação do ano e a sazonalidade intrínseca. A área de coleta estava localizada na microbacia Ribeirão Casa de Pedra, Núcleo Santa Virgínia/Parque Estadual da Serra do Mar- São Luiz do Paraitinga, SP. Quanto à estrutura e composição do trecho de FODM estudado pode-se verificar uma floresta em estágio secundário inicial de regeneração avançando para uma condição mais tardia, sendo essa definição baseada tanto no histórico de utilização da área, quanto na composição de espécies e fisiologia do uso de nitrogênio. Assim, os resultados indicaram que em FODM há intensa diversidade biológica e diversidade funcional. Importante ressaltar também que esse projeto de mestrado foi parte integrante do Projeto Temático “Carbon tracker and water availability: controls of land use and climate changes” (Clima – FAPESP 08/58120-3; período de 2009–2013; coordenação Humberto Ribeiro da Rocha), cujo objetivo principal foi a quantificação à longo prazo da dinâmica dos fluxos de água, energia e CO₂ em Biomas de Cerrado e Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

Palavras-chave: temperatura; enzima nitrato redutase; TTE; albedo; fitossociologia.

ABSTRACT

(FUNCTIONAL ASPECTS OF MONTANE OMBROPHILOUS DENSE ATLANTIC FOREST, PESM: STRUCTURE, BIOMASS, USE OF NITROGEN AND PHOTOSYNTHESIS). Nitrogen is an essential nutrient for plant growth and ecosystem productivity, either by limiting photosynthesis or related to the light reflectance (albedo). In addition, N has an ecological importance because it can be a tool for the categorization of species in ecological succession and functional types based on the use of its available forms. Thus, understanding the physiology of N use is essential, especially in tropical forests, where despite the impending increase of this element as a result of intensive fertilization or atmospheric deposition there are few studies using this approach. The Atlantic Forest (AF) is originally the second largest rainforest at the America continent, but much of its area and biodiversity has been lost and now the forest is defined as a "hotspot" for biodiversity conservation. The knowledge and understanding of the structure and functioning of complex ecosystems such as those that comprise the AF is of paramount importance for the discussion of current issues as the global carbon balance, plant nutrition and climate change. The main aims were: phytosociological and structural characterization of the tree component in a Montane Tropical Rainforest, understand the strategies of nitrogen use by plants and assess through leaf parameters, the response of plants to the change of season and intrinsic seasonality. The study area of the three chapters that follow are inserted in the watershed *Ribeirão Casa de Pedra, Núcleo Santa Virginia Parque Estadual da Serra do Mar*, located in São Luiz do Paraitinga-SP. The results indicated that Montane Tropical Rainforest was in initial secondary stage of regeneration evolving to a climax condition, based on the past human disturbance in the area, species composition and physiology of N use. Also indicated that this forest has many species and functional diversity. It is also important to note that this Master's project is part of the Thematic Project "Carbon tracker and water availability: controls of land use and climate changes" (Climate - FAPESP 08/58120-3; period 2009-2013; coordinated by Humberto Ribeiro da Rocha), whose main objective is to quantify the long-term dynamics of fluxes of water, CO₂, energy at Cerrado and Atlantic Forest biomes in southeastern Brazil.

Keywords: Temperature; nitrate reductase enzyme; ETR; albedo; phytosociology.

INTRODUÇÃO GERAL

I. Considerações gerais

O Domínio Mata Atlântica (MA) ou Mata Atlântica *sensu lato* (s.l.) é a segunda maior floresta tropical do continente americano. Originalmente, essa floresta ocupava uma área de cerca de 1,3 milhões km² do território nacional e se estendia ao longo da costa brasileira até o Rio Grande do Sul, leste do Paraguai e nordeste da Argentina com projeções para o interior do país (Galindo-Leal & Câmara, 2003; Tabarelli *et al.*, 2005). MA é caracterizado por florestas ombrófilas (Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Ombrófila Aberta) e estacionais (Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Estacional Decídua), além de outras tipologias vegetacionais como manguezais, restingas, campos de altitude, brejos interioranos e encraves florestais do Nordeste (Veloso *et al.*, 1991; Joly *et al.*, 1999; Oliveira-Filho & Fontes 2000; Galindo-Leal & Câmara, 2003).

A grande extensão longitudinal (da costa ao interior), latitudinal (ca. 27 graus) e decorrente variação pluviométrica e térmica permitem, juntamente com o fator altitude (do nível do mar até ca. 2.700 m alt.) e antiguidade das diversas formações vegetais, uma ampla diversidade biológica e alto endemismo (Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Ribeiro *et al.*, 2009). Contudo, esses atributos não impediram que houvesse um intenso desmatamento e destruição de sua área original, restringindo sua extensão a aproximadamente 13% da área original (Oliveira-Filho & Fontes, 2000), destacando esse Bioma como um dos 25 “hotspots” mundiais importantes para a conservação da biodiversidade (Myers *et al.*, 2000).

O desmatamento e perda de habitat na Mata Atlântica foi em grande parte recorrente da urbanização e desenvolvimento econômico e agrícola, além da exploração madeireira e energética, especialmente lenha e carvão (Morellato & Haddad, 2000). Assim, o que restou da MA original foram fragmentos isolados com tamanhos e estádios sucessionais das florestas variados. Apesar da alta urbanização e desenvolvimento do estado de São Paulo, os maiores fragmentos estão localizados nesse estado, bem como a maior Unidade de Conservação, o Parque Estadual da Serra do Mar, com 315.000 ha. Além disso, o Estado de São Paulo deteve a menor taxa de deflorestamento (514ha) do Brasil (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE, 2011) no período de 2008-2010. A região costeira que abriga esse remanescente possui uma alta

declividade do relevo, fato que inviabilizou o desenvolvimento de cidades e atividades agropecuárias (Silva *et al.*, 2007; Ribeiro *et al.*, 2009).

O conhecimento e entendimento da estrutura e do funcionamento de ecossistemas complexos como os que compõem a Mata Atlântica são de suma importância para a discussão de temas atuais e de amplo interesse, como o balanço de carbono global, nutrição vegetal e mudanças climáticas. Estudos indicam que florestas tropicais são ricas em nitrogênio (Martinelli *et al.*, 1999) e a tendência futura é um incremento da disponibilidade desse nutriente fruto da intensa mineralização do solo decorrente das mudanças climáticas e da deposição atmosférica oriunda de atividades humanas, provocando possíveis alterações na comunidade vegetal (Pitcairn *et al.*, 2006). Contudo, apesar da alta vulnerabilidade do bioma MA, os conhecimentos acerca da composição e funcionamento ainda são incipientes, especialmente no que se refere à interação biosfera-atmosfera.

Um maior conhecimento da MA no Estado de São Paulo se deu com o desenvolvimento de três grandes projetos: "Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar" (FAPESP 03/12595-7), sob coordenação do Dr. Carlos Alfredo Joly (IB/UNICAMP); "O balanço de carbono sobre uma floresta de Mata Atlântica com medidas micrometeorológicas e biométricas" (FAPESP 07/57465-4) e "Carbon tracker and water availability: controls of land use and climate changes" (FAPESP 08/58120-3) ambos sob coordenação do Dr. Humberto Ribeiro da Rocha (IAG/USP), sendo esse último ainda vigente até 2013. Um grande avanço alcançado com esses projetos foi a implementação de uma torre micrometeorológica e três torres de fluxo, as quais são importantes pela interconexão de dados com a torre principal, especialmente pela alta declividade do terreno na área de estudo. A torre principal fornece estrutura para equipamentos de medição de fluxos atmosféricos, H₂O, CO₂, energia (térmica ou luminosa) e direção e velocidade do vento.

II. Objetivos

Em vista do exposto acima, o presente trabalho foi desenvolvido na Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM) sob influência da torre micrometeorológica instalada na microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra, Núcleo Santa Virgínia - Parque Estadual da Serra do Mar, e teve como principais objetivos:

- Determinar a estrutura fitossociológica de uma área de 1 ha de FODM no *footprint* da torre micrometeorológica;
- Determinar a biomassa aérea do componente arbóreo na área de estudo;
- Caracterizar as estratégias ecofisiológicas de uso de nitrogênio das principais espécies arbóreas que ocorrem na área de estudo;
- Caracterizar o efeito da sazonalidade climática sobre parâmetros ecofisiológicos foliares buscando relacionar os resultados com os dados climáticos mensurados pelos equipamentos instalados na torre micrometeorológica.

As principais metas do presente trabalho foram corroborar o modelo proposto por Aidar *et al.* (2003) em nova fisionomia de Mata Atlântica e contextualizá-lo no Projeto Temático no qual estava inserido, *apresentando* o componente vegetal para o conhecimento da área e para os estudos com fluxos e estoque de carbono entre atmosfera e biosfera.

III. Material e métodos

Área de estudo

A área de estudo está situada na microbacia Ribeirão da Casa de Pedra – Núcleo Santa Virgínia/ Parque Estadual da Serra do Mar (Figura 1), mais especificamente nos arredores da torre micrometeorológica instalada em 2007 (Figura 2). O Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), legalizado em 1977, é coberto por Floresta Ombrófila Densa e possui uma área de 315.000 ha. Em decorrência de sua grande extensão foi subdividido em 8 núcleos administrativos, dentre eles o Núcleo Santa Virgínia (NSV). Esse núcleo (23°17' - 23°24'S e 45°03' - 45°11'W) possui uma área aproximada de 9.000 ha e abrange os municípios paulistas de São Luiz do Paraitinga, Natividade da Serra, Cunha e Ubatuba (Instituto Florestal, 2010).

As altitudes variam entre 740 e 1.620 m (Instituto Florestal, 2010) e o relevo apresenta-se fortemente escarpado (Tabarelli *et al.*, 1994), com vales e vertentes retilíneas (Villani, 1998). O tipo de solo predominante na região é Cambissolo Háplico Tb Distrófico típico (Martins, 2010), com maior concentração de areia (60%) em relação ao silte (20%) e argila (20%). Além disso, são caracterizados pela presença de solos rasos, antigos geologicamente, bem drenados, baixo pH, alta concentração de fósforo em comparação com cotas altimétricas inferiores e alta saturação de alumínio e óxidos, os quais limitam a atividade microbiana do solo (Martins, 2010). Há acúmulo de matéria orgânica e serapilheira, especialmente folhas, com quantidade média

aproximada de $7,2 \text{ t.ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$ (Casseiro, F. *dados não publicados*) nas camadas superficiais do solo, onde também se concentra a maior reserva nutricional (Martins, 2010). O clima regional pode ser classificado segundo Köppen (1948) como Cwa, com clima tropical temperado, apresentando verões mais chuvosos e quentes do que os meses de inverno. A temperatura média mínima é de $10,6^{\circ}\text{C}$ e a máxima de $26,1^{\circ}\text{C}$ (Martins, 2010). Dados obtidos pelo Laboratório de Clima e Biosfera – IAG/USP nos anos de 2011 e 2012, a temperatura média atingiu máxima de 18°C no verão com maior variação ao longo das semanas e mínima de 13°C no inverno com certa constância (Figura 3).

A vegetação que recobre o NSV é classificada por Veloso *et al.*, (1991) como Floresta Ombrófila Densa Montana. Tabarelli & Mantovani (1999) relataram que em decorrência da ocupação fundiária e passado de exploração madeireira, na década de 60, a floresta atualmente apresenta-se como um mosaico vegetacional apresentando floresta com diferentes estádios sucessionais (primária e secundária), pastagens e plantios de *Eucalyptus spp.* Assim, entender o funcionamento de uma floresta que já sofreu distúrbio é extremamente importante para conservação, manejo e entendimento das trocas gasosas e outros processos ali vigentes, especialmente porque nessa comunidade está localizada a torre micrometeorológica que auxilia relacionar os parâmetros atmosféricos com a biosfera.

IV. Organização do trabalho

Esta dissertação está organizada em três capítulos. O primeiro capítulo trata da caracterização da estrutura fitossociológica do componente arbóreo de uma fisionomia localizada na região da microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra. O segundo capítulo aborda as estratégias de utilização do uso de nitrogênio pelas espécies dominantes na amostragem e o terceiro capítulo visa verificar o efeito da sazonalidade climática caracterizada através dos parâmetros avaliados pela torre micrometeorológica (albedo da radiação fotossinteticamente ativa – RFA e temperatura) sobre os seguintes parâmetros ecofisiológicos foliares: pigmentos fotossintéticos e fluorescência da clorofila *a*, através da taxa de transporte de elétrons e eficiência quântica do fotossistema II. Os capítulos estão conectados em uma abordagem que integra diferentes escalas espaço-temporais, englobando desde estudos ao nível da população e grupos funcionais vegetais, passando pela estrutura da comunidade até o nível da interação biosfera-atmosfera como sugerido no esquema a seguir (Figura 4).

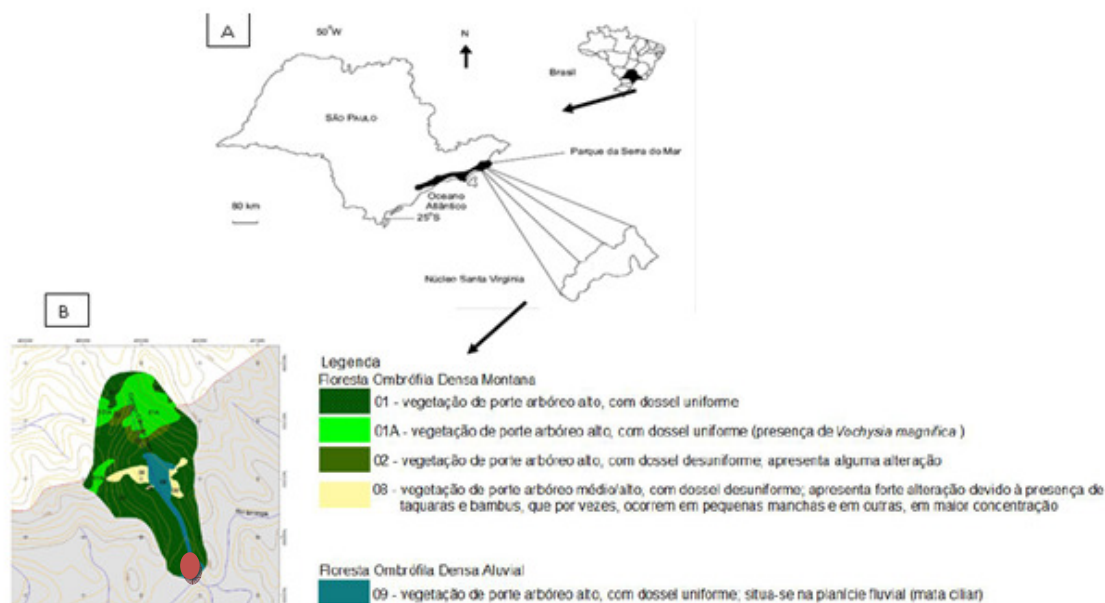


Figura 1: Localização do Núcleo Santa Virgínia e da Microbacia do Ribeirão Casa de Pedra, Parque Estadual da Serra do Mar. Em (A), localização do Núcleo Santa Virgínia (Modificado de Tabarelli & Mantovani 1999), em (B) mapeamento fitofisionômico da microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra (Medeiros 2009) com a respectiva legenda. O ponto em vermelho indica a localização da torre micrometeorológica localizada na fisionomia mais abundante da área na porção sul da microbacia ($23^{\circ} 17'$ a $23^{\circ} 24'$ S e $45^{\circ} 03'$ a $45^{\circ} 11'$ W)



Figura 2: Torre micrometeorológica (TEC) com 60m de altura instalada em novembro de 2007 na microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra, Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar – SP. Foto: Freitas, H.

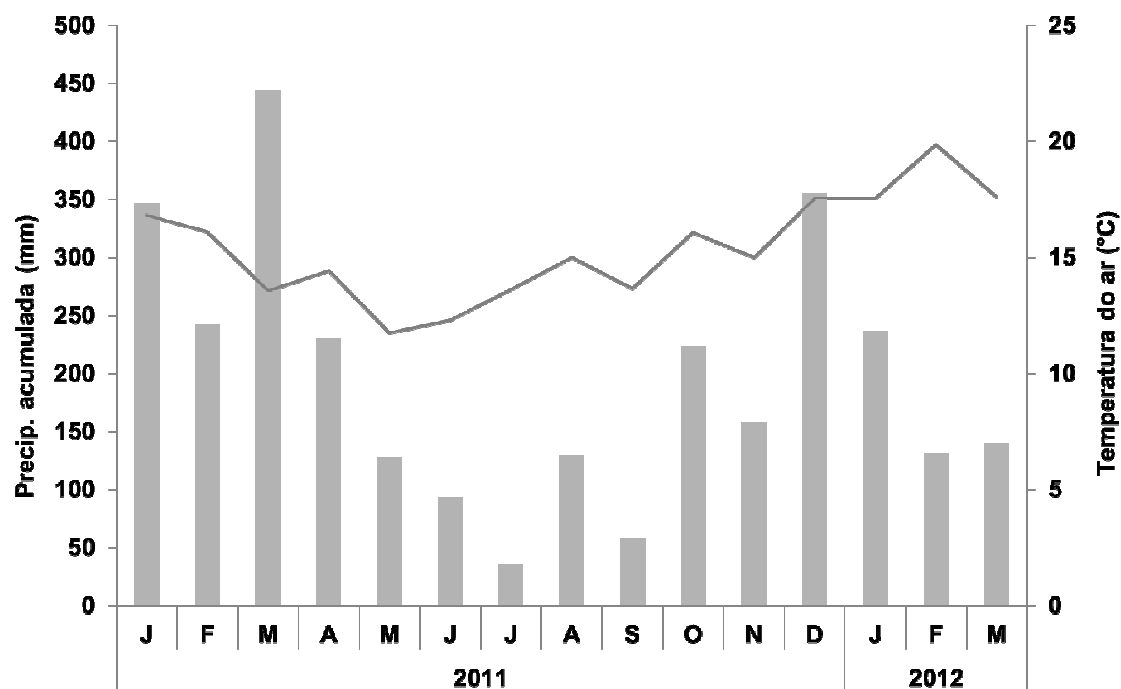


Figura 3. Precipitação acumulada (mm) e temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$) mensal dos anos de 2011 e 2012 na microbacia do Ribeirão Casa de Pedra, Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar - SP. Barras cinzas indicam dados de precipitação e linha preta dados de temperatura do ar. Fonte: Laboratório de Clima e Biosfera, Departamento de Ciências atmosféricas, IAG/USP.

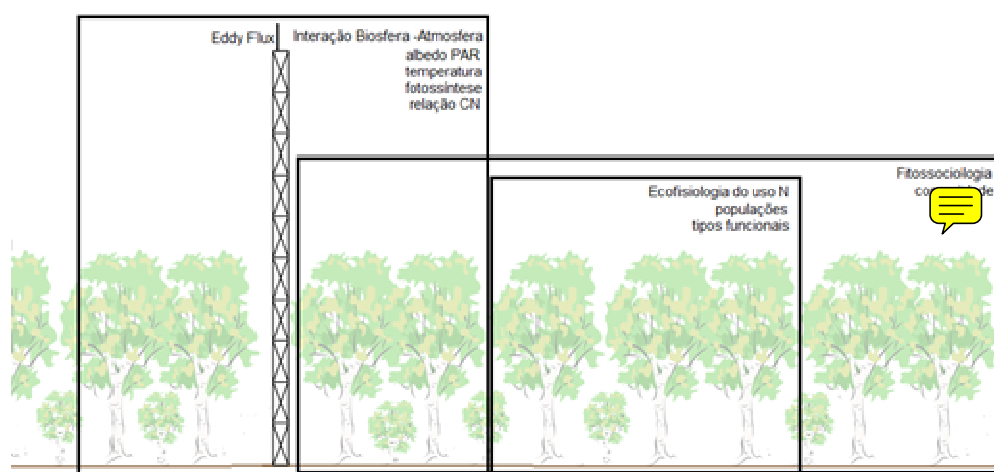


Figura 4. Esquema da interrelação entre os diferentes capítulos e assuntos abordados na área de estudo da Floresta Ombrófila Densa Montana, Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar.

V. Referências bibliográficas

- Fundação S.O.S. Mata Atlântica & INPE. 2011. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica e ecossistemas associados no período de 2008-2010. Fundação SOS Mata Atlântica e INPE, São Paulo.
- Galindo-Leal, C.; Jacobsen, T.R.; Langhammer, P.F. & Olivieri, S. 2003. State of the hotspots: the dynamics of biodiversity loss. *In*: C. Galindo-Leal & I.G. Câmara (eds.). The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. pp. 12-23. Center for Applied Biodiversity Science, Island Press, Washington.
- Instituto Florestal. 2010. Unidades de Conservação do Estado de São Paulo. Disponível em: http://www.iflorestal.sp.gov.br/unidades_conservacao/index.asp. Acesso em 14 jan. 2010.
- Joly, C.A.; Aidar, M.P.M.; Klink, C.A.; Mcgrath, D.G.; Moreira, A.G.; Moutinho, P.; Nepstad, D.C.; Oliveira, A.A.; Pott, A.; Rodal, M.J.N. & Sampaio, E.V.S.B. 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51(5/6): 331-348.
- Köppen, W. 1948. Climatologia. México, Ed. Fondo de la Cultura Económica. 253p.
- Martins, S.C. 2010. Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba – SP. 156p.
- Martinelli, L.A.; Piccolo, M.C.; Townsend, A.R.; Vitousek, P.M.; Cuevas, E.; McDowell, W.; Robertson, G.P.; Santos, O.C. & Treseder, K. 1999. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry* 46: 45-65.
- Medeiros, M.C.M.P. 2009. Caracterização fitofisionômica e estrutural de áreas de Floresta Ombrófila Densa Montana no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo-SP. 85p.
- Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 786-792.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*. 32(4b):793-810.

- Pitcairn, C.; Fowler, D.; Sheppard, I.L.L.; Tang, S.; Sutton, M. & Famulari, D. 2006. Diagnostic indicators of elevated nitrogen deposition. *Environmental Pollution* 144: 941-950.
- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141-1153.
- Silva, W.G.S.; Metzger, J.P.; Simões, S. & Simonetti, C. 2007. Relief influence on spatial distribution of Atlantic Forest cover at the Ibiúna Plateau, SP. *Brazilian Journal of Biology* 7:403-411.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. A regeneração de uma Floresta Tropical Montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59(2): 239-250.
- Tabarelli, M.; Villani, J.P. & Mantovani, W. 1994. Estudo comparativo da regeneração de dois trechos de floresta secundária no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP. *Revista do Instituto Florestal* 6:1-11.
- Tabarelli, M.; Pinto, L.P.; Silva, J.M.C.; Hirota, M.M. & Bedê, L.C. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade* 1(1):132-138.
- Veloso, H.P.; Rangel-Filho, A.L.R. & Lima, J.C. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Villani, J.P. 1998. Plano de manejo das unidades de conservação: Parque Estadual da Serra do Mar-Núcleo Santa Virgínia. Plano de Gestão Ambiental-Fase 1. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.

CAPÍTULO 1

Fitossociologia, estrutura e biomassa aérea da Floresta Ombrófila Densa Montana, Núcleo Santa Virginia, Parque Estadual da Serra do Mar, PESM.

RESUMO - (Fitossociologia, estrutura e biomassa aérea da Floresta Ombrófila Densa Montana, Núcleo Santa Virginia, PESM.). Trabalhos envolvendo levantamentos florístico-fitossociológicos são cada vez mais frequentes e embasam investigações ecofisiológicas, ecológicas, evolutivas e estoque de carbono através da biomassa, norteados dessa maneira conservação e manejo de remanescentes florestais. O objetivo desse estudo foi caracterizar a fitossociologia, estrutura e biomassa de um componente arbóreo em uma área de Floresta Ombrófila Densa Montana, Parque Estadual da Serra do Mar. A alocação da parcela priorizou a inclusão de três torres de fluxo responsáveis pela interconexão de dados com a torre micrometeorológica principal. A parcela de 1ha foi subdividida em 25 subparcelas de 20x20m e todos os indivíduos arbóreos com perímetro mínimo à 1,3m acima do solo (PAP) de 15 cm foram amostrados, totalizando 1.704 indivíduos pertencentes a 38 famílias botânicas e 143 espécies. A maior riqueza de espécies foi encontrada nas famílias Myrtaceae e Lauraceae e a maior abundância e Valor de Importância (VI) em Arecaceae e Euphorbiaceae. O índice de Shannon (H') foi de 3,7 e a equiabilidade de Pielou (J) 0,7, indicando que a comunidade da área é bastante diversa e a distribuição dos indivíduos pelas espécies não é homogênea. A biomassa aérea encontrada foi de 166,3Mg ha⁻¹, semelhante ao encontrado em outros estudos. A composição da floresta, sua biomassa bem como o histórico de exploração passado da área demonstraram que a fisionomia estudada apresenta-se em estágio secundário inicial de regeneração avançando para uma condição mais tardia.

Introdução

A biodiversidade e o endemismo na Mata Atlântica são extremamente altos, devido às características geológicas, edáficas e ambientais (Tabarelli & Mantovani 1999). No entanto, desde o século XX com o massivo desenvolvimento urbano e industrial, grande parte dessa floresta tropical foi destruída e ocupada, restando somente manchas disjuntas de floresta.

O estado de São Paulo detinha cerca de 80% de sua área coberta por Mata Atlântica *sensu lato* (Joly *et al.*, 1999), contudo atualmente restam apenas 12% dessa cobertura florestal, sendo

menos de 5% efetivamente florestas nativas preservadas (Kronka *et al.*, 2003). Esses remanescentes localizam-se especialmente na região serrana do estado, onde estão concentradas, por consequência, as maiores Unidades de Conservação da Mata Atlântica (Galindo-Leal & Câmara, 2005). Os fragmentos florestais remanescentes apresentam diversos tamanhos, formas, estádios sucessionais e situação de conservação, seja decorrente da situação climática, edáfica ou grau de desmatamento.

Segundo Veloso *et al.* (1991), a vegetação predominante no estado de São Paulo é classificada como Floresta Ombrófila Densa e suas subdivisões, baseado essencialmente em cotas altimétricas. A divisão em hierarquias topográficas esclarece não somente as diferentes fisionomias, mas também remete à diversidade funcional, isto é, esclarece o comportamento e processos vigentes em uma floresta decorrente das condições ambientais a que é submetida. A porção que recobre a Serra do Mar e o Planalto Atlântico com altitudes variando entre 500 e 1500m é a subdivisão classificada como Floresta Ombrófila Densa Montana, sendo protegida por uma das unidades administrativas do Parque Estadual da Serra do Mar, o Núcleo Santa Virgínia.

Essa formação florestal é fortemente influenciada pelas condições ambientais, principalmente precipitação, temperatura e neblina, as quais afetam de maneira direta na diversidade e funcionamento do ecossistema (Gentry, 1988a). A encosta da Serra do Mar cria uma barreira à umidade da brisa marítima e, aliado às frentes frias e a Zona de Convergência do Atlântico Sul, resulta em um incremento das taxas de precipitação (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Ambientes de climas frios, úmidos e altitudinalmente elevados tendem a apresentar quedas de temperatura, fator que promove a condensação do vapor d'água junto à superfície do solo e decorrente formação de neblinas. Além disso, essas condições ambientais influenciam de maneira negativa as taxas de mineralização no solo e acarreta em acúmulo de grande quantidade de matéria orgânica (Tanner *et al.*, 1990; Sanches, 2001; Soethe *et al.*, 2008). A presença de neblina influencia na redução das taxas fotossintéticas, uma vez que reflete a radiação fotossinteticamente ativa e umedece a superfície abaxial da folha (Letts & Mulligan, 2005).

Assim, estudos demonstram que as florestas montanas apresentam maior densidade de indivíduos, menor riqueza de espécies e famílias, além de acentuado epifitismo vascular e/ou avascular quando comparado com outras florestas tropicais (Hamilton *et al.*, 1995; Lieberman *et al.*, 1996). As famílias arbóreas predominantes dessa fisionomia são Arecaceae, Myrtaceae, Lauraceae, Monimiaceae e Cyatheaceae (Tabarelli & Mantovani, 2000; Lacerda, 2001;

Catharino *et al.*, 2006; Medeiros, 2009; Padgurschi *et al.*, 2011) somado a membros da subfamília Bambusoideae (Poaceae), líquens, musgos e hepáticas.

A Fitossociologia é um ramo da Ecologia Vegetal que se baseia em descritores calculados matematicamente para inferir a composição florística, estrutura, funcionamento, dinâmica, distribuição e relações ambientais das comunidades vegetais (Martins, 1990). Os principais parâmetros analisados são: densidade, dominância, frequência, Valor de importância e índice do valor de Cobertura, além do índice de diversidade de Shannon-Weaver e equabilidade de Pielou, os quais indicam a diversidade e distribuição das espécies.

O índice de Shannon carrega em si o número absoluto de espécies (diversidade) e o número de indivíduos por espécies (equabilidade), assim o valor do índice é maior quanto mais homogênea a distribuição dos indivíduos pelas espécies. Uma grande desvantagem desse índice é que ele considera igual peso entre as espécies raras e abundantes. O índice de Equabilidade de Pielou é dependente do índice de Shannon e pertence ao intervalo [0,1], onde 1 representa a máxima diversidade. A densidade é o número de indivíduos de cada espécie por unidade de área, a dominância expressa a proporção de altura, área basal, volume e cobertura de cada espécie em relação ao espaço, a frequência é definida como a probabilidade de se amostrar determinada espécie numa unidade de amostragem. O Valor de importância (VI) é a soma dos valores relativos de densidade, dominância e frequência de cada espécie, com finalidade de atribuir um valor para elas dentro da comunidade vegetal, enquanto que o índice de valor de cobertura (IVC) de cada espécie é obtido pela soma dos valores relativos de densidade e dominância (Martins, 1991).

Trabalhos envolvendo levantamentos florístico-fitossociológicos são cada vez mais frequentes (Oliveira-Filho & Fontes, 2000) e embasam investigações ecofisiológicas, ecológicas e evolutivas e, conseqüentemente, norteam iniciativas de conservação e manejo dos remanescentes florestais (Santos *et al.*, 1998). No entanto, apesar dessa área de estudo ter se desenvolvido amplamente nas últimas décadas, ainda existem fisionomias pouco conhecidas e conservadas, como a Floresta Ombrófila Densa Montana (França & Stehmann, 2004).

O levantamento da composição florística e fisiologia das Florestas Montanas e Alto-montanas são especialmente importantes no contexto de mudanças climáticas. Segundo projeções nos estudos de Marengo *et al.* (2009) o clima do Sudeste do Brasil, nos próximos 50 anos, poderá ficar mais quente e úmido, afetando o funcionamento, composição e sequestro de

carbono da Floresta Atlântica, afetando também a constante presença de neblina em florestas montanas. Dessa forma, poderá haver uma alteração no micro-clima local e conseqüente perda da biodiversidade local e vulnerabilidade para invasão de espécies, especialmente provenientes de cotas altimétricas inferiores, as quais não eram capazes de competir em um ambiente frio e coberto por nuvens (Still *et al.*, 1999; Foster, 2001).

Além disso, inventários florísticos e fitossociológicos são úteis para avaliar o fluxo de carbono entre a floresta e a atmosfera, através de estimativa de biomassa e estoque de carbono. A biomassa é uma propriedade chave dos ecossistemas, a qual resulta do balanço entre ganho através da fotossíntese e perda pela respiração e mortalidade (Keeling & Phillips, 2007a). A biomassa aérea total é fortemente influenciada pelo estágio sucessional da floresta, clima e solo (Vitousek & Sanford, 1986), além de interações ecológicas na comunidade e histórico de exploração na área. Em florestas tropicais, a biomassa aérea detém importante papel no ciclo de carbono e estoque de nutrientes, fruto do seu grande tamanho e produtividade (Brown & Lugo, 1984; Alves *et al.*, 2010). Estudos apontam que as florestas tropicais contribuem com cerca de 40% das trocas de C entre a atmosfera e biosfera (Melillo *et al.*, 1993).

Uma maneira de estimar o estoque de C de forma não destrutiva é através de equações alométricas, as quais resultam em biomassa total baseadas em dados da estrutura da vegetação (Chave *et al.*, 2005). As estimativas do estoque de C dependem de conhecimento da biomassa, calculados através de equações alométricas obtidas. As equações mais usuais no Brasil foram desenvolvidas para as florestas Amazônicas (Vieira *et al.*, 2004) e floresta Atlântica (Tiepolo *et al.*, 2002; Dias *et al.*, 2006; Vieira *et al.*, 2008; Alves *et al.*, 2010) e são constituídas por variáveis como diâmetros, altura e densidade de madeira. A densidade de madeira varia com a diversidade de espécies, idade e estratégia de regeneração (Wright *et al.*, 2003) das plantas, bem como com as condições ambientais e topográficas (Vieira *et al.*, 2008).

O desenvolvimento desse trabalho também foi fundamental para o conhecimento da comunidade vegetal onde estão instaladas as quatro torres micrometeorológicas, sendo uma delas a principal com diversos equipamentos e em atividade desde 2007 e as outras três instaladas em 2009, distribuídas ao longo da encosta e conectadas à principal. Esses equipamentos foram financiados e mantidos pela Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp 07/57465-4 e 08/58120-3), sob coordenação do Dr. Humberto Ribeiro da Rocha, cujo objetivo principal é a compreensão das relações biosfera-atmosfera. Além disso, a fitossociologia da área

foi essencial para definir grupos funcionais, espécies dominantes e importantes ecológica e fisiologicamente, permitindo que os capítulos seguintes pudessem ser desenvolvidos. Sendo assim, o presente trabalho teve por objetivo principal caracterizar florística e estruturalmente a comunidade arbórea e quantificar sua contribuição de biomassa e, conseqüentemente, de estoque de carbono em uma área de Floresta Ombrófila Densa Montana secundária no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar.

Material e métodos

Área de estudo

A área de estudo foi situada na microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra – Núcleo Santa Virgínia/ Parque Estadual da Serra do Mar, mais especificamente na encosta onde estavam instaladas as  torres de fluxo. A área amostrada é majoritariamente de floresta secundária, visto a exploração madeireira à aproximadamente 35 anos atrás.

Amostragem da vegetação

Foi realizado o levantamento fitossociológico usando-se o método de parcelas (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974).  colcha do local de amostragem priorizou a inclusão das três torres de fluxo recentemente instaladas na área. A parcela de 100x100m (1ha) foi dividida em 25 subparcelas de 20x20m.

Todos os indivíduos vivos com, no mínimo, 15cm de perímetro do caule (PAP) a 1,3m acima do solo ou $DAP \geq 4,8\text{cm}$ foram marcados com plaquetas metálicas com o número de identificação. Esse valor mínimo de DAP foi adotado para que comparações com outros estudos fossem possíveis e também pela abundância de samambaias e palmeiras que, majoritariamente, se encaixam nesses diâmetros. Cada indivíduo foi posicionado em um plano cartesiano (XY) para posterior construção de mapas de distribuição dos indivíduos na parcela. Além disso, foi mensurado o perímetro com fita métrica graduada para estimativa de área basal e classe de diâmetro e estimado a altura total (base da árvore até o ramo mais alto) através de um clinômetro ou comparação com altura conhecida para definição da estatura média e dossel. Os indivíduos ramificados que apresentavam pelo menos um dos caules obedecendo ao critério de inclusão foram também adicionados à amostragem.

O material botânico foi coletado em fase reprodutiva e/ou vegetativa, com auxílio de tesoura de poda alta e herborizado segundo Fidalgo & Bononi (1984). Os materiais com flores, frutos ou vegetativos foram incorporados ao Herbário UEC, da Universidade Estadual de Campinas. As identificações foram realizadas por meio de consulta a literatura apropriada, comparações com espécimes depositados nas coleções dos herbários paulistas (Instituto Florestal e UEC – UNICAMP - material de Maíra Padgurschi, Larissa Pereira e Edson Junior) e envio de material a especialistas, especialmente 1. Jorge Yoshio Tamashiro (Sapotaceae e diversas famílias e espécies); 2. Tiago Domingos Mouzinho Barbosa (Lauraceae); 3. Mayara Krasinski Caddah (Melastomataceae); 4. Marcela Firens (Rubiaceae) e 5. João Aranha (Symplocaceae). A listagem florística foi elaborada de acordo com o sistema de classificação proposto em APG III (2009). A confirmação e atualização dos nomes de espécies e autores foram feitas por consulta a base de dados TROPICOS (<http://www.tropicos.org/Home.aspx>).

Estimativas da biomassa da vegetação

Estimativas da biomassa da vegetação foram efetuadas para complementar a caracterização da área de estudo. Foram considerados somente indivíduos vivos com PAP igual ou maior do que 15cm. O modelo escolhido (Chave *et al.*, 2005/ modelo b), foi o mesmo empregado por Medeiros & Aidar (2011), engloba todas as espécies arbóreas pan-tropicais e está representado na equação (1). Os valores de densidade de madeira foram baseados em Chave *et al.* (2006) e, para as espécies cuja densidade não estava presente, foi realizada uma média dos gêneros ou da família. Os dados de DAP foram calculados através da divisão dos valores de PAP obtidos em campo por π ($\pi = 3,1416$). As equações alométricas para palmeiras (equação 2) e samambaias (equação 3) foram baseadas em outros autores (Nascimento & Laurance, 2002; Tiepolo *et al.*, 2002, respectivamente) e são formadas por variáveis diferentes, sendo que na equação para palmeiras não se considera a altura, enquanto que na equação para samambaias excluiu-se a variável DAP.

$$\text{Biomassa} = \exp[-2,977 + \ln(\rho * \text{DAP}^2 * H)] \quad (\text{eq. 1})$$

$$\text{Biomassa} = \{\exp[0,9285 * \ln(\text{DAP}^2) + 5,7236] * 1,05001\} / 10^3 \quad (\text{eq. 2})$$

$$\text{Biomassa} = -4266348 / \{1 - [2792284 * \exp(-0,313677 * H)]\} \quad (\text{eq. 3})$$

Sendo:

ρ = densidade específica de madeira (g.cm^3) (Chave *et al.*, 2006; Alves *et al.*, 2010);

DAP= diâmetro a 1,30m de altura do solo (cm);

H= altura (m);

Exp= expoente aplicado à base;

Ln= logaritmo natural

Análise dos dados

Os dados de perímetro, altura, localização no plano cartesiano (XY) e identificação das espécies foram incluídos no programa FITOPAC 2.1 (Shepherd, 2010) e a partir dele obtidos os parâmetros fitossociológicos usuais descritos detalhadamente em Martins (1991). Além disso, índices de diversidade de Shannon (H') e equabilidade de Pielou (J) também foram calculados (Pielou, 1975), uma vez que esses índices são aplicáveis em estudos básicos relativos a diversidade de espécies e estrutura de um ambiente.

As espécies amostradas foram classificadas com relação a categoria sucessional de acordo com o proposto por Gandolfi *et al.* (1995), sendo essa uma importante ferramenta para definir o estágio de sucessão da área estudada e detalhado abaixo. A classificação das espécies em cada categoria foi baseada em Medeiros (2009), Aidar *et al.* (2003), Campos (2009), Pereira-Silva (2008) e observações práticas no campo. Essa classificação foi escolhida para homogeneizar a amostragem e permitir comparação com outros estudos. Além disso, para a classificação o principal critério é a sobrevivência na época de germinação e dependência de luz.

- Pioneiras (Pi): espécies cuja germinação, crescimento e sobrevivência dependem de luz intensa. Ocorrem preferencialmente em clareiras, nas bordas de florestas, sendo pouco frequentes no sub-bosque;

- Secundárias Iniciais (Si): espécies intermediariamente dependentes de luz para germinação, crescimento e sobrevivência. Encontradas em sombra (bordas ou interior de clareiras ou sub-bosque), mas ausentes quando essa é muito densa. Além disso, espécies dessa categoria podem ser componentes de dossel de antigas clareiras, devido à longevidade de algumas espécies;

- Secundárias Tardias (St): espécies menos dependentes de luz em relação às outras categorias, podendo ser encontrada no sub-bosque e em locais intensamente sombreados. Dois

comportamentos distintos são possíveis para as espécies dessa categoria: o primeiro cuja espécie permanece toda vida no sub-bosque e, o segundo, em que pode crescer e se desenvolver no sub-bosque, posteriormente alcançando a condição emergente ou compondo o dossel da floresta.

- Não Caracterizadas (Nc): espécies cujo comportamento não se enquadra nas categorias anteriores devido à carência de informações.

Resultados e Discussão

A análise da composição florística da parcela demonstrou um total de 1.704 indivíduos arbóreos. Desse número, 33 indivíduos (1,94%) estavam mortos em pé, 66 (3,87%) não foram coletados e nem tampouco identificados devido à sua altura exceder a da tesoura de poda alta ou por estarem sem folhas, 9 (0,53%) não foram identificados. Os 1.596 indivíduos vivos e identificados estão distribuídos em 143 espécies pertencentes a 38 famílias botânicas, 11 estão identificadas até gênero e 3 até família incluindo Cyatheaceae com 117 indivíduos. Os códigos das exsicatas incorporadas podem ser encontrados no próprio site do Herbário UEC (<http://floras.cna.unicamp.br/uec/Results/Summary>). A tabela 1 apresenta as espécies amostradas, suas respectivas famílias e categoria sucessional, enquanto que na tabela 2 é possível observar os parâmetros fitossociológicos usuais.

Tabela 1: Relação das famílias e espécies arbóreas amostradas em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. Categoria Sucessional – Categ. Sucessional; PI – Pioneira, SI – Secundária inicial, ST– Secundária tardia e NC – Não caracterizada.

Família/Espécies	Categ. Sucessional
Anacardiaceae	
<i>Tapiria guianense</i> Aubl.	SI
Annonaceae	
<i>Annona dolabripetala</i> Raddi	SI
<i>Annona sylvatica</i> A. St.-Hil.	SI
<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.	ST
Aquifoliaceae	
<i>Ilex microdonta</i> Reissek	ST
	Continua...

	Continuação
Família/Espécies	Categ. Sucessional
Areceaceae	
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	SI
Asteraceae	
<i>Vernonia puberula</i> Less.	PI
<i>Vernonanthura aff. puberula</i> Less.	PI
<i>Vernonanthura petiolaris</i> (DC.) H. Rob.	PI
<i>Piptocarpha axillaris</i> Less. Baker	PI
<i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker	PI
<i>Piptocarpha sellowii</i> (Sch. Bip.) Baker	PI
Boraginaceae	
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	PI
<i>Cordia trichoclada</i> DC.	SI
Cannabaceae	
<i>Cecropia glaziovi</i> Snethl.	PI
Cardiopteridaceae	
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	ST
Celastraceae	
<i>Maytenus sp1</i> Molina	ST
<i>Maytenus sp2</i> Molina	ST
<i>Salacia cf elliptica</i> (Mart. ex Schult.) G. Don	SI
Chrysobalanaceae	
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	ST
<i>Licania hoehnei</i> Pilg.	ST
Combretaceae	
<i>Terminalia cf januarensis</i> DC.	NC
Cyatheaceae	
<i>Cyatheaceae</i> Kaulf.	SI
Elaeocarpaceae	
<i>Slonea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	ST
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	ST
Euphorbiaceae	
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	SI
<i>Mabea brasiliensis</i> Müll. Arg.	NC
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax	SI
	Continua...

	Continuação
Família/Espécies	Categ. Sucessional
<i>Inga lanceifolia</i> Benth.	ST
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	NC
<i>Inga marginata</i> Willd.	SI
<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart	SI
Fabaceae – Papilionoideae	
<i>Machaerium</i> sp1 Pers.	ST
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	ST
Humiriaceae	
<i>Vantanea compacta</i> (Schnizl.) Cuatrec.	ST
Lauraceae	
<i>Aniba firmula</i> (Nees & C. Mart.) Mez	ST
<i>Aniba viridis</i> Mez	ST
<i>Cinnamomeum</i> sp1 Schaeff.	ST
<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	ST
<i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn.	ST
<i>Cryptocarya saligna</i> Mez	ST
<i>Nectandra grandiflora</i> Nees & C. Mart. ex Nees	ST
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	ST
<i>Nectandra puberula</i> (Schott) Nees	ST
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez	ST
<i>Ocotea catharinensis</i> Mez	ST
<i>Ocotea daphnifolia</i> (Meisn.) Mez	ST
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	ST
<i>Ocotea glaziovii</i> Mez	ST
<i>Rhodostemonodaphne macrocalyx</i> (Meisn.) Rohwer ex Madriñán	ST
Malpighiaceae	
<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss.	SI
<i>Byrsonima</i> sp 1 Rich. ex Kunth	SI
Marcgraviaceae	
<i>Marcgravia</i> sp1 L.	NC
Melastomataceae	
<i>Leandra mosenii</i> Cogn.	SI
<i>Miconia aff. latecrenata</i> Triana	SI
<i>Miconia cabussu</i> Hoehne	SI
<i>Miconia</i> sp1 Ruiz & Pav.*	SI
	Continua...

	Continuação
Família/Espécies	Categ. Sucessional
Melastomataceae	
<i>Tibouchina pulchra</i> Cogn.	SI
Meliaceae	
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	ST
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	SI
<i>Cedrela odorata</i> L.	ST
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	ST
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	ST
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	ST
<i>Trichilia pallens</i> C. DC.	ST
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC	ST
Monimiaceae	
<i>Mollinedia acutissima</i> Perkins	NC
<i>Mollinedia argyrogyna</i> Perkins	SI
<i>Mollinedia blumenaviana</i> Perkins	SI
<i>Mollinedia engleriana</i> Perkins	ST
<i>Mollinedia glabra</i> (Spreng.) Perkins	NC
<i>Mollinedia obovata</i> (A. DC.) Perkins	NC
<i>Mollinedia oligantha</i> Perkins	NC
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	ST
Myrtaceae	
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.	SI
<i>Campomanesia neriiflora</i> (O. Berg) Nied.	ST
<i>Eugenia cuprea</i> (O. Berg) Mattos	ST
<i>Eugenia excelsa</i> O. Berg	ST
<i>Eugenia oblongata</i> O. Berg	ST
<i>Eugenia prasina</i> O. Berg	ST
<i>Eugenia neoaustralis</i> Sobral	ST
<i>Eugenia riedeliana</i> O. Berg	ST
<i>Marlierea silvatica</i> (Gardner) Kiaersk.	ST
<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	SI
<i>Myrceugenia campestris</i> (DC.) D. Legrand & Kausel	ST
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D. Legrand & Kausel	ST
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	ST
<i>Myrciaria floribunda</i> Miq.	ST
	Continua...

	Continuação
Família/Espécies	Categ. Sucessional
<i>Myrcia freyreissiana</i> (O. Berg) Kiaersk.	ST
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	ST
<i>Myrcia</i> sp1 DC.	ST
<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	ST
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	ST
<i>Myrcia tijuensis</i> Kiaersk.	ST
<i>Myrtaceae</i> 1 Juss.	ST
<i>Myrtaceae</i> 2 Juss.	ST
Nyctaginaceae	
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	SI
<i>Guapira nitida</i> (Schmidt) Lundell	SI
Ochnaceae	
<i>Quiina glaziovii</i> Engl.	ST
<i>Quiina magallano-gomesii</i> Schwacke	ST
Olacaceae	
<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	ST
Phyllanthaceae	
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	SI
Phytolaccaceae	
<i>Phytolacca dioica</i> L.	NC
Piperaceae	
<i>Piper cernuum</i> Vell	SI
Primulaceae	
<i>Ardisia martiana</i> Miq.	NC
<i>Ardisia guyanensis</i> (Aubl.) Mez	SI
<i>Rapanea gardneriana</i> (A. DC.) Mez	SI
<i>Rapanea leuconeura</i> (Mart.) Mez	SI
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez	SI
Rubiaceae	
<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	SI
<i>Bathysa australis</i> (A. St.-Hil.) Hook. f. ex K. Schum.	ST
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	SI
<i>Psychotria longipes</i> Müll. Arg.	NC
<i>Psychotria suterella</i> Müll. Arg.	NC
	Continua...

Continuação	
Família/Espécies	Categ. Sucessional
Rubiaceae	
<i>Psychotria vellosiana</i> Benth.	NC
<i>Rudgea vellerea</i> Müll. Arg.	ST
<i>Simira viridiflora</i> (Allemão & Saldanha) Steyerl.	NC
Salicaceae	
<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	ST
<i>Casearia paranaensis</i> Sleumer	ST
Sapindaceae	
<i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk.	SI
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	ST
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	SI
<i>Matayba juglandifolia</i> Radlk.	ST
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	ST
<i>Matayba</i> sp. Aubl.	ST
Sapotaceae	
<i>Chrysophyllum dusenii</i> Cronquist	ST
<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler	ST
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	ST
<i>Pouteria</i> cf. <i>gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	ST
Solanaceae	
<i>Aureliana</i> var. <i>fasciculata</i> (Vell.) Sendtn.	SI
<i>Sessea</i> sp1 Ruiz & Pav.	SI
<i>Solanum cinnamomeum</i> Sendtn.	PI
Symplocaceae	
<i>Symplocos estrellensis</i> Casar.	SI
<i>Symplocos</i> cf. <i>laxiflora</i> Benth.	SI
<i>Symplocos variabilis</i> Mart. ex Miq.	SI
Thymelaeaceae	
<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevling	ST
*Espécie nova (ref. Mayara Caddah).	

Tabela 2: Parâmetros fitossociológicos das espécies amostradas em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana - Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil.

Espécies	NInd	NAm	RelDe	RelFr	RelDo	VI	IVC
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	245	22	15.35	3.29	26.81	45.45	42.16
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	267	24	16.73	3.59	11.88	32.2	28.61
<i>Cyatheaaceae</i> Kaulf.	117	19	7.33	2.84	4.38	14.55	11.71
<i>Miconia cabussu</i> Hoehne	44	18	2.76	2.69	2.34	7.79	5.1
<i>Tibouchina pulchra</i> Cogn.	23	12	1.44	1.79	3.67	6.91	5.12
<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	47	18	2.94	2.69	1.26	6.9	4.21
<i>Licania hoehnei</i> Pilg.	24	9	1.5	1.35	3.47	6.32	4.97
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	35	16	2.19	2.39	1.62	6.2	3.81
<i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker	17	11	1.07	1.64	3.16	5.87	4.22
<i>Solanum cinnamomeum</i> Sendtn.	28	10	1.75	1.49	2.4	5.65	4.15
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	28	15	1.75	2.24	1.03	5.03	2.78
<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	20	12	1.25	1.79	1.97	5.02	3.22
<i>Bathysa australis</i> (A. St.-Hil.) Hook. f. ex K. Schum.	28	13	1.75	1.94	1.05	4.75	2.81
<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.	27	15	1.69	2.24	0.52	4.45	2.21
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	25	14	1.57	2.09	0.67	4.33	2.24
<i>Mollinedia argyrogyna</i> Perkins	18	10	1.13	1.49	1.57	4.19	2.7
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	12	8	0.75	1.2	1.85	3.8	2.6
<i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn.	20	13	1.25	1.94	0.44	3.64	1.7
<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler	5	5	0.31	0.75	2.42	3.49	2.74
<i>Inga lanceifolia</i> Benth.	20	12	1.25	1.79	0.39	3.43	1.64
<i>Inga marginata</i> Willd.	8	4	0.5	0.6	2.28	3.38	2.79
<i>Calypttranthes strigipes</i> O. Berg	12	7	0.75	1.05	1.59	3.38	2.34
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	12	9	0.75	1.35	1.22	3.32	1.98
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	17	11	1.07	1.64	0.56	3.27	1.62
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk	10	8	0.63	1.2	1.37	3.19	1.99
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	14	11	0.88	1.64	0.57	3.1	1.45
<i>Calypttranthes lucida</i> Mart. ex DC.	16	7	1	1.05	0.99	3.03	1.99
<i>Cryptocarya saligna</i> Mez	12	11	0.75	1.64	0.28	2.88	1.03
<i>Ocotea catharinensis</i> Mez	14	8	0.88	1.2	0.8	2.87	1.67
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	19	8	1.19	1.2	0.38	2.77	1.57
<i>Eugenia prasina</i> O. Berg	14	6	0.88	0.9	0.91	2.68	1.79
<i>Psychotria vellosiana</i> Benth.	17	8	1.07	1.2	0.32	2.58	1.39
<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	9	5	0.56	0.75	1.05	2.36	1.62
<i>Cinnamomeum</i> sp1 Schaeff.	13	8	0.81	1.2	0.34	2.35	1.16
<i>Rapanea gardneriana</i> (A. DC.) Mez	9	9	0.56	1.35	0.37	2.28	0.93
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	9	8	0.56	1.2	0.4	2.16	0.97
Continua...							

Continuação

Espécies	NIInd	NAm	RelDe	RelFr	RelDo	VI	IVC
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	11	8	0.69	1.2	0.24	2.13	0.93
<i>Guapira nitida</i> (Schmidt) Lundell	8	7	0.5	0.24	0.58	2.12	1.08
<i>Psychotria longipes</i> Müll. Arg.	13	7	0.81	1.05	0.15	2.01	0.96
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	8	7	0.5	1.05	0.37	1.92	0.87
<i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk.	10	5	0.63	0.75	0.53	1.9	1.16
<i>Miconia</i> aff. <i>latecrenata</i> Triana	8	6	0.5	0.9	0.4	1.8	0.9
<i>Eugenia oblongata</i> O. Berg	7	6	0.44	0.9	0.41	1.75	0.85
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	9	6	0.56	0.9	0.26	1.72	0.82
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	8	6	0.5	0.9	0.31	1.71	0.81
<i>Vernonanthura</i> aff. <i>Puberula</i> Less.	4	3	0.25	0.45	0.89	1.59	1.14
<i>Rapanea leuconeura</i> (Mart.) Mez	8	5	0.5	0.75	0.33	1.58	0.83
<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	9	4	0.56	0.6	0.38	1.54	0.94
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	7	5	0.44	0.75	0.33	1.52	0.77
<i>Miconia</i> sp1 Ruiz & Pav.	6	6	0.38	0.9	0.22	1.49	0.6
<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	6	6	0.38	0.9	0.15	1.42	0.53
<i>Annona sylvatica</i> A. St.-Hil.	7	5	0.44	0.75	0.13	1.32	0.57
<i>Dendropanax monogynus</i> (Vell.) Seem.	2	2	0.13	0.3	0.8	1.23	0.93
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	5	5	0.31	0.75	0.12	1.18	0.43
<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	5	4	0.31	0.6	0.2	1.11	0.51
<i>Psychotria suterella</i> Müll. Arg.	7	4	0.44	0.6	0.06	1.1	0.5
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez	4	4	0.25	0.6	0.23	1.08	0.49
<i>Vernonia puberula</i> Less.	4	3	0.25	0.45	0.37	1.07	0.62
<i>Slonea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	4	4	0.25	0.6	0.18	1.02	0.43
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	7	3	0.44	0.45	0.14	1.02	0.58
<i>Leandra mosenii</i> Cogn.	4	4	0.25	0.6	0.13	0.98	0.38
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	6	3	0.38	0.45	0.15	0.98	0.53
<i>Mollinedia oligantha</i> Perkins	3	3	0.19	0.45	0.31	0.95	0.5
<i>Piper cernuum</i> Vell.	4	4	0.25	0.6	0.08	0.93	0.33
<i>Cordia trichoclada</i> DC.	4	4	0.25	0.6	0.05	0.9	0.3
<i>Annona dolabripetala</i> Raddi	3	2	0.19	0.3	0.34	0.83	0.53
<i>Marcgravia</i> sp1 L.	5	2	0.31	0.3	0.19	0.8	0.51
<i>Marlierea silvatica</i> (Gardner) Kiaersk.	3	3	0.19	0.45	0.15	0.79	0.34
<i>Aniba firmula</i> (Nees & C. Mart.) Mez	4	3	0.25	0.45	0.08	0.78	0.33
<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevling	4	3	0.25	0.45	0.08	0.78	0.33
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	4	3	0.25	0.45	0.06	0.76	0.31
<i>Aureliana</i> var <i>fasciculata</i> (Vell.) Sendtn.	6	2	0.38	0.3	0.08	0.76	0.46
<i>Rudgea vellerea</i> Müll. Arg.	4	3	0.25	0.45	0.04	0.74	0.29
<i>Maytenus</i> sp1 Molina	3	3	0.19	0.45	0.1	0.73	0.28
Continua...							

Continuação

Espécies	NInd	NAm	RelDe	RelFr	RelDo	IVI	IVC
<i>Casearia paranaensis</i> Sleumer	3	3	0.19	0.45	0.09	0.73	0.28
<i>Mollinedia glabra</i> (Spreng.) Perkins	5	2	0.31	0.3	0.11	0.72	0.42
<i>Myrcia</i> sp1 DC.	3	3	0.19	0.45	0.07	0.7	0.26
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D. Legrand & Kausel	3	3	0.19	0.45	0.04	0.68	0.23
<i>Piptocarpha sellowii</i> (Sch. Bip.) Baker	2	2	0.13	0.3	0.25	0.67	0.38
<i>Eugenia riedeliana</i> O. Berg	3	3	0.19	0.45	0.04	0.67	0.22
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.	3	2	0.19	0.3	0.06	0.55	0.25
<i>Ocotea glaziovii</i> Mez	3	2	0.19	0.3	0.06	0.54	0.25
<i>Simira viridiflora</i> (Allemão & Saldanha) Steyerl.	3	2	0.19	0.3	0.05	0.54	0.24
<i>Mollinedia obovata</i> (A. DC.) Perkins	2	2	0.13	0.3	0.11	0.53	0.24
<i>Myrcia freyreissiana</i> (O. Berg) Kiaersk.	3	2	0.19	0.3	0.03	0.52	0.22
<i>Chrysophyllum dusenii</i> Cronquist	3	2	0.19	0.3	0.03	0.52	0.22
<i>Symplocos variabilis</i> Mart. ex Miq.	3	2	0.19	0.3	0.04	0.52	0.23
<i>Phytolacca dioica</i> L.	2	2	0.13	0.3	0.08	0.51	0.21
<i>Ilex microdonta</i> Reissek	2	2	0.13	0.3	0.08	0.5	0.2
<i>Ocotea daphnifolia</i> (Meisn.) Mez	2	2	0.13	0.3	0.06	0.49	0.19
<i>Tachigali multijuga</i> Benth.	2	2	0.13	0.3	0.06	0.48	0.18
<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	2	1	0.13	0.15	0.2	0.48	0.33
<i>Myrciaria floribunda</i> Miq.	1	1	0.06	0.15	0.26	0.48	0.33
<i>Matayba</i> sp Aubl.	2	2	0.13	0.3	0.06	0.48	0.18
<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.	2	2	0.13	0.3	0.04	0.47	0.17
<i>Pouteria</i> cf. <i>gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	2	2	0.13	0.3	0.04	0.47	0.17
<i>Piptocarpha axillaris</i> Less. Baker	1	1	0.06	0.15	0.25	0.46	0.31
<i>Trichilia pallens</i> C. DC.	2	2	0.13	0.3	0.03	0.46	0.16
<i>Mollinedia acutissima</i> Perkins	2	2	0.13	0.3	0.03	0.46	0.16
<i>Mollinedia engleriana</i> Perkins	2	2	0.13	0.3	0.03	0.46	0.16
<i>Symplocos estrellensis</i> Casar.	2	2	0.13	0.3	0.04	0.46	0.16
<i>Maytenus</i> sp2 Molina	3	1	0.19	0.15	0.12	0.45	0.31
<i>Aniba viridis</i> Mez	2	2	0.13	0.3	0.03	0.45	0.15
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC	2	2	0.13	0.3	0.03	0.45	0.15
<i>Calypttranthes</i> sp1 Sw.	2	2	0.13	0.3	0.03	0.45	0.15
<i>Mollinedia blumenaviana</i> Perkins	2	2	0.13	0.3	0.01	0.44	0.14
<i>Ardisia martiana</i> Miq.	2	2	0.13	0.3	0.02	0.44	0.14
<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	1	1	0.06	0.15	0.21	0.42	0.27
<i>Sessea</i> sp1 Ruiz & Pav.	1	1	0.06	0.15	0.2	0.42	0.27
<i>Myrtaceae</i> sp1 Juss.	1	1	0.06	0.15	0.2	0.41	0.26
<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss.	3	1	0.19	0.15	0.05	0.39	0.24
<i>Tapiria guianense</i> Aubl.	1	1	0.06	0.15	0.15	0.37	0.22
<i>Ardisia guyanensis</i> (Aubl.) Mez	1	1	0.06	0.15	0.13	0.34	0.19

Continua...

Continuação

Espécies	NInd	NAm	RelDe	RelFr	RelDo	IVI	IVC
<i>Matayba juglandifolia</i> Radlk.	2	1	0.13	0.15	0.05	0.32	0.17
<i>Vernonanthura petiolaris</i> (DC.) H. Rob.	1	1	0.06	0.15	0.07	0.28	0.13
<i>Terminalia cf. januarensis</i> DC.	1	1	0.06	0.15	0.04	0.25	0.1
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	1	1	0.06	0.15	0.04	0.25	0.1
<i>Nectandra grandiflora</i> Nees & C. Mart. ex Nees	1	1	0.06	0.15	0.04	0.25	0.1
<i>Rhodostemonodaphne macrocalyx</i> (Meisn.) Rohwer ex Madriñán	1	1	0.06	0.15	0.03	0.24	0.09
<i>Eugenia neoaustralis</i> Sobral	1	1	0.06	0.15	0.03	0.24	0.09
<i>Myrceugenia campestris</i> (DC.) D. Legrand & Kausel	1	1	0.06	0.15	0.02	0.24	0.09
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax	1	1	0.06	0.15	0.02	0.23	0.08
<i>Byrsonima</i> sp Rich. ex Kunth	1	1	0.06	0.15	0.01	0.23	0.08
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	1	1	0.06	0.15	0.02	0.23	0.08
<i>Campomanesia neriiflora</i> (O. Berg) Nied.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.23	0.08
<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.23	0.08
<i>Quiina glaziovii</i> Engl.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.23	0.08
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.23	0.08
<i>Salacia cf. elliptica</i> (Mart. ex Schult.) G. Don	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Mabea brasiliensis</i> Müll. Arg.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Machaerium</i> sp1 Pers.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Vantanea compacta</i> (Schnizl.) Cuatrec.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Nectandra puberula</i> (Schott) Nees	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Cedrela odorata</i> L.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Mollinedia oligotricha</i> Perkins	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Eugenia cuprea</i> (O. Berg) Mattos	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Eugenia excelsa</i> O. Berg	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Myrtaceae</i> sp2 Juss.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Quiina magallano-gomesii</i> Schwacke	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.08
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	1	1	0.06	0.15	0.01	0.22	0.07

NInd – Número de indivíduos, NAm – Número de unidades amostrais (número de subparcelas com a referida espécie), RelDe – Densidade relativa, RelFr – Frequência relativa, RelDo – Dominância relativa, VI – Valor de importância e IVC – Índice do valor de cobertura.

O índice de diversidade de Shannon-Weiner de $H' = 3,7$ nats/ind. e equabilidade de $J' = 0,7$ demonstrou que a comunidade da área é bastante diversa, entretanto a distribuição dos indivíduos pelas espécies é desigual. Outros estudos (Medeiros & Aidar, 2011; Padgurschi; 2010) também situados no Núcleo Santa Virgínia tiveram valores semelhantes aos índices do

presente estudo, $H' = 3,6$ nats/ind. e $J = 0,7$. Enquanto isso, cotas altimétricas menores detiveram maiores índices de diversidade de Shannon (Mantovani, 1993 – $H' = 4,2$ nats/ind.; Rochelle, 2008 – $H' = 4,5$ nats/ind.) confirmando a hipótese de que há uma tendência à redução da diversidade com um aumento da altitude. Uma vez que as condições ambientais impostas pelas altas altitudes, como redução da temperatura, eventos frequentes de neblina, altas taxas de precipitação e menor insolação, limitam a ocorrência de diversas espécies e reduzem assim, os índices de diversidade (Tabarelli & Mantovani, 1999).

Considerando a riqueza de espécies, as famílias mais diversas foram representadas por Myrtaceae (25 espécies), Lauraceae (16), Monimiaceae (9), Meliaceae (8), Rubiaceae (8), Fabaceae (7), Asteraceae (6), Sapindaceae (6), Melastomataceae (5) e Primulaceae (5), as quais somam 70,37% do total de espécies da amostra. Dentre as famílias menos diversas, todas representadas por somente 1 espécie, estão Anacardiaceae, Aquifoliaceae, Arecaceae, Cannabaceae, Cardiopteridaceae, Combretaceae, Humiriaceae, Marcgraviaceae, Olacaceae, Phyllanthaceae, Phytolaccaceae, Piperaceae e Thymelaeaceae. Com relação aos gêneros, os que obtiveram o maior número de espécies foram *Mollinedia* (Monimiaceae) com 9 espécies, seguido de *Eugenia* e *Myrcia* (Myrtaceae) ambos com 6 espécies, *Ocotea* (Lauraceae) com 5 espécies e *Inga* (Leguminosae) com 4 espécies.

Em contrapartida, quando se considera a abundância de indivíduos, as famílias Euphorbiaceae com somente 3 espécies, sendo *Alchornea triplinervia* a mais abundante (235 indivíduos) e Arecaceae representada somente por *Euterpe edulis* contribuem com 247 e 267 indivíduos, respectivamente. Outras famílias também abundantes em indivíduos foram Myrtaceae (170 ind.), Cyatheaceae (117 ind.) e Lauraceae (112 ind.). Essas famílias juntas perfizeram um total de aproximadamente 54% do total de indivíduos presentes na área de amostragem.

As famílias com maiores valores de importância (VI) foram Euphorbiaceae (47,6), Arecaceae (34,4), Myrtaceae (24,3), Cyatheaceae (16,28), Lauraceae (16,4), Melastomataceae (17,8), Rubiaceae (12,3), Leguminosae (10,8) e Monimiaceae (10,6), as quais juntas representaram 63,8% do VI total. Essas famílias detêm grande importância pela elevada abundância de indivíduos de suas espécies na amostragem, pelo porte e área basal de seus representantes (Medeiros, 2009). Considerando somente os indivíduos vivos, as 10 espécies com maior VI da amostragem representaram aproximadamente 50% do total. Membros da espécie

Euterpe edulis, *Miconia cabussu*, *Myrcia spectabilis* e da família Cyatheaceae foram abundantes e frequentemente encontrados ao longo na parcela, fato que culminou em alto VI (28,6; 7,8; 6,9 e 11,7 respectivamente). As espécies *Alchornea triplinervia* (45,4), *Tibouchina pulchra* (6,9), *Licania hoehnei* (6,3) e *Guapira opposita* (6,2), por sua vez, tiveram os valores de importância aumentados tanto pela abundância, quanto pela dominância e volume de floresta ocupado, parâmetro principalmente determinado pela altura e área basal.

As famílias encontradas na amostragem, especialmente Arecaceae, Cyatheaceae, Fabaceae, Lauraceae, Myrtaceae e Rubiaceae, foram semelhantes às encontradas em outros estudos também sediados na Serra do Mar (Tabarelli & Mantovani, 1999; Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Rochelle, 2008; Padgurschi *et al.*, 2011; Medeiros & Aidar, 2011). Além disso, essas famílias são encontradas frequentemente em formações Atlânticas e Montanas, juntamente com a baixa quantidade de trepadeiras lenhosas, abundância de epífitas, samambaias e bambus, confirmando a fisionomia da área (Mantovani, 1993). A presença da família Monimiaceae com 52 indivíduos e 9 espécies no hectare de estudo confirma a hipótese de Peixoto (1987) e Padgurschi (2011) de que essa espécie caracteriza Florestas Montanas no sudeste do Brasil.

Os principais gêneros encontrados também são indicadores de florestas atlânticas em amplo espectro altitudinal, inclusive altas altitudes: *Eugenia*, *Miconia*, *Ocotea*, *Myrcia*, *Mollinedia*, *Inga*, *Solanum*, *Tibouchina* e *Psychotria*. Bem como algumas espécies também presentes na amostragem: *Casearia obliqua*, *Cecropia glaziovii*, *Cryptocarya saligna*, *Heisteria silvianii*, *Mollinedia argyrogyna*, *Nectandra puberula* e *Schefflera angustissima*. (Oliveira-Filho & Fontes, 2000).

A família Arecaceae foi representada somente pela espécie *Euterpe edulis*, o palmito-juçara. Os frutos produzidos, cerca de 377.000ha⁻¹ano⁻¹ (Reis & Kageyama, 2000), são fontes de alimento para muitas espécies de mamíferos e aves, os quais são responsáveis pela dispersão e conseqüente abundância dessa espécie (Galetti & Chivers, 1995). A família Cyatheaceae predominou nas partes mais baixas da encosta, enquanto que indivíduos de Arecaceae tiveram ampla distribuição ao longo da parcela inclusive nas partes mais altas da encosta, contudo, quando co-ocorrem podem ser competidores, uma vez que ambas formam populações densas em regiões montanhosas e compartilham habitat e hábito semelhantes. (Tryon & Tryon, 1982),

Assim como em outros estudos de levantamento florístico e fitossociológico no Núcleo Santa Virgínia, foram encontrados 6 indivíduos de uma espécie ainda não descrita de *Miconia*

Ruiz & Pav. (Melastomataceae), a qual foi primeiramente identificada pelo Projeto Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo/FAPESP e no presente trabalho foi representada como *Miconia sp1*. Das espécies encontradas na área de estudo (Tabela 02), 15 estão na lista da União Internacional para Conservação da Natureza (IUCN - <http://www.iucnredlist.org/>) da flora brasileira ameaçada de extinção no estado de São Paulo, dentre elas *Chrysophyllum viride* (Sapotaceae), *Myrceugenia myrcioides* (Myrtaceae), *Ocotea aciphylla* (Lauraceae), *Mollinedia argyrogyna* (Monimiaceae), *Solanum cinnamomeum* (Solanaceae) na classe de baixo risco, *Euterpe edulis* (Arecaceae), *Ocotea catharinensis* (Lauraceae), *Trichilia silvatica* (Meliaceae), *Mollinedia engleriana* (Monimiaceae), *Campomanesi neriiflora* (Myrtaceae), *Eugenia parasina* (Myrtaceae) e *Myrceugenia campestris* (Myrtaceae) na classe de espécies vulneráveis, *Cedrela fissilis* (Meliaceae), *Inga lanceifolia* (Leguminosae) na classe das espécies em risco de extinção e *Mollinedia glabra* (Monimiaceae) na classe das espécies em risco crítico.

O diâmetro e altura máxima obtidas foram de 108,2 cm e 35,5 m, respectivamente. Valores de densidade ($1.704 \text{ ind ha}^{-1}$) e área basal ($31,9 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$) foram semelhantes aos encontrados em outros estudos também desenvolvidos no Núcleo Santa Virgínia/PESM. Medeiros & Aida (2011) em uma comunidade vegetal com 35 anos de regeneração verificaram densidade de $1.743,3 \text{ ind ha}^{-1}$ e o valor de área basal $28,5 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, enquanto que Tabarelli & Mantovani (1999) obtiveram para um trecho de floresta com 40 anos de idade, $2.735 \text{ ind ha}^{-1}$ e $33,4 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$.

A distribuição de todas as árvores vivas em classes diamétricas gerou um gráfico com exponencial negativo ou configuração de "J-invertido" não balanceado, isto é, houve predomínio de indivíduos jovens em classes iniciais de regeneração com menores classes e decréscimo acentuado no sentido das classes maiores (Figura 5). As duas primeiras classes (DAP até 20cm) detiveram cerca de 86% do total de indivíduos amostrados, seguido das classes com DAP até 40cm com 12% e as demais classes com os 2% restantes do total de indivíduos. O diâmetro médio encontrado para toda a amostragem foi 12,8cm, sendo os maiores valores referentes a indivíduos das espécies *Alchornea triplinervia* (108,3cm), *Chrysophyllum viride* (79,62cm), *Pouteria caimito* (67,10cm), *Inga marginata* (65,6cm), *Rapanea leuconeura* (54,2cm).

O padrão "J invertido" de classes de diâmetro é comum em florestas tropicais com diversidade de idade e composição e representa a distribuição etária de uma comunidade, visto que há uma relação direta entre incremento do diâmetro e idade da planta (Oliver & Larson,

1996). Além disso, ele indica uma condição de estabilidade e autoregeneração da comunidade, afinal há um predomínio de indivíduos recrutados em relação aos adultos (Scolforo *et al.*, 1998; Silva & Nascimento, 2001). A grande diferença entre as frequências de indivíduos nas primeiras classes e nas últimas indica que o ciclo de vida foi bloqueado por algum fato passado, como o abate seletivo de árvores maiores (Neves & Peixoto, 2008).

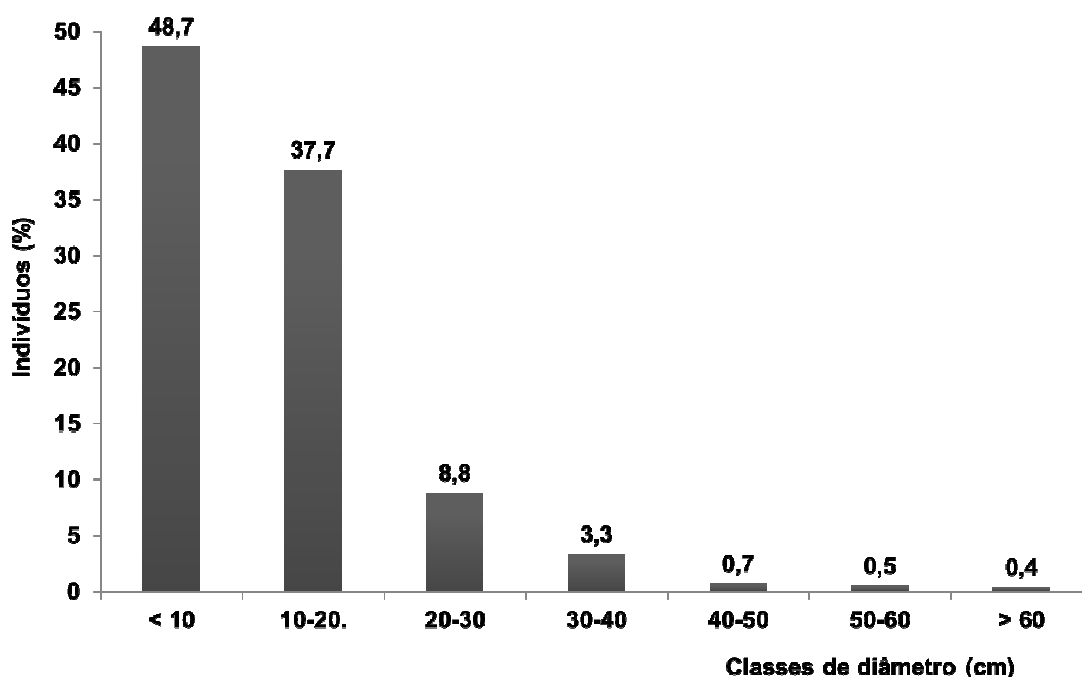


Figura 5. Porcentagem da distribuição dos indivíduos por classes de diâmetro na amostragem. Os valores acima das barras correspondem à porcentagem total de indivíduos para o componente referido.

As distribuições dos indivíduos por classes de altura (Figura 6) revelaram uma baixa estatura geral com uma média de 10,3m, resultado semelhante a outros estudos desenvolvidos em Mata Atlântica (Ogata & Gomes, 2006; Pardgurschi, 2010; Medeiros & Aidar, 2010). A maioria dos indivíduos (74%) da amostragem compreende uma altura entre 6-16m, em contrapartida menos de 5% dos indivíduos têm altura entre 18-26m. Os indivíduos mais altos são membros das espécies *Alchornea triplinervia* (1 indivíduo com 25m, 1 com 23 e 3 com 22m), *Sloanea monosperma* (1 ind. com 23m), *Calyptanthus strigipes* (1 com 23m), *Schefflera angustissima* (2 ind. com 22m), *Licania hoehnei* (1 ind. com 22m), *Hyeronima alchorneoides* (1

ind. com 22m), *Tibouchina pulchra* (2 ind. com 22m), *Inga marginata* (1 ind. com 22m), além de 1 indivíduo da família Lauraceae (25m) cuja coleta não foi possível. Estas espécies podem ser consideradas emergentes ao dossel da comunidade estudada, sendo algumas representantes das classes sucessionais secundárias iniciais (*Alchornea triplinervia*, *Schefflera angustissima*, *Hyeronima alchorneoides*, *Tibouchina pulchra*, *Inga marginata*) e outras da classe de secundárias tardias (*Calypttranthes strigipes*, *Sloanea monosperma* e *Licania hoehnei*).

Fabaceae, assim como verificado por Guilherme *et al.*, (2004) para a floresta ombrófila do sul do estado de São Paulo, foi representada por indivíduos de grande porte constituintes do dossel da floresta, juntamente com membros da família Lauraceae, Elaeocarpaceae e Phyllanthaceae. Por outro lado, representantes das famílias Cyatheaceae e Arecaceae (*E. edulis*) são típicas do sub-bosque da área estudada, já que possuem em média 5,3 e 10,9m de altura.

Em florestas de altas altitudes as condições ambientais são diferenciadas das florestas de terras baixas e culminam em estruturas florestais também distintas. As baixas temperaturas do solo e do ar são associadas a fortes ventos e alta incidência de nuvens e neblinas, as quais reduzem a irradiação solar anual (Souza Neto *et al.*, 2011). Além disso, em decorrência da alta declividade do terreno, a energia luminosa é distribuída de forma assimétrica (Alves *et al.*, 2010). Assim, indivíduos nessas condições tendem a crescer mais em diâmetro em detrimento da altura, constituindo um dossel mais baixo com copas largas (Lawton, 1984; Alves & Santos, 2002).

Segundo a classificação sucessional, a categoria “Não caracterizada” detém 20 espécies (14%), “Pioneira” 14 espécies (9,8%), “Secundária inicial” 32 espécies (22,4%) e “Secundária tardia” 77 espécies (54%) (Figura 7). Segundo Tabarelli & Mantovani (1999), a representatividade das famílias Myrtaceae e Lauraceae na amostragem, ambas majoritariamente Secundárias tardias, podem indicar o estágio sucessional da fisionomia estudada. Uma vez que principalmente membros de Myrtaceae constituem o sub-bosque de florestas maduras, indicam o estágio de conservação da floresta e predominam em formações florestais de toda a costa Atlântica especialmente sob influência de neblina (Peixoto & Gentry, 1990).

Em Budowski (1963) há importantes considerações acerca do processo de sucessão secundária tropical, baseado na análise dos estádios sucessionais, grupos funcionais e composição de espécies. Segundo esse autor, florestas mais maduras tendem a apresentar uma redução da velocidade de mudança da composição florística e, portanto, um estado mais estável

na comunidade vegetal, somado à presença de um gradiente de substituição de espécies intolerantes por tolerantes à sombra, diminuição da viabilidade das sementes e da abundância de gramíneas e de lianas. Além disso, verifica-se um aumento da densidade da madeira, da heterogeneidade e da abundância de palmeiras e de epífitas,

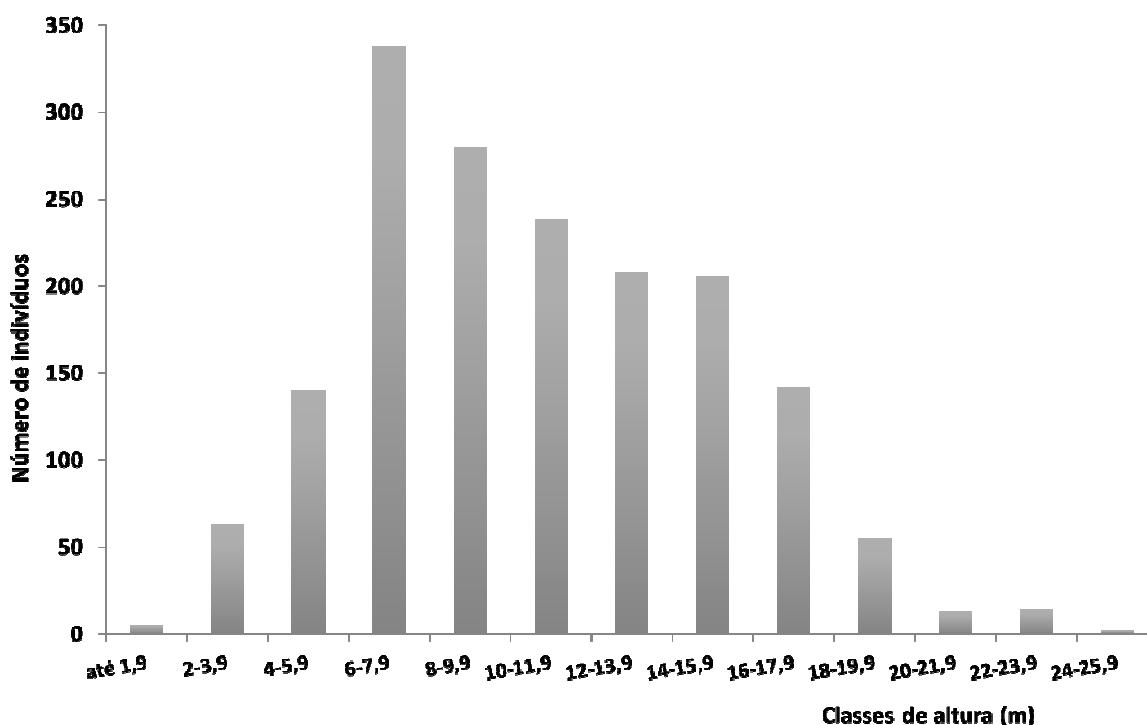


Figura 6. Distribuição dos indivíduos pelas classes de altura presentes na fisionomia estudada no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar – SP.

A abundância de indivíduos (853 ind.) da categoria secundária inicial, presença de espécies consideradas típicas de ambientes muito perturbados, como *Vernonia sp* Schreb, *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg., *Hyeronima alchorneoides* Allemão e *Casearia decandra* Jacq. (Lorenzi 2002a, 2002b), o passado de exploração madeireira, uma grande quantidade de clareiras e diversas touceiras de bambu indicam que a área em estudo apresenta-se em estágio secundário inicial de sucessão ecológica. Contudo, a diversidade de espécies e abundância de indivíduos (575 ind.) da categoria secundária tardia sugerem que a fase inicial de regeneração está avançando para uma condição mais tardia (Ghazoul & Sheil, 2010).

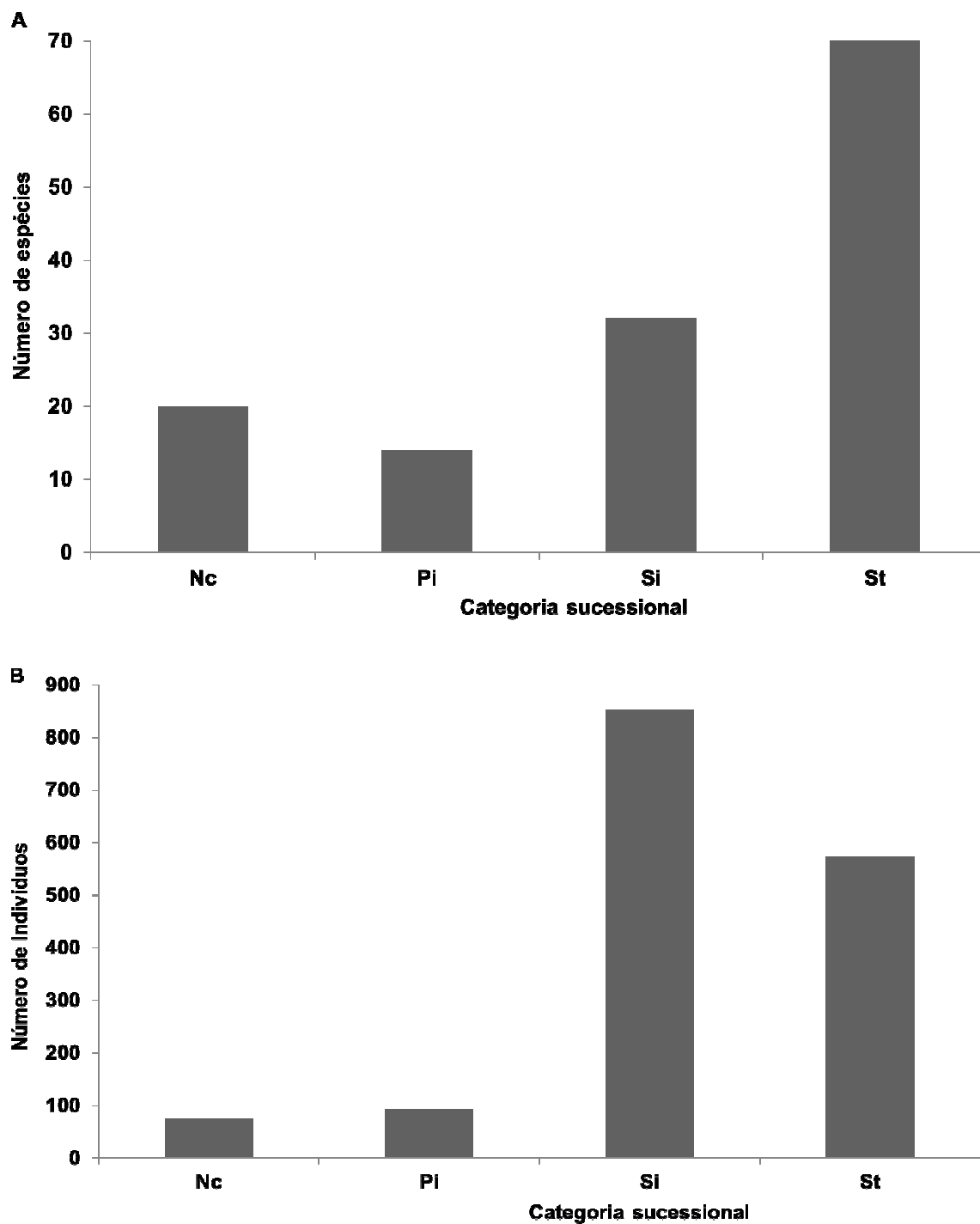


Figura 7. Distribuição dos indivíduos e das espécies em suas respectivas estratégias de regeneração. (A) Distribuição das espécies amostradas em suas categorias sucessionais; (B) Distribuição dos indivíduos amostrados nas categorias sucessionais. Nc – não caracterizada; Pi – pioneiras; Si - secundárias iniciais e St – secundárias tardias.

Os cálculos de biomassa aérea a partir de modelos alométricos indicaram que a biomassa acumulada nas espécies amostradas somam um total de 166,3 Mg ha⁻¹, sendo as árvores com o maior valor de biomassa (155,6 Mg ha⁻¹ ou 93,6%), seguido pelas palmeiras (9,2 Mg ha⁻¹ ou 5,5%) e samambaias (1,5 Mg ha⁻¹ ou 0,9%). Medeiros & Aida (2011) verificaram que em FODM em estágio secundário inicial de regeneração a quantidade de biomassa aérea é semelhante ao presente estudo, 189,2 Mg ha⁻¹. O resultado ligeiramente superior pode ser decorrente de erros de extrapolação, uma vez que a área amostrada por esses autores foi de 0,2 ha e o resultado estimado para 1ha, diferentemente do presente estudo no qual foi levantado exatamente 1ha de floresta. Padgurschi (2010) e Alves *et al.* (2010) obtiveram resultados superiores de biomassa para FODM em floresta madura, 282,6 Mg ha⁻¹ e 271,7 Mg ha⁻¹ respectivamente. Esse resultado pode ser devido ao estágio de sucessão da área, uma vez que o passado de exploração e corte de madeira rompeu o ciclo de desenvolvimento dos indivíduos e culminou em baixos valores de diâmetro da floresta em regeneração (Houghton *et al.*, 2009).

A biomassa aérea viva varia amplamente em florestas neotropicais devido às diferenças regionais no tamanho dos caules, altura e densidade de madeira dos indivíduos, composição de espécies, fertilidade do solo e topografia, bem como com o distúrbio (Vieira *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2005; Rolim *et al.*, 2005; Sarmiento *et al.*, 2005; Malhi *et al.*, 2006; Vieira *et al.*, 2008; Nogueira *et al.*, 2008). Tendências gerais para florestas de altas altitudes é um declínio na estatura florestal e redução da biomassa aérea, enquanto há um aumento da densidade de madeira (Tanner *et al.*, 1998; Aiba & Kitayama, 1999; Kitayama & Aiba, 2002; Moser *et al.*, 2007). Esse padrão é decorrente dos fatores limitantes que agem nessas florestas, especialmente afetando a fotossíntese, transpiração e disponibilidade de nutrientes (Kitayama & Aiba, 2002; Raich *et al.*, 2006). Entretanto, Alves *et al.* (2010) verificaram que a amplitude da altitude em florestas atlânticas é menor e, portanto, essas florestas são exceções ao padrão proposto acima. Em Mata Atlântica a biomassa e a abundância de indivíduos de grande porte sofrem incremento com o aumento da altitude.

O cálculo de biomassa para espécies arbóreas tem como principais variáveis o diâmetro, altura e densidade de madeira, assim, grandes valores de biomassa indicam grandes dimensões ou densidades. Um dos representantes da espécie *Alchornea triplinervia* possui 108,3cm de DAP e 22m de altura apresentou o maior valor de biomassa aérea (6,176 Mg.ha⁻¹). Os outros indivíduos também representativos no cálculo de biomassa foram: *Chrysophyllum viride* (4,786

Mg ha⁻¹; 79,6cm DAP; 19,5 m H e 0,76g.cm⁻³ ρ), *Lauraceae* sp. (3,219 Mg ha⁻¹; 69,1cm DAP; 21 m H e 0,63g.cm⁻³ ρ), *Licania hoehnei* (2,466 Mg ha⁻¹; 52,4cm DAP; 21m H e 0,84g.cm⁻³ ρ), *Inga marginata* (2,162 Mg ha⁻¹; 65,6cm DAP; 17 m H e 0,58g.cm⁻³ ρ) e *Sloanea monosperma* (2,004 Mg ha⁻¹; 67,1 cm DAP; 23 m H e 0,38 g.cm⁻³ ρ).

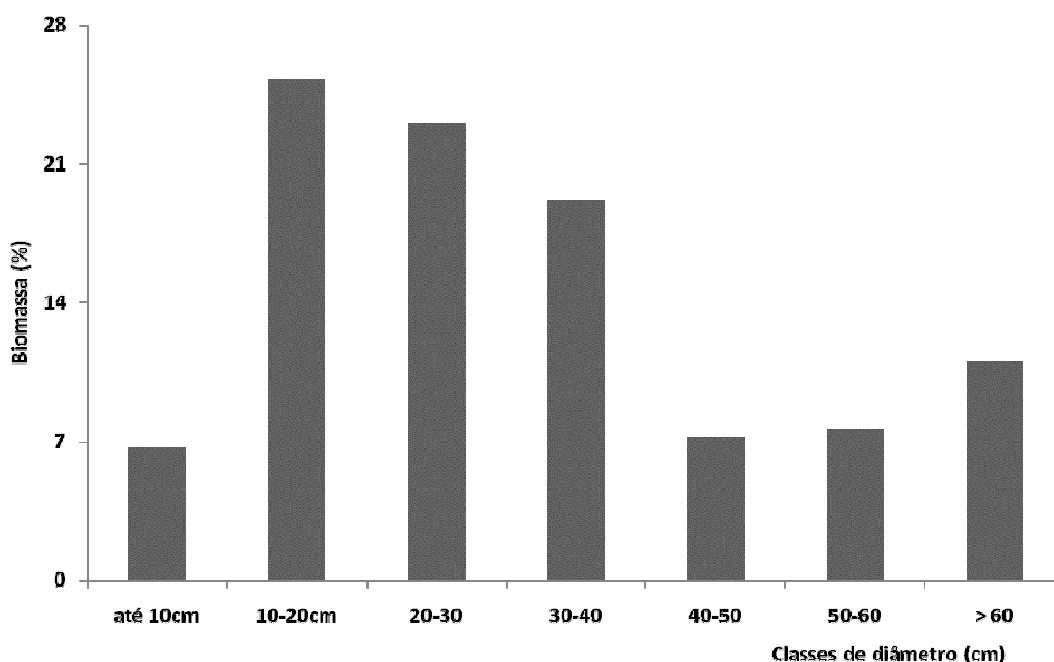


Figura 8. Distribuição percentual da biomassa nas respectivas classes de diâmetro.

Uma avaliação comparativa entre valores de biomassa e os parâmetros envolvidos no cálculo, revelou que a presença de indivíduos de grande porte favoreceu o incremento desse valor. A figura 8 apresenta a porcentagem de biomassa de acordo com a classe de diâmetro. Indivíduos com DAP igual ou superior a 40 cm, mesmo que fracamente representados na área amostrada (1,6%), detiveram influência na biomassa total calculada, representando 26% dela (43 Mg ha⁻¹) desse valor. Assim como, alturas superiores a 20 m (1,7% do total) representam 20% da biomassa calculada (33,8 Mg ha⁻¹) e densidade de madeira igual ou superior a 0,8 g.cm⁻³ (11% da amostragem total) detiveram 10,8% da biomassa total (18,02 Mg ha⁻¹). Em contrapartida, a diâmetros inferiores a 10 cm, mesmo que fortemente representativos na parcela (48,7%) detêm somente 6,7% ou 11,1 Mg ha⁻¹ da biomassa total. Medeiros & Aidar (2011) em Floresta Ombrófila Densa Montana verificaram que diâmetros até 13cm compreendiam 60% dos

indivíduos na parcela e 7,4% da biomassa total, semelhante ao resultado de Vieira *et al.* (2004) em floresta na Amazônia Central, no qual árvores com diâmetro entre 10 e 29,9 cm corresponderam cerca de 80% do total de indivíduos amostrados e contribuíram apenas com 26,4 a 32,9% da biomassa total estimada.

Nascimento & Laurance (2002) apontaram que cerca de 50% da biomassa é correspondente à quantidade de carbono. Assim, a área de estudo estoca 83,16 Mg ha⁻¹ de carbono, enquanto, Padgurschi (2010), Medeiros & Aidar (2011), Vieira *et al.* (2011) encontraram na mesma fisionomia 141,31 Mg.ha⁻¹; 112,7 Mg.ha⁻¹; 126,72 Mg.ha⁻¹ de carbono estocado na biomassa aérea. Vieira *et al.* (2011) verificaram que em floresta Montana a maior parte do carbono e nitrogênio estocados estão na biomassa subterrânea.

Importante destacar que eventuais erros de estimativa na altura das plantas por ter sido realizado visualmente podem ter comprometido a estimativa de biomassa para alguns indivíduos. Ainda, ressaltar que no presente estudo foram consideradas somente as espécies arbóreas vivas para a estimativa de biomassa, excluindo componentes extremamente abundantes e importantes para a fisionomia estudada, como os bambus, lianas, epífitas, biomassa subterrânea e aérea morta (Vieira *et al.*, 2008). Além disso, estimativas de biomassa em florestas tropicais ainda são escassas e incertas, impossibilitando medidas reais de estoque de carbono (Houghton, 2007; Houghton *et al.*, 2009).

Conclusão

Os resultados obtidos neste trabalho foram semelhantes aos encontrados em outros estudos também sediados na Serra do Mar, inclusive em FODM. A área amostrada teve riqueza de espécies e abundância de indivíduos das famílias Arecaceae, Cyatheaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Myrtaceae e Rubiaceae, típicas de Florestas Ombrófila Densa. Os índices de diversidade (Shannon) e equabilidade (Pielou) demonstram que a área é bastante diversa, entretanto a distribuição dos indivíduos pelas espécies é desigual, talvez influenciado pelas condições climáticas e ambientais dessa fisionomia vegetal.

A área amostrada apresenta-se em estágio secundário inicial de regeneração, contudo avançando para uma condição mais tardia, visto a grande quantidade de indivíduos e espécie na categoria secundária tardia e baixa quantidade de pioneiras. Fato também confirmado pelo histórico de utilização passado da área de estudo.

A avaliação da biomassa aérea demonstrou que o estágio de sucessão da área influencia na biomassa acumulada, isto é, florestas secundárias tendem a apresentar indivíduos com diâmetros menores e, conseqüentemente, menores valores de biomassa acumulada.

Referência bibliográficas

- Aiba, S. & Kitayama, K. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140:139–157.
- Aidar, M.P.M.; Schmidt, S.; Moss, G; Stewart, G.R. & Joly, C.A. 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant Cell and Environment* 26: 389-399.
- Alves, L.F. & Santos, F.A.M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, southeast Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 245–260.
- Alves, L.F.; Vieira, S.A.; Scaranello, M.A.; Camargo, P.B.; Santos, F.A.M.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260:679–691.
- Angiosperm Phylogeny Group/APG. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105-121.
- Brown, S. & Lugo, A.E. 1984. Biomass of tropical forests: a new estimate based on forest volumes. *Science* 223:1290–1293.
- Budowski, G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba* 13(1): 42-44
- Campos, M.M.S. 2009. Ecofisiologia do uso de nitrogênio em espécies arbóreas da floresta ombrófila densa das terras baixas, Ubatuba, SP. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica IBT/SMA, São Paulo, 102 p.
- Catharino, E.L.M.; Bernacci, L.C.; Franco, G.A.D.C.; Durigan, G. & Metzger, J.P. 2006. Aspectos da composição e diversidade do componente arbóreo das florestas da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00306022006>. ISSN 1676-0603.

- Chave, J.; Andalo, C.; Brown, S.; Cairns, M.; Chambers, J.C.; Eamus, D.; Fölster, H.; Fromard, F.; Higuchi, N.; Kira, T.; Lescure, J.; Nelson, B.W.; Ogawa, H.; Puig, H.; Riéra, B. & Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- Chave, J.; Muller-Landau, H.C.; Baker, T.R.; Easdale, T.A.; Ter Steege, H. & Webb, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356-2367.
- Dias, A.T.C.; Mattos, E.A.; Vieira, S.A.; Azeredo, J.V. & Scarano, F.R. 2006. Aboveground biomass stock of native woodland on a Brazilian sandy coastal plain: Estimates based on the dominant tree species. *Forest Ecology and Management* 226: 364-367.
- Fidalgo, O. & Bononi, V.L.R. 1984. Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico. Manual 4. Instituto de Botânica, São Paulo.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55: 73-106.
- França, G.S. & Stehmann, J.R. 2004. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de uma floresta altimontana no município de Camanducaia, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27:19-30.
- Galetti, M. & Chivers, D.J. 1995. Palm harvest threatens Brazil's best protected area of Atlantic forest. *Oryx* 29:225-226.
- Galindo, L. & Câmara, I.G. 2005. Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas. Fundação S.O.S. Mata Atlântica e Conservation International. São Paulo.
- Gandolfi, S.; Leitão Filho, H. & Bezerra, C.L.F. 1995. Levantamento Florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55(4):753-767.
- Gentry, A. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Ghazoul, J. & Sheil, D. 2010. Tropical Rain Forest: Ecology, Diversity and Conservation. Oxford University Press, New York.

- Guilherme, F.A.G.; Morellato, L.P.C. & Assis, M.A. 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 27:725-737.
- Hamilton, L.S.; Juvik, J.O. & Scatena, F.N. (Eds.) 1995. *Tropical Montane Cloud Forests*. Springer, New York.
- Houghton, R.A. 2007. Balancing the global carbon budget. *Annual Review Earth Planet. Science* 35: 313–347.
- Houghton, R.A.; Hall, F. & Goetz, S.J. 2009. Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research* 114, G00E03.
- Joly, C.A.; Aidar, M.P.M.; Klink, C.A.; McGrath, D.G.; Moreira, A. G; Moutinho, P.; Nepstad, D.C.; Oliveira, A. A.; Pott, A.; Rodal, M.J.N. & Sampaio, E.V.S.B. 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51(5/6):331-348.
- Keeling, H.C. & Phillips, O.L. 2007a. The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecology and Biogeography* 16:618–631.
- Kitayma, K. & Aiba, S. 2002. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology* 90: 37–51.
- Kronka, F.J.N.; Nalon, M.A.; Matsukuma, C.K.; Pavão, M.; Ywane, M.S.S.; Kanashiro, M.M.; Lima, L.M.P.R.; Pires, A.S.; Shida, C.N.; Fukuda, J.C.; Guillaumon, J.R.; Barbosa, O.; Barradas, A.M.F.; Borgo, S.C.; Monteiro, C.H.B.; Pontinhas, A.A.S.; Andrade, G.G.; Joly, C.A.; Couto, H.T.Z. & Baitello, J.B. 2003. *O verde em São Paulo. Pesquisa FAPESP* 91:48-53 + Mapa Suplemento.
- Lacerda, M.S. 2001. *Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Lawton, R.O. 1984. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain Forest. *American Journal of Botany* 71: 261–267.
- Letts, M. G. & Mulligan, M. 2005. The impact of light quality and leaf wetness on photosynthesis in north-west Andean tropical montane cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 549-557

- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R. & Harshorn, E.G.S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale elevational gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137-152.
- Lorenzi, H. 2002a. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. v.1. Instituto Plantarum. Nova Odessa.
- Lorenzi, H. 2002b. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. v.2. Instituto Plantarum. Nova Odessa.
- Malhi, Y.; Wood, D.; Baker, T.R.; Wright, J.; Phillips, O.L.; Cochrane, T.; Meir, P.; Chave, J.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Higuchi, N.; Killeen, T.J.; Laurance, S.G.; Laurance, W.F.; Lewis, S.L.; Monteagudo, A.; Neill, D.A.; Nunez-Vargas, P.; Pitman, N.C.A.; Quesada, C.A.; Salomão, R.; Silva, J.N.M.; Lezama, A.T.; Terborgh, J. & Vásquez Martinez, R. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology* 12:1107–1138.
- Mantovani, W. 1993. Estrutura e dinâmica da Floresta Atlântica na Juréia, Iguape, SP. Tese Livre Docente, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Marengo, J.A.; Jones, R.; Alves, L.M.; Valverde, M.C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology* 29 (15): 2241-2255.
- Marrs, R.H.; Thompson, J.; Scott, D. & Proctor, J. 1991. Nitrogen mineralization and nitrification in terra firme forest and savanna soils on Ilha-de-Maraca, Roraima, Brazil, *Journal of Tropical Ecology* 7:123–137.
- Martins, F. R. 1990. Atributos de comunidades vegetais. *Quid.* 9:13-17.
- Martins, F.R. 1991. Estrutura de uma floresta mesófila. UNICAMP, Campinas.
- Medeiros, M.C.M.P. 2009. Caracterização fitofisionômica e estrutural de áreas de Floresta Ombrófila Densa Montana do Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica IBT/SMA, São Paulo. 92p.
- Medeiros, M.C.M.P. & Aida, M.P.M. 2011. Structural variation and content of aboveground living biomass in an area of Atlantic Forest in the State of São Paulo, Brazil. *Hoehnea* 38(3): 413-428.
- Melillo, J.M.; McGuire, A.D.; Kicklighter, D.W.; Moore, B.; Vorosmarty, C.J. & Schloss, A.L. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363:234–238.

- Moser, G.; Hertel, D. & Leuschner, C. 2007. Altitudinal change in LAI and stand leaf biomass in tropical montane forests: a transect study in Ecuador and a pantropical meta-analysis. *Ecosystems* 10, 924–935.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons. New York.
- Nascimento, H.E.M. & Laurence, W.F. 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 168: 311-321.
- Neves, G.M.S. & Peixoto, A.L. 2008. Florística e estrutura da comunidade Arbustivo-arbórea de dois remanescentes em regeneração de floresta atlântica secundária na reserva biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro. *Pesquisas, botânica* 59:71-112 São Leopoldo: Instituto Anchietano de Pesquisas.
- Nogueira, E.M.; Fearnside, P.M.; Nelson, B.W.; França, M.B.; Oliveira, A.C.A. 2008. Tree height in Brazil's 'arc of deforestation': shorter trees in south and southwest Amazonia imply lower biomass. *Forest Ecology and Management* 255: 2963–2972.
- Ogata, H. & Gomes, E.P.C. 2006. Estrutura e composição da vegetação no Parque CEMUCAM, Cotia, SP. *Hoehnea* 33: 371-384.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* 32:793- 810.
- Oliver, C.D. & Larson, B.C. 1996. Forest stand dynamics. John Wiley & Sons. New York.
- Padgurschi, M.C.G. 2010. Composição e estrutura arbórea de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana com taquaras na Mata Atlântica. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 107p.
- Padgurschi, M.C.G.; Pereira, L.S.; Tamashiro, J.Y. & Joly, C.A. 2011. Composição e similaridade florística entre duas áreas de Floresta Atlântica Montana, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*, 11(2):00-00.
- Peixoto, A.L. 1987. Revisão taxonômica do gênero *Mollinedia* Ruiz et Pavon (Monimiaceae, Monimioideae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Peixoto, A.L. & Gentry, A. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo. Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 13(1):19-25.

- Pereira-Silva, E.F.L. 2008. Ecofisiologia do uso de nitrogênio em espécies arbóreas das florestas ombrófila densa submontana e estacional semidescídua, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual da Campinas, São Paulo.
- Pielou, E.C. 1975. Ecological diversity. John Wiley & Sons. New York.
- Raich, J.W.; Russell, A.E.; Kitayama, K.; Parton, W.J. & Vitousek, P.M. 2006. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology* 87, 76–87.
- Reis, A. & Kageyama, P.Y. 2000. Dispersão de sementes do palmitheiro (*Euterpe edulis* Martius - Palmae). In *Euterpe edulis* Martius - palmitheiro: biologia, conservação e manejo (M.S. Reis & A. Reis, eds.). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, p.60-92.
- Rochelle, A.L.C. 2008. Heterogeneidade ambiental, diversidade e estrutura da comunidade arbórea de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas – SP.
- Rolim, S.G.; Jesus, R.M.; Nascimento, H.E.M.; Couto, H.T.Z.; Chambers, J.C. 2005. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia* 142, 238–246.
- Sanchez, M. 2001. Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, Campinas – SP.
- Santos, F.A.M.; Pedroni, F.; Alves, L.F. & Sanchez, M. 1998. Structure and dynamics of tree species of the Atlantic Forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciência* 70(4):Parte II 873-880.
- Sarmiento, G.; Pinillos, M. & Garay, I. 2005. Biomass variability in tropical American lowland rainforests. *Ecotropicos* 18:1–20.
- Scolforo, J.R.S.; Pulz, F.A. & Melo, J.M. 1998. Modelagem da produção, idade das florestas nativas, distribuição espacial das espécies e a análise estrutural. In: J.R.S. Scolforo (org.). Manejo Florestal. UFLA/FAEPE. Lavras. Setzer, J. 1966. Atlas climático e ecológico do Estado de São Paulo. Comissão Interestadual da Bacia Paraná-Uruguai. São Paulo.
- Shepherd, G.J. 2010. FITOPAC 2.1. Campinas, São Paulo.
- Silva, G.C. & Nascimento M.T. 2001. Fitossociologia de um remanescente de mata sobre tabuleiros no norte do estado do Rio de Janeiro (Mata do Carvão). *Revista Brasileira de Botânica* 24(1): 51-62.

- Soethe, N.; Lehmann, J. & Engels, C. 2008. Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 24: 397–406.
- Sousa Neto, E.; Carmo, J.B.; Keller, M.; Martins, S.C.; Alves, L.F.; Vieira, S.A.; Piccolo, M.C.; Camargo, P.; Couto, H.T.Z.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2011. Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, methane and carbon dioxide in a gradient of elevation in the coastal Brazilian Atlantic forest. *Biogeosciences* 8:733– 742.
- Still, C. J.; Foster, P. N. & Schneider, S.H. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398: 608-610.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*. 59 (2):239-250.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane Forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.
- Tanner, E. V. J.; Kapos, V.; Freskos, S.; Healey, J. R. & Theobald, A. M. 1990. Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaica montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 6 (2): 231- 238.
- Tiepolo, G.; Calmon, M. & Feretti, A.R. 2002. Measuring and monitoring carbon stocks at the Guaraqueçaba climate action project, Paraná, Brazil. *In*: K. Lin & J. Lin (eds.) *International Symposium on Forest Carbon Sequestration and Monitoring*. Extension Series Taiwan Forestry Research Institute 153: 98-115.
- Tryon, R. M. & Tryon, A. F. 1982. *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. Springer Verlag, New York.
- Veloso, H.P.; Rangel-Filho, A.L.R. & Lima, J.C. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE. Rio de Janeiro.
- Vieira, S.; De Camargo, P.B.; Selhorst, D.; Da Silva, R.; Huttyra, L. ; Chambers, J.Q.; Brown, I.F.; Higuchi, N.; Dos Santos, J.; Wofsy, S.C.; Trumbore, S.E. & Martinelli, L.A. 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forest. *Oecologia* 140: 468-479.

- Vieira, S.A.; Alves, L.F.; Aïdar, M.P.M.; Araújo, L.S.; Baker, T.; Batista, J.L.F.; Campos, M.C.; Camargo, P.B.; Chave, J.; Delitti, W.B.C.; Higuchi, N.; Honorio, E.; Joly, C.A.; Keller, M.; Martinelli, L.A.; Mattos, E.A.; Metzker, T.; Phillips, O.; Santos, F.A.M.; Shimabukuro, M.T.; Silveira, M. & Trumbore, S.E. 2008. Estimation of biomass and carbon stocks: the case of the Atlantic Forest. *Biota Neotropica* 8. Disponível em <http://www.biotaneotropica.org.br/v8n2/en/abstract?point-ofview+bn00108022008>.
- Vieira, S.A.; Alves, L.F.; Duarte-Neto, P.J.; Martins, S.C. & Veiga, L.G.; Scaranello, M.A.; Picollo, M.C.; Camargo, P.B.; Carmo, J.B.; Sousa Neto, E.; Santos, F.A.M.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2011. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecology and Evolution*. 1:421-434.
- Vitousek, P.M. & Sanford, R.L. Jr. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17:137-167
- Wright, S. J., H. C. Muller-Landau, R. Condit, and S. P. Hubbell. 2003. Shade tolerance, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84:3174–3185.

CAPÍTULO 2

Ecofisiologia do uso de Nitrogênio em Floresta Ombrófila Densa Montana Secundária

RESUMO (Ecofisiologia do uso de Nitrogênio em Floresta Ombrófila Densa Montana Secundária). As florestas tropicais desempenham um papel importante na regulação do clima e nos ciclos biogeoquímicos da Terra. Além de sua relevância frente às mudanças climáticas, o N é um nutriente essencial para o crescimento das plantas e constituinte de muitas biomoléculas. As plantas diferem quanto ao requerimento e à habilidade de utilizar as fontes de N disponíveis no ambiente, fato que possibilita a organização das espécies em categorias sucessionais. Nesse sentido, o presente capítulo teve como objetivo caracterizar a ecofisiologia da utilização de nitrogênio das espécies arbóreas dominantes na Floresta Ombrófila Densa Montana, relacionando essas estratégias com as categorias sucessionais das espécies. O Núcleo Santa Virgínia - Parque Estadual da Serra do Mar sediou o estudo e as espécies dominantes na área foram selecionadas segundo sua importância na estruturação da formação vegetal e conhecimento prévio da fisiologia. Foram avaliadas a atividade potencial e real máxima da enzima nitrato redutase (NR) *in vivo*, conteúdo de nitrato foliar, análise de fluído do xilema e disponibilidade de N mineral *in situ*. Os resultados obtidos em Floresta Ombrófila Densa Montana corroboram com o modelo proposto por Aidar *et al.*, (2003), exceto pela maior atividade da NR em todas as categorias sucessionais no inverno, fato possivelmente decorrente da função dessa enzima na síntese de NO para proteção ao frio. As espécies demonstraram seguir um *continuum* de estratégias de uso de nitrogênio.

Introdução

As florestas tropicais são relativamente ricas em nitrogênio (Galloway *et al.*, 2008) e a ciclagem anual é significativa (Martinelli *et al.*, 1999). Grande quantidade de N entra no sistema por deposição seca, deposição úmida ou fixação, em contrapartida outra parte é perdida por lixiviação, volatilização ou desnitrificação (Vitousek & Sanford, 1986). A ciclagem de N e outros nutrientes no ecossistema são mediados principalmente por microorganismos e, portanto, sofrem influência das mudanças sazonais, variação na precipitação, umidade, pH, temperatura, composição vegetal e estágio sucessional da floresta (Tanner *et al.*, 1998). Os processos de mineralização e nitrificação são cruciais para a nutrição vegetal, visto que disponibilizam a partir

da matéria orgânica, o amônio (NH_4^+) e a partir deste o nitrato (NO_3^-), sendo estas as fontes principais de nitrogênio para as plantas. Segundo Attiwill & Adams (1993) aproximadamente 25% da matéria orgânica do solo é mineralizada em florestas tropicais por ano, sendo que nem esse evento nem tampouco a nitrificação são inibidas em condições de baixo pH.

Bizuti (2011) e Vieira *et al.* (2011) verificaram que dentre as fisionomias da Mata Atlântica, a Floresta Ombrófila Densa Montana apresenta maior concentração de N no solo. Segundo Martins (2010), apesar de maior quantidade de N estar disponível nas camadas superiores do solo ($6,8 \pm 3,1 \text{ g.kg}^{-1}$), o estoque desse nutriente se dá nas camadas mais profundas (0,5-0,7m), devido à lixiviação do íon nitrato pelas águas das chuvas. Somado a isso, a Floresta Ombrófila Densa Montana, que recobre a encosta da Serra do Mar, é considerada a formação florestal mais antiga remontando sua origem ao Cretáceo (Rizzini, 1997). Assim, essa condição corroborou com a premissa de Walker & Syers (1976) de que solos geologicamente mais antigos apresentam riqueza de N.

Diversos estudos apontam que a queima de combustíveis fósseis, a liberação de N industrial, o cultivo intenso de leguminosas e o uso de fertilizantes (Galloway *et al.*, 2004) já dobraram a taxa de entrada do N nos ecossistemas terrestres. As consequências dessa deposição são especialmente conhecidas para florestas temperadas e indicam que a resposta inicial a essa deposição seria um incremento das taxas fotossintéticas e sequestro de carbono (Höglberg, 2007). Por outro lado, a disponibilidade de nitrogênio por longos períodos de tempo tende a estimular a nitrificação do solo e consequente acidificação e perda de cátions. Como as florestas tropicais são submetidas a condições naturais diferentes das florestas temperadas, como alta disponibilidade de N, solos ácidos e maior propensão à perda de N por lixiviação ou por perdas gasosas, estudos mais aplicados devem ser realizados para elucidar o efeito da deposição de N nesses ecossistemas (Schmidt *et al.*, 1998; Phoenix *et al.*, 2006). Contudo, de maneira geral, uma condição edáfica rica em N provocaria sérios impactos ambientais e ao metabolismo da planta (Wellburn, 1990), alterações no balanço de nutrientes, na estrutura e composição das comunidades, redução da riqueza de espécies e perdas da biodiversidade (Wedin & Tilman, 1996; Vitousek *et al.*, 1997; Zavaleta *et al.*, 2003; Stevens *et al.*, 2004; Suding *et al.*, 2005).

O nitrogênio (N) é o nutriente mais importante para o crescimento e a produtividade das plantas, sendo constituinte de biomoléculas essenciais como ATP, NADH, NADPH, clorofila, proteínas e enzimas (Harper, 1994). Somado a isso, ele é limitante na regulação da produção,

estrutura e função das populações vegetais (Rentsch *et al.*, 2007). As plantas terrestres utilizam diferentes formas desse nutriente, dentre elas N mineral (NO_3^- e NH_4^+), óxidos de nitrogênio (NO_x), N_2 molecular através da fixação (simbiótica e não simbiótica) e N orgânico (aminoácidos e peptídeos). O conhecimento da estratégia de uso de nitrogênio pelas plantas é uma ferramenta útil para a categorização de espécies em grupos ecológicos de sucessão, tais como: espécies pioneiras, secundárias iniciais ou secundárias tardias (Pate *et al.*, 1993; Stewart *et al.*, 1993; Aidar *et al.*, 2003, Pereira-Silva, 2008).

O nitrato é a forma de nitrogênio inorgânico mais disponível para as plantas superiores em solos úmidos. Após ser absorvido pelas raízes através de transportadores específicos pode ser reduzido no citosol pela enzima nitrato redutase (NR) a nitrito (NO_2^-) e convertido a amônio (NH_4^+) no plastídio, através da enzima redutase do nitrito (RNi). O amônio é, então, incorporado em aminoácidos pelas enzimas sintetase da glutamina (GS) e sintase do glutamato (GOGAT), formando glutamina (GLN), glutamato (GLU), as quais servem de substrato para a reação de transaminação que produz todos os outros aminoácidos e seus metabólitos (Crawford, 1995). A enzima glutamato desidrogenase (GDH) também pode catalizar a reação de formação do glutamato a partir do amônio (Bredemeier & Mundstock, 2000) (Figura 9).

A assimilação do N após a absorção de sua forma inorgânica pelas raízes envolve processos de redução do nitrato a amônio e a incorporação desse último em aminoácidos. A taxa e a quantidade de nitrogênio assimilado pelas plantas dependem da atividade das enzimas envolvidas no metabolismo do nitrogênio e da disponibilidade de energia necessária para os processos de assimilação. Essa incorporação pode se dar na folha ou na raiz, quando na raiz o transporte via xilema é verificado na forma de aminoácidos e quando na folha, o nitrato predomina. Andrews (1986) postulou que a localização preferencial para assimilação do nitrato depende do nível de nitrato no solo. Assim, segundo esse trabalho, quando há baixa disponibilidade de nitrato no solo, a atividade da enzima nitrato redutase é restrita quase que exclusivamente às raízes e os aminoácidos predominam na seiva do xilema. Os aminoácidos produzidos, bem como a quantidade de carboidratos e troca de prótons na H^+ ATPase são mecanismos reguladores da assimilação de N nas plantas (Bredemeier & Mundstock, 2000).

A NR é a principal enzima no metabolismo de assimilação de nitrato e regulação do N. Sua síntese pode ser induzida principalmente pelo nitrato e sua atividade regulada pela disponibilidade de NADH no tecido foliar, carboidratos, molibdênio no solo, amônio,

aminoácidos, luz e alto CO_2 associado, fatores que incrementam a fotossíntese e consequentemente energia para assimilação de N (Schrader & Thomas, 1981; Smirnov *et al.*, 1984). Sua inativação, por sua vez, pode ser decorrente da alta disponibilidade de produtos finais da reação (Beevers & Hageman, 1980; Solomonson & Barber, 1990).

Todo o mecanismo de incorporação de N demanda 10 elétrons e 12 moléculas de ATP, sendo seu processo de assimilação mais eficiente na folha onde os elétrons requeridos para a redução são fornecidos diretamente pelas reações fotoquímicas, sem competição com a fixação do gás carbônico (Sodek, 2004). A exigência energética para assimilação do NO_3^- é maior do que a demanda de energia para a assimilação do NH_4^+ , principalmente pelo fato de que o NH_4^+ é diretamente incorporado, sem processo redutivo, em aminoácidos. Segundo Bloom *et al.*, (1992), o metabolismo do NO_3^- em cevada consumiu 23% de toda energia produzida na raiz, enquanto que NH_4^+ demandou 14%. Segundo Pate (1983), as formas de N assimilado seguem a seguinte sequência considerando o custo relativo: fixação N_2 (no caso das leguminosas) > NO_3^- > NH_4^+ . Contudo, plantas de ambientes tropicais, especialmente em condições ótimas de luminosidade e umidade, tendem a absorver preferencialmente o nitrato em detrimento do amônio e assimilá-lo nas folhas, onde a demanda energética para esse processo é suprida pela alta atividade fotossintética.

O amônio também pode ser absorvido pelas plantas em baixos níveis e deve ser rapidamente convertido e combinado com carbono antes de ser transportado para outras partes da planta (Schrader & Thomas, 2001). As plantas assimilam o NH_4^+ próximo ao sítio de absorção ou produção a fim de evitarem os danos de sua toxicidade. Quando acumulado, ele dissipa o gradiente eletroquímico de H^+ gerado entre os dois lados da membrana, o qual é importante para o transporte de elétrons tanto para a fotossíntese e respiração quanto para o sequestro de metabólitos no vacúolo (Taiz & Zeiger, 2002).

Quando não transportado via xilema até os ramos foliares e assimilado, o nitrato pode ser acumulado ou estocado nos vacúolos. Quando acumulado nos vacúolos ou em outros sítios onde a enzima NR não ocorre, esse nutriente inorgânico serve como uma reserva, sendo translocado para sítios de redução quando houver necessidade. Além da importância conhecida do N inorgânico, tem sido demonstrado que o N orgânico é uma fonte igualmente importante para comunidades de plantas em uma grande amplitude climática e edáfica (Näsholm *et al.*, 1998;

Schmidt & Stewart, 1999; Paungfoo-Lonhienne *et al.*, 2008), porém ainda existem poucos estudos com essa abordagem, especialmente em ambientes tropicais.

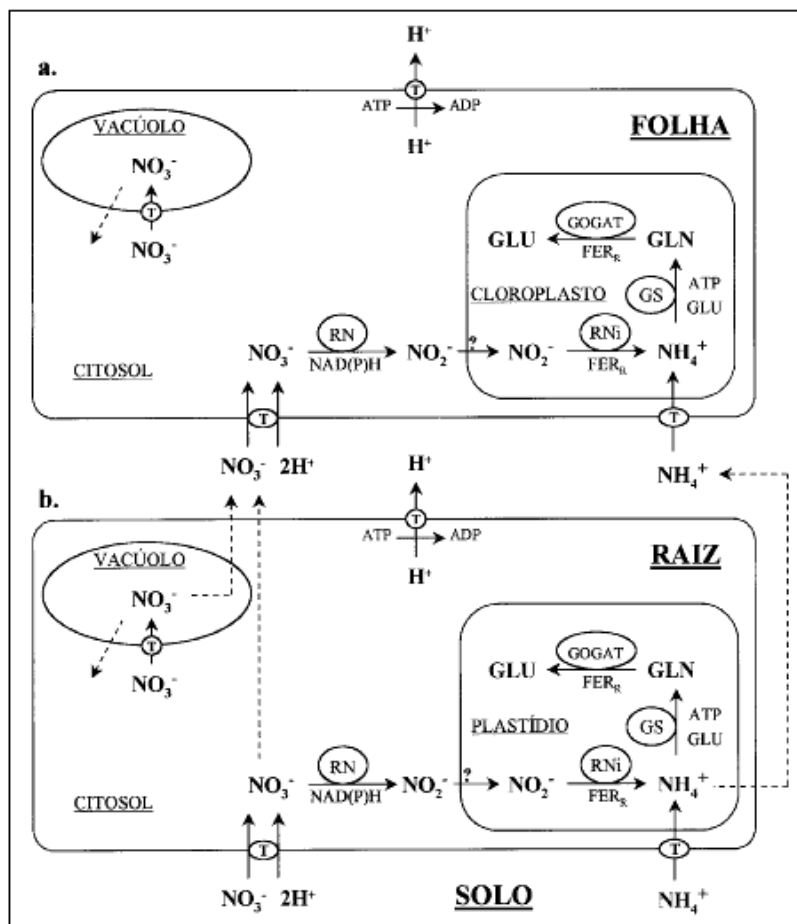


Figura 9. Esquema da rota assimilatório de nitrogênio nas raízes (b) e folhas (a) de plantas. Sendo, NO_3^- : nitrato; NO_2^- : nitrito; NH_4^+ : amônio; GLN: glutamina; GLU: glutamato; RN: redutase do nitrato; RNi: redutase do nitrito; GS: sintetase da glutamina; GOGAT: sintase do glutamato e T: transportador (Bredemeier & Mundstock, 2000).

A compreensão acerca do uso de N e sucessão na Mata Atlântica foi iniciada por Aidar *et al.* (2003), o qual possibilitou o estabelecimento de um *continuum* de estratégias do uso de nitrogênio de acordo com as guildas de regeneração das espécies numa área de Floresta Ombrófila Densa Montana sob solo calcário (Figura 10). Segundo esse autor, as espécies

enquadradas na categoria das pioneiras apresentam preferência pela absorção e acúmulo do íon nitrato (NO_3^-), asparagina como aminoácido principal na seiva do xilema e atividade da enzima nitrato redutase (NR) relativamente alta. Enquanto as secundárias tardias têm preferência pelo íon amônio (NH_4^+), menor assimilação nas folhas, remobilização de aminoácidos principalmente na forma de arginina e baixa atividade da NR. As secundárias iniciais têm comportamento intermediário entre as duas categorias anteriores, sendo o transporte via xilema realizado majoritariamente por arginina e glutamina, ANR e conteúdo de N total foliar menor que o grupo das pioneiras.

Resultado da alta riqueza de formações vegetais que compõem o Domínio Mata Atlântica, estudos foram desenvolvidos em diferentes fisionomias (Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Floresta Ombrófila Densa Submontana, Floresta Ombrófila Densa Montana, Floresta Estacional Semidecidual e Restinga) como forma de verificar a validade do modelo proposto por Aidar *et al.* (2003) e corroboram com o sugerido (Pereira-Silva, 2008; Campos, 2009; Silva, *in prep.*; Latansio-Aidar, *in prep.*; Aidar *et al.*, dados não publicados). Com a validação pelo presente trabalho, o modelo proposto por Aidar *et al.* (2003) torna-se uma ferramenta importante para prever o comportamento das espécies tropicais no que tange o metabolismo de assimilação de nitrogênio em condições futuras de alta deposição desse nutriente em uma área monitorada por torre micrometeorológica, cuja principais variáveis mensuradas são as climáticas e trocas de CO_2 .

Assim, o presente estudo pretendeu caracterizar a ecofisiologia da utilização de nitrogênio das espécies arbóreas dominantes na Floresta Ombrófila Densa Montana, Núcleo Santa Virgínia - Parque Estadual da Serra do Mar, SP.

Os objetivos específicos foram:

- I – Verificar as principais estratégias no metabolismo de uso de nitrogênio através da avaliação de variáveis envolvidas na assimilação, transporte e armazenamento durante as estações seca e chuvosa;
- II - Verificar se as estratégias envolvidas no metabolismo de uso nitrogênio das espécies arbóreas selecionadas se relacionam com as categorias sucessionais;
- III – Verificar a validade do modelo proposto por Aidar *et al.* (2003) diante dos resultados obtidos nesse trabalho.

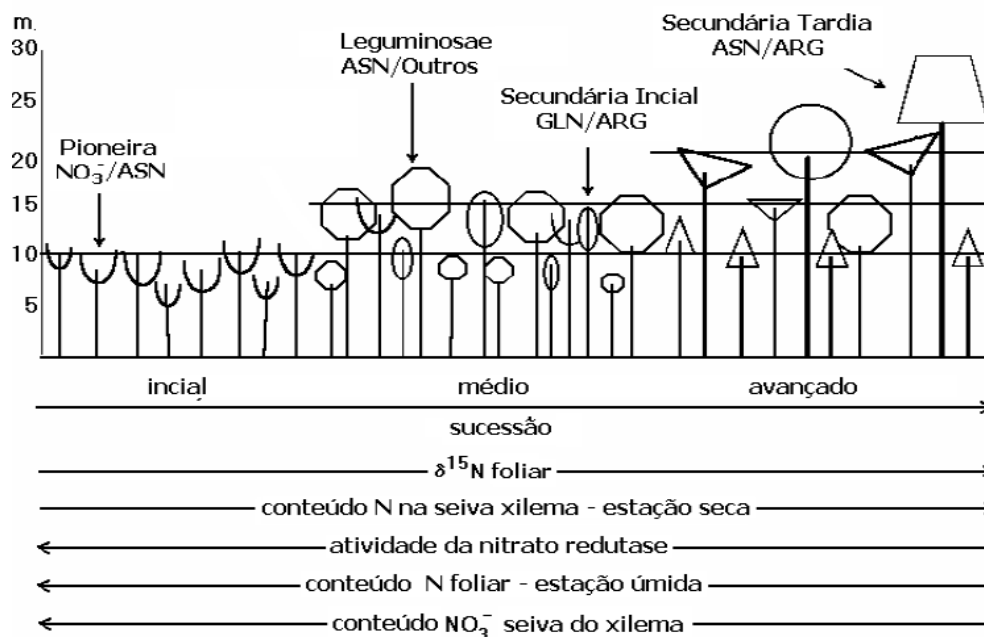


Figura 10. Diagrama conceitual indicando as diferentes estratégias de uso de nitrogênio pelas plantas ao longo da sucessão florestal (Aidar *et al.*, 2003). $\delta^{15}\text{N}$ foliar (‰); conteúdo de N na seiva do xilema ($\mu\text{mol mL}^{-1}$); atividade da enzima nitrato redutase – ANR ($\text{pkat g}^{-1}\text{MF}$); conteúdo de N foliar (%); conteúdo de NO_3^- na seiva do xilema (%); NO_3^- - nitrato; Asn - asparagina; Arg- arginina; Gln - glutamina; outros, outros aminoácidos. Sucessão Inicial – 15 anos de regeneração; sucessão média – 25 anos e sucessão tardia – +36 anos de regeneração após abandono.

Material e métodos

Área de estudo

A área de estudo estava situada na microbacia Ribeirão Casa de Pedra – Núcleo Santa Virgínia/ Parque Estadual da Serra do Mar, mais especificamente nos arredores da torre micrometeorológica instalada em 2007. Um maior detalhamento da área de estudo pode ser encontrado na Introdução Geral do presente trabalho (Material e métodos – Área de estudo).

Seleção e categorização sucessional ecológica das espécies

A escolha das espécies vegetais foi embasada nos dados obtidos com a análise florística e fitossociológica (detalhes no Cap.1), em especial os seguintes parâmetros: Valor de Importância (VI) e Dominância Relativa (RelDo). Além destes, outros aspectos foram considerados dentre

eles, o conhecimento prévio da fisiologia das espécies; espécies indicadoras de ambientes ou estratégias sucessionais e espécies adequadas para comparações entre as áreas de estudo. A categorização sucessional das espécies também apresentada em detalhes no Capítulo 1, foi baseada na classificação proposta por Gandolfi *et al.* (1995).

As coletas de ramos e folhas foram realizadas em 3 indivíduos de cada espécie, exceto para a espécie *Piptocarpha macropoda* amostrada por 2 indivíduos. Todos os indivíduos da espécie *Cecropia glaziovii* foram coletados nas áreas adjacentes à parcela, uma vez que a coleta do único representante dessa espécie foi impossibilitada pela sua altura.

Condições climáticas: temperatura e precipitação

As coletas foram realizadas no pico da estação seca (11-17/Julho/2011) e estação chuvosa (23-29/Janeiro/2012), conforme proposto por Aidar *et al.* (2003). Dados de precipitação e temperatura obtidos pela torre micrometeorológica localizada na microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra (Figura 11) indicaram baixas temperaturas e precipitações no inverno, sendo que na semana amostrada a temperatura média foi de $15,6^{\circ}\text{C} \pm 1,79^{\circ}\text{C}$ e não houve precipitação.

No verão, tanto a precipitação quanto a temperatura foram superiores ao inverno. A maior taxa de precipitação foi na semana de 21 a 25 de dezembro, 16-20 de janeiro e no dia 27 de janeiro sendo a média da semana amostrada 11 mm. A temperatura média na semana amostrada nessa estação foi $17,7^{\circ}\text{C} \pm 2,15^{\circ}\text{C}$.

Análise da disponibilidade de nitrogênio mineral in situ

Anteriormente a coleta e dotada de conhecimentos de distribuição espacial das espécies na parcela através da fitossociologia, os indivíduos das espécies selecionadas foram escolhidos de forma que formassem conjuntos entre si. No centro de cada um desses conjuntos foram inseridos três sacos de nylon de 5x5cm, cada um contendo 5g de resina de troca iônica mista (Dowex[®] MR-3, Sigma) para verificar a disponibilidade de nitrogênio mineral no solo *in situ*. Foram enterrados 16 trios de resinas a 5 cm abaixo da superfície do solo por um período de quatro dias tanto na estação seca quanto na chuvosa, de acordo com Aidar *et al.* (2003).

Em laboratório, a resina de troca iônica foi eluída em 100 ml de KCL 2N por quatro horas sob agitação. O conteúdo de nitrato em solução foi determinado de acordo com Cataldo *et al.*

(1975) e o conteúdo de amônio segundo o método colorimétrico descrito em McCullough (1967).

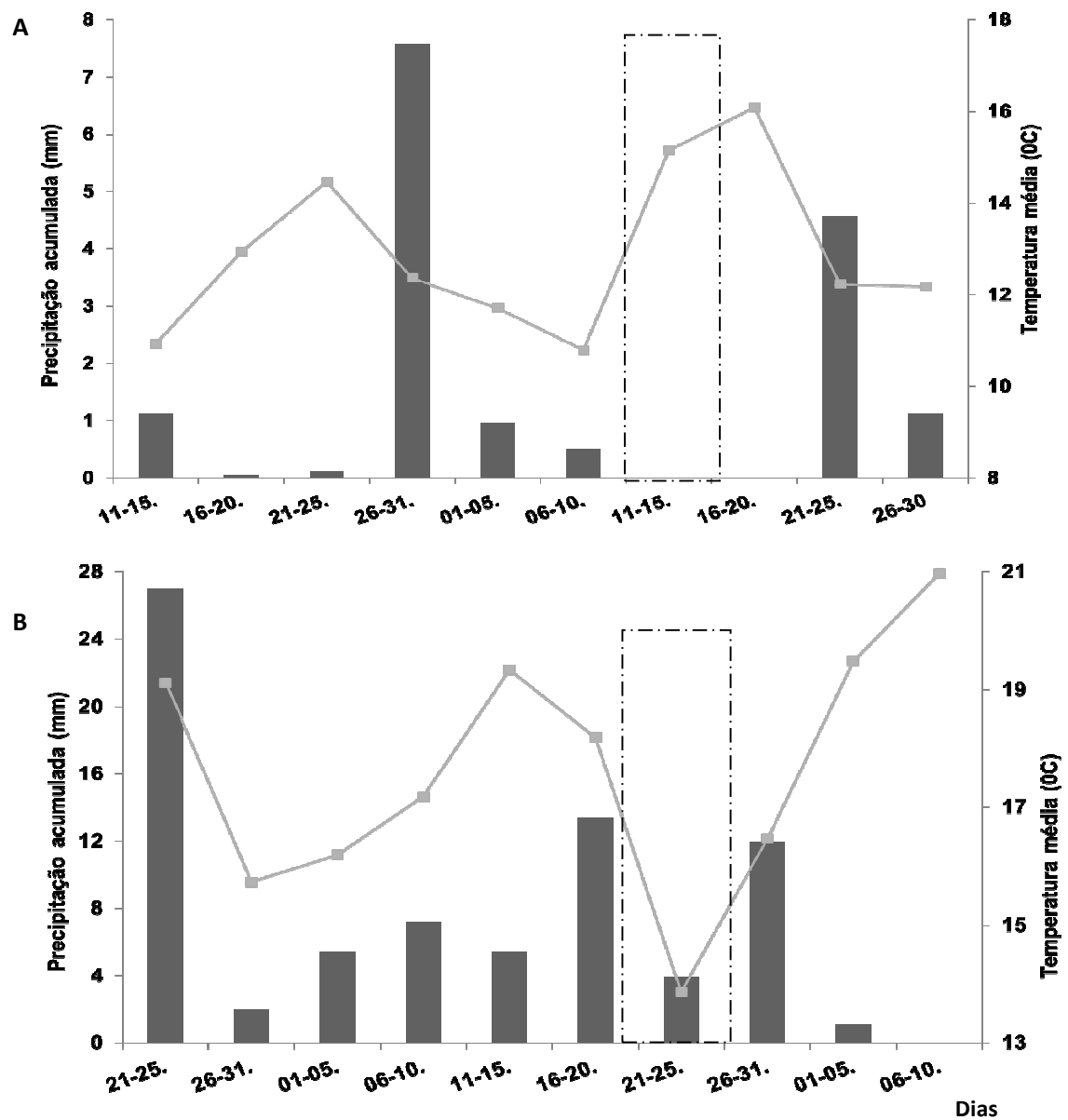


Figura 11. Variação pluviométrica e térmica semanal nas duas estações amostradas. Em (A) Dados de precipitação acumulada (mm) e temperatura média (°C) durante o período de 11 de junho a 30 de julho de 2011. Em (B) Dados de precipitação (mm) e temperatura média (°C) durante o período de 21 de dezembro a 10 de fevereiro de 2012. Barras pretas indicam dados de precipitação acumulada e as linhas indicam a temperatura média. Dados em destaque representam as semanas de coleta de dados. Fonte: LCB- IAG/USP.

Atividade da enzima nitrato redutase (NR) in vivo

A coleta de material foliar foi realizada no período da manhã (das 8-12hs), sendo retirados de 2 a 3 ramos da copa com a ajuda de tesoura de poda alta ou escalador. As folhas jovens totalmente expandidas foram selecionadas, devidamente marcadas e acondicionadas em sacolas térmicas com gelo até posterior análise no laboratório de campo (período da tarde).

Em laboratório, o terço médio das folhas sem a nervura central foi fragmentado em pequenas partes, pesado (0,1g de peso fresco com duplicatas) e submetido a 2 tratamentos independentes (Stewart *et al.*, 1993). No Tratamento 1, com o intuito de indicar os níveis de atividade da NR endógena previamente sintetizada quando exposta a saturação de substrato (NO_3^-) ou atividade máxima potencial, as folhas foram transferidas para tubos de ensaio com solução de incubação contendo tampão fosfato com nitrato (K_2HPO_4 0,1 M; 100 mM KNO_3) e 1-propanol 1% (v/v) onde foram incubadas por uma hora a 30°C. Após esse período, 1 ml desta solução foi transferido para tubos de ensaio contendo 1 ml de ácido sulfanílico (1%) e acrescentado posteriormente 1 ml de corante NED (-naphtyl ethylenediamine dihydrochloric).

O Tratamento 2, seguiu o mesmo protocolo exceto pela fato de que a solução tampão adicionada era livre de substrato nitrogenado (somente K_2HPO_4 0,1 M), assim o resultado obtido refere-se somente a atividade da NR quando existe N endógeno ou atividade real da NR. A atividade da enzima nitrato redutase é inferida através da concentração de nitrito (NO_2^-) liberada pelo tecido foliar em uma solução tampão, na presença de propanol (em ambos os tratamentos) e do substrato (NO_3^-) somente no tratamento 1. A leitura da reação colorimétrica foi realizada em espectrofotômetro no comprimento de onda de 540nm de acordo com Stewart *et al.* (1986).

Conteúdo de nitrato foliar

As folhas coletadas em campo foram picadas em pequenas partes, pesadas (0,5 g) e submetidas à extração por metanol (1:5 água), sendo mantidas em temperatura ambiente por 24h e posteriormente congeladas para análises em laboratório. O conteúdo de nitrato foi obtido através do método nitração pelo ácido salicílico, no qual alíquotas de 0,2 ml de extrato foram adicionadas a 0,8 ml de solução de ácido salicílico e sulfúrico concentrado e, após 20 minutos, 19,0 ml de hidróxido de sódio 2N. A leitura da reação colorimétrica foi realizada em espectrofotômetro na absorbância de 410 nm e a dosagem do nitrato baseado em uma curva de calibração preparada simultaneamente à marcha de análise (Cataldo *et al.*, 1975).

Coleta e análise de fluído do xilema

A extração de seiva do xilema foi realizada com a ajuda de uma bomba de vácuo manual nos ramos desfolhados, sendo o fluido recolhido mantido em gelo - gel e posteriormente congelados para evitar reação dos compostos ali presentes. A avaliação da concentração de aminoácidos presentes na seiva do xilema foi através da Cromatografia Líquida de Ultra Eficiência – UPLC (Waters Acquity UPLC® system - Waters, Milford, MA, USA). A metodologia utilizada para derivatização foi a encontrada no protocolo do kit AccQ-Tag de derivatização da Waters com algumas modificações. As amostras de seiva foram centrifugadas por 7 minutos a 13000 RPM e, em vial, 40 µL delas foi adicionado a 70 µL tampão borato e 20 µL de 6 aminoquinolyl-N-hydroxysuccinimidyl carbamate (AQC), agitadas por 10 segundos em vortex e posteriormente aquecidas em banho-maria a 55°C por 10 minutos.

A separação foi realizada com a coluna AccQ.Tag Ultra Column C18 (2,1x100 mm 1,7 µm), a 60 °C com os seguintes eluentes: A- AccQ.Tag Ultra Eluent A (10% em água), B- AccQ.Tag Ultra Eluent B (100%), em fluxo de 0,7 mL/minuto. O gradiente entre os dois eluentes foi realizado por dez minutos da seguinte forma: t=0 minutos, 99,9% A e 0,1% B; t=0,54 minutos, 99,9% A e 0,1% B; t=5,74 minutos, 90,9% A e 9,1% B; t=7,74 minutos, 78,8% A e 21,2% B; t=8,05 minutos, 10% A e 90% B; t=8,64 minutos, 10% A e 90% B; t=8,73 minutos, 99,9% A e 0,1% B; t=9,50 minutos, 99,9% A e 0,1% B. Os aminoácidos foram detectados em UV no comprimento de onda de 260 nm. Para evitar contaminação da coluna pela amostra, após cada injeção a coluna era lavada com 200 µL de acetonitrila 95% em água e posteriormente com 600 µL acetonitrila 5% em água.

Para a determinação da concentração de cada aminoácido, foram preparados padrões com concentração de 10 a 150 pmol de amônia (NH₃) e dos seguintes aminoácidos: alanina (Ala), arginina (Arg), asparagina (Asn), aspartato (Asp), citrulina (Cit), cisteína (Cys), glicina (Gly), glutamato (Glu), glutamina (Gln), hidroxiprolina (H-Pro), histidina (His), ileucina (Ile), leucina (Leu), lisina (Lys), metionina (Met), ornitina (Orn), fenilalanina (Phe), prolina (Pro), serina (Ser), tirosina (Tyr), treonina (Thr), triptofano (Trp), valina (Val). Os picos de Cit e Glu coincidiram durante as análises e foi identificado como GLU+CIT, dessa forma, verificou-se que a técnica para separá-los deve ser aprimorada para futuros trabalhos. O transporte de nitrogênio na forma de aminoácidos na seiva do xilema foi estimado através da proporção entre o

aminoácido indicado multiplicado pelo número de nitrogênio presente nele e o total de aminoácidos recuperados em UPLC. A determinação de nitrato foi realizada segundo Cataldo *et al.* (1975).

Análise dos dados

Para cada parâmetro, a distribuição normal e homogeneidade dos dados foram determinadas com o teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene. Devido a falta de normalidade dos dados, esses foram transformados por logaritmização. As respostas de todas as variáveis diante da categoria sucessional e estação do ano foram verificadas através de uma análise de variância simples para cada uma das variáveis (ANOVA) e teste t de Student pareado quando havia diferença significativa. Para os aminoácidos foi realizada uma análise multivariada (MANOVA), sendo que cada variável foi analisada em particular por Análise de Variância Simples (ANOVA) tendo como erro o determinado pelo teste de MANOVA. A significância da MANOVA foi verificada através da distribuição de Wilk's Lambda que se apresenta similar à distribuição F de Fisher com mesmo grau de liberdade. Para os testes *a posteriori* foi utilizado HSD de Tukey com 5% de significância. A avaliação da atividade da enzima NR com saturação de nitrato exógeno (tampão com KNO_3 - Tratamento 1) e sem o nitrato exógeno (Tratamento 2) foi realizada através do teste t de Student. As metodologias aplicadas estão descritas em Zar (1999). Para as análises estatísticas e criação de gráficos foram utilizados os softwares SPSS 13[®] e Excel.

Resultados

Características do solo e a disponibilidade de nitrogênio mineral

A disponibilidade de nitrogênio mineral no solo verificada através da resina de troca iônica demonstrou que existe diferença ($F=316,8$ $p<0,01$) entre os conteúdos de amônio e nitrato no solo tanto no verão quanto no inverno, sendo que ambos os conteúdos foram superiores no verão. A taxa de disponibilidade de amônio ($3,8 \pm 4,4 \mu\text{g NH}_4^+ \text{ g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) e nitrato ($2,9 \pm 1,17 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) no solo foram estatisticamente similares no inverno. Por outro lado, no verão a taxa de nitrato no solo foi muito superior à do amônio ($367 \pm 142,7 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$ e $7,2 \pm 5,2 \mu\text{g NH}_4^+ \text{ g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$, respectivamente (Figura 12).

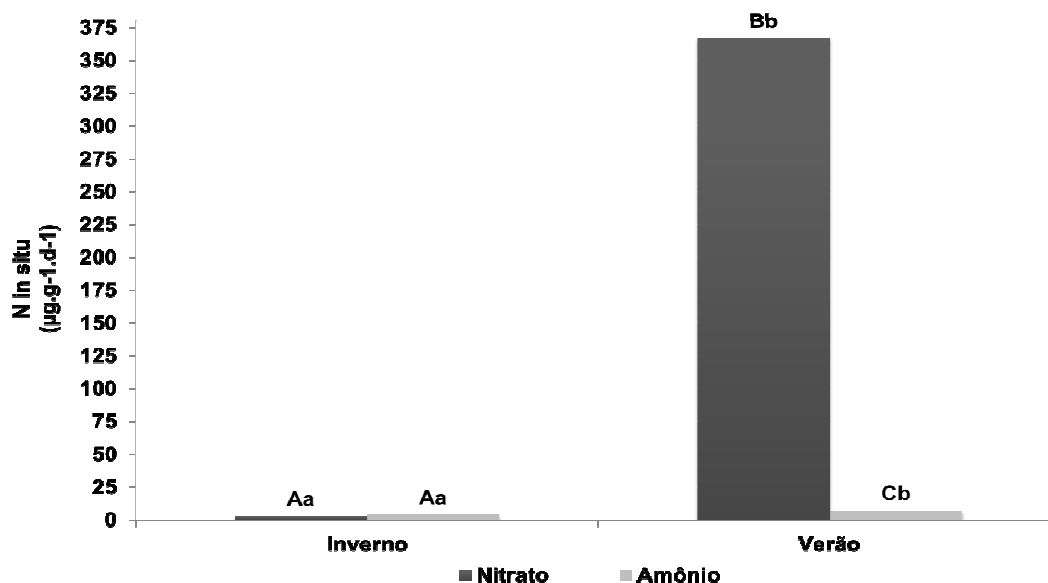


Figura 12. Conteúdo de nitrogênio inorgânico *in situ* no conteúdo edáfico avaliado através de resina de troca iônica mista no inverno e verão. Letras maiúsculas indicam comparações entre variáveis de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.

Caracterização das estratégias do uso de nitrogênio pelas espécies arbóreas selecionadas

A avaliação da atividade da enzima nitrato redutase potencial (Tratamento 1 - ANR_{potencial}) demonstrou diferença significativa entre as categorias sucessionais ($F=6,4$ $p<0,01$) e entre as estações do ano ($F=12,6$ $p<0,01$), com maiores atividades no inverno. As espécies secundárias tardias tiveram atividade da enzima diferentes de pioneiras e não caracterizadas, enquanto secundárias iniciais foram distintas de pioneiras e as espécies não caracterizadas apresentaram ANR semelhante às pioneiras e às secundárias iniciais, isto é, St=Si, Si=Nc e Nc=Pi (Figura 13). Esse padrão de resposta corroborou o modelo proposto por Aïdar *et al.* (2003), contudo foi possível verificar que há um desvio do modelo entre as estações para a área amostrada com maiores valores de ANR no inverno tanto no tratamento 1 quanto 2 (Figura 13 e Figura 14). Por outro lado, a análise da atividade da enzima NR sem a adição de solução tampão rica em nitrato (Tratamento 2 - ANR_{real}) indicou ausência de diferença significativa tanto entre as categorias sucessionais ($F=1,04$ $p=0,38$) quanto entre as estações do ano ($F=2,38$ $p=0,13$), contudo o padrão verificado no tratamento 1 permaneceu, isto é, a atividade da enzima NR foi superior no inverno para todas as categorias sucessionais, exceto para Si (Figura 14).

A atividade da enzima nitrato redutase foi significativamente diferente quando adicionado substrato exógeno (Trat. 1- potencial) em comparação com a ANR somente com o nitrato disponível na planta (Trat. 2 - real) nas duas estações do ano ($t=18,93$ $p<0.01$), sendo que no inverno a atividade da $NR_{\text{potencial}}$ foi de $256,9\pm124,5\text{pkat.g}^{-1}$ MF e no verão $89,9\pm48,0\text{pkat.g}^{-1}$ MF e a atividade da NR_{real} foi de $5,47\pm4,17\text{pkat.g}^{-1}$ MF no inverno e $4,53\pm4,49\text{pkat.g}^{-1}$ MF no verão (Figura 13 e 14).

A concentração de NO_3^- acumulado na folha não variou entre as categorias sucessionais ($F=0,65$ $p=0,58$), contudo foi observada uma diferença significativa na avaliação entre as estações do ano ($F=10,78$ $p<0,01$) com ocorrência de maiores concentrações no verão (Figura 15). O conteúdo de NO_3^- na seiva do xilema apesar de não ter diferido significativamente entre as estações ($F=3,07$ $p=0,08$), apresentou-se estatisticamente diferentes entre as categorias sucessionais ($F=6,73$ $p<0,01$), sendo a concentração de NO_3^- em Pi superior ao observado nos demais grupos (Figura 16).

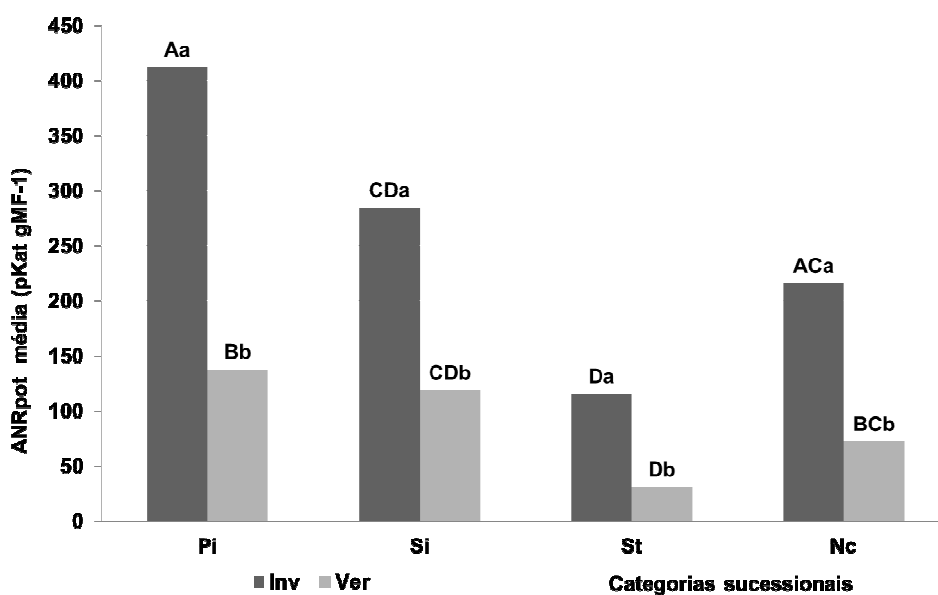


Figura 13. Atividade da enzima nitrato redutase potencial (Trat. 1) em Floresta Ombrófila Densa Montana nas quatro categorias sucessionais e duas estações do ano. ANR - atividade da enzima redutase de nitrato potencial média (pkat.g PF^{-1}), Pi – pioneira, Si – Secundária inicial, St – Secundária tardia e Nc – Não caracterizada. Letras maiúsculas indicam comparações entre variáveis de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.

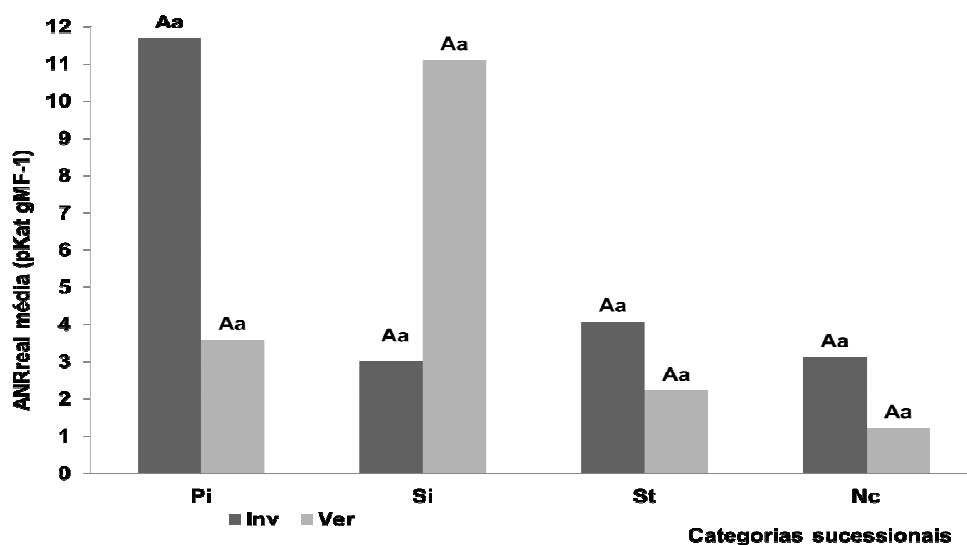


Figura 14. Atividade da enzima nitrato redutase real (Trat. 2) em Floresta Ombrófila Densa Montana nas quatro estratégias de regeneração e nas estações do ano avaliadas. ANR - atividade da enzima redutase de nitrato real média ($\mu\text{kat.g MF}^{-1}$), Pi – pioneira, Si – Secundária inicial, St – Secundária tardia e Nc – Não caracterizada. Letras maiúsculas indicam comparações entre categorias de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.

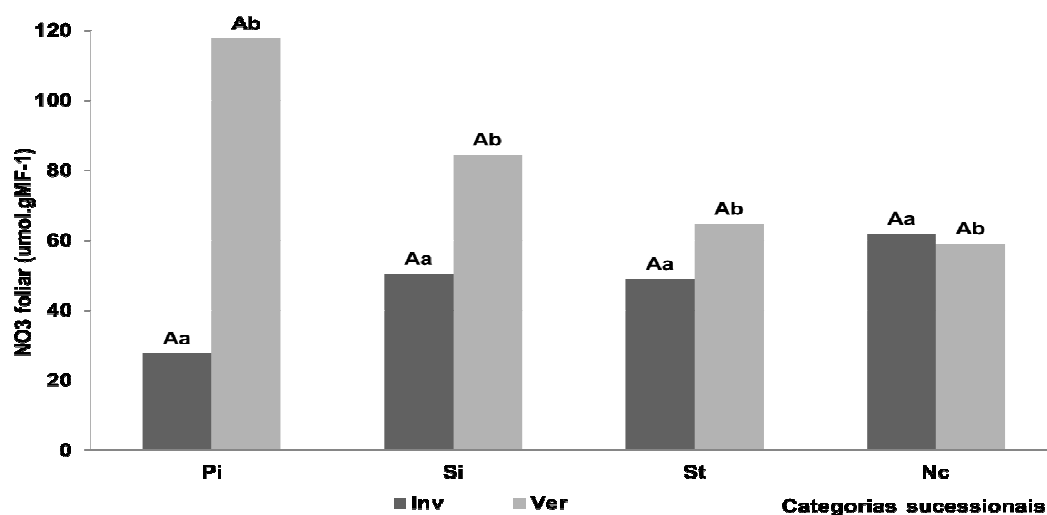


Figura 15. Conteúdo de nitrato foliar ($\mu\text{mol.g MF}^{-1}$) por grupos ecológicos (Pioneira - Pi, Secundária inicial - Si, Secundária tardia - St e não caracterizada - Nc no verão e inverno. Letras maiúsculas indicam comparações entre categorias de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.

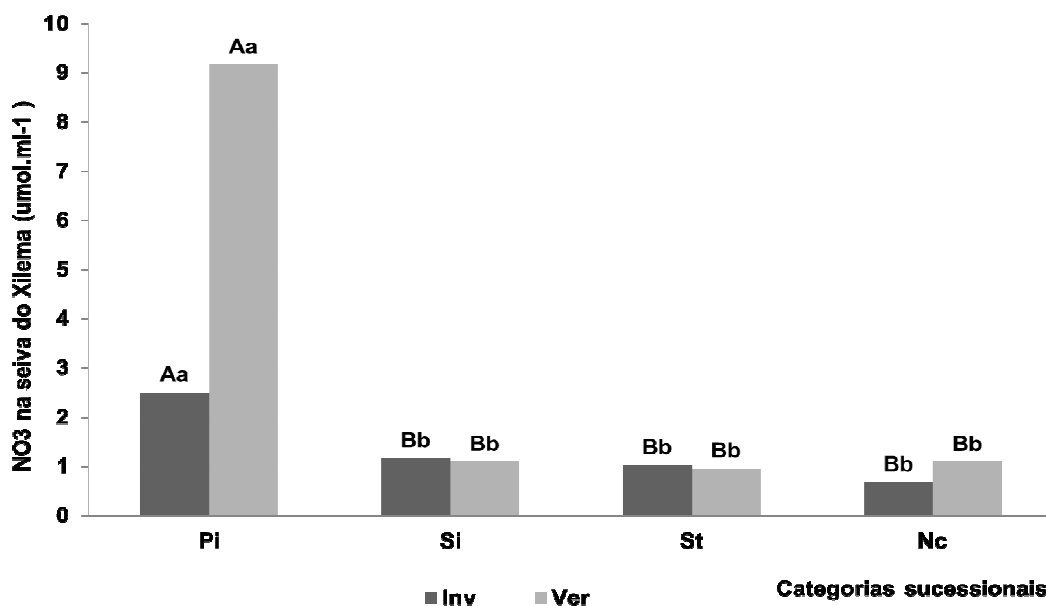


Figura 16. Conteúdo de nitrato na seiva do xilema ($\mu\text{mol.mL}^{-1}$) por categoria sucessional (Pioneira -Pi, Secundária inicial - Si, Secundária tardia - St e Não caracterizada - Nc) no verão e inverno. Letras maiúsculas indicam comparações entre variáveis de N e letras minúsculas entre estações, enquanto letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas significativas.

A proporção dos aminoácidos encontrados em cada categoria sucessional (Figura 17), corroborou o modelo proposto por Aidar *et al.* (2003). A análise conjunta de todos os aminoácidos não demonstrou diferença significativa entre as categorias sucessionais ($F=1,42$ $p=0,1$). Por outro lado, ao se examinar cada aminoácido isoladamente foi possível verificar diferença significativa para asparagina ($F=3,1$ $p=0,04$) entre Pi e Si ($p=0,04$), glutamina ($F=2,9$ $p=0,04$) entre Pi e Si ($p=0,01$) e arginina ($F=3,4$ $p=0,03$) entre Si e St ($p=0,03$). A asparagina (ASN) foi o aminoácido mais abundante com 50,8% em Nc, 36,9% em Pi, 14,8% em Si e 21,1% em St. Glutamina (GLN) foi melhor representado na seiva de Si (14,2%) e St (5,1%) em comparação com Nc (2,2%) e Pi (1,7%). O aminoácido menos presente em todas as seivas analisada foi arginina (ARG) com 1,3% em Nc, 1,3% em Pi, 10,4% em Si e 5,5% em St. O aminoácido aspartado (ASP) predominou, sem diferença estatística, na seiva das espécies secundárias iniciais (16,74% na média das estações), seguido das secundárias tardias (6,4%) e pioneiras (5,1%) e não caracterizadas (4,6%). O glutamato (GLU) + citrulina (CIT) com porcentagens 5,4% em Nc; 7,5% em Pi; 8,4% em Si e 24,3% em St, não apresentou diferença

significativa entre categorias sucessionais, fato que pode ser decorrente da impossibilidade de separação do aminoácido glutamato da citrulina na metodologia utilizada. Os outros aminoácidos analisados tiram médias de 35% em Nc, 46,2% em Pi, 31,4% em Si e 33,7% em St. Dentre os “Outros aminoácidos”, Serina e ornitina foram abundantes nas categorias de espécies Nc, Pi, Si e St, enquanto alanina esteve presente na seiva de Pi, Si e St e prolina principalmente em Pi. A concentração total de aminoácidos na seiva do xilema no inverno foi de $0,2 \pm 0,1 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ e no verão foi de $0,4 \pm 0,2 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ (Tabela 4).

A Tabela 3 apresenta os parâmetros analisados das quatro estratégias de regeneração nas duas estações amostradas. Os resultados indicam que no inverno todas as categorias sucessionais tiveram uma maior atividade da enzima nitrato redutase, com uma razão Inverno:Verão média de 3. O conteúdo de NO_3^- na seiva do xilema foi superior em espécies pioneiras no verão (razão média Inv:Ver de 3,7) em comparação com as outras categorias sucessionais (Si: 0,9; St: 0,7 e Nc:1,6), semelhantemente ao padrão encontrado no conteúdo de NO_3^- na folha (Pi: $4,3 \mu\text{mol.g MF}^{-1}$; Si: $1,7 \mu\text{mol.g MF}^{-1}$; St: $1,3 \mu\text{mol.g MF}^{-1}$ e Nc: $0,9 \mu\text{mol.g MF}^{-1}$). Os aminoácidos apresentados são os mesmos valores presentes na Figura 17.

A análise detalhada das espécies (Tabela 4) demonstrou que a categoria secundária inicial é formada por espécies com estratégias intermediárias entre pioneiras e secundárias tardias. A família Fabaceae/Leguminosae apresenta um comportamento peculiar na fisiologia do uso de nitrogênio, visto sua possível capacidade de assimilar nitrogênio proveniente da fixação atmosférica de N_2 pela associação com bactérias fixadoras de nitrogênio. Além disso, todas as espécies dessa família (*Inga lanceifolia*, *Inga marginata* e *Inga sessilis*) apresentaram altas taxas de ANR (médias das espécies: $326,0 \pm 110,5 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no inverno e $115,1 \pm 59,1 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no verão), baixas concentrações de NO_3^- na seiva do xilema ($0,9 \pm 0,5 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ no inverno e $0,8 \pm 0,3 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ no verão) e alto conteúdo de nitrato na folha ($50,3 \pm 9,9 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no inverno e $110,2 \pm 54,9 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no verão), além de predomínio de asparagina (32% no inverno e 34% no verão) e aspartato (9,9% no inverno e 14,5% no verão). A espécie *Solanum cinnamomeum* também se aproximou das pioneiras, sendo muitas vezes considerada uma pioneira, com a maior atividade da enzima NR, inclusive superior ao das espécies da categoria pioneira ($777,8 \pm 41,9 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no inverno e $497,1 \pm 230,2 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no verão) e presença maior de asparagina (15,7% no inverno e 9,5% $\mu\text{mol.ml}^{-1}$ no verão) e glutamina (13,5% no inverno e 10,3% no verão). Contudo, os outros parâmetros assemelharam-se às espécies

secundárias tardias (NO_3^- na seiva do xilema: $0,9 \pm 1,0 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ no inverno e $0,5 \pm 0,5 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ no verão; NO_3^- foliar: $29,0 \pm 5,7 \mu\text{mol.gPF}^{-1}$ no inverno e $33,7 \pm 5,3 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no verão). Por outro lado, a espécie *Miconia cabussu* mostrou-se mais relacionada com a categoria secundária tardia, com baixa ANR ($11,1 \pm 8,0 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no inverno e $19,7 \pm 20,27 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no verão), baixas concentração de NO_3^- na seiva do xilema ($1,9 \pm 2,1 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ no inverno e $0,6 \pm 0,4 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ no verão), baixa concentração de nitrato na folha ($18,7 \pm 5,6 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no inverno e $32,1 \pm 19,1 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no verão), somado a maior concentração de glutamina (11,7% no inverno e 18,6% no verão) e arginina no verão (70,1%).

Todas as espécies da categoria não caracterizada parecem enquadrar na categoria secundária inicial. As duas espécies do gênero *Psychotria* apresentaram estratégia de uso de nitrogênio mais relacionado com as espécies secundárias iniciais, com relativamente alta ANR (média de $255,4 \pm 254,74 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no inverno e $65,3 \pm 73,5 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no verão), baixas concentração de NO_3^- na seiva do xilema e na folha ($0,6 \pm 0,6 \mu\text{mol.ml}^{-1}$, $57,4 \pm 9,0 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no inverno e $1,1 \pm 0,8 \mu\text{mol.ml}^{-1}$, $48,6 \pm 13,3 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no verão, respectivamente). Os aminoácidos mais abundantes na seiva do xilema dessas espécies são asparagina (46,5% no inverno e 80,9% no verão) e aspartato (7,1% no inverno e 3% no verão). O único representante do grupo das monocotiledôneas, o bambu, teve ANR moderada $136,4 \pm 33,8 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no inverno e $84,9 \pm 33,08 \text{ pKat gMF}^{-1}$ no verão e alta concentração de NO_3^- na folha ($70,6 \pm 6,7 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no inverno e $79,7 \pm 23,2 \mu\text{mol.gMF}^{-1}$ no verão).

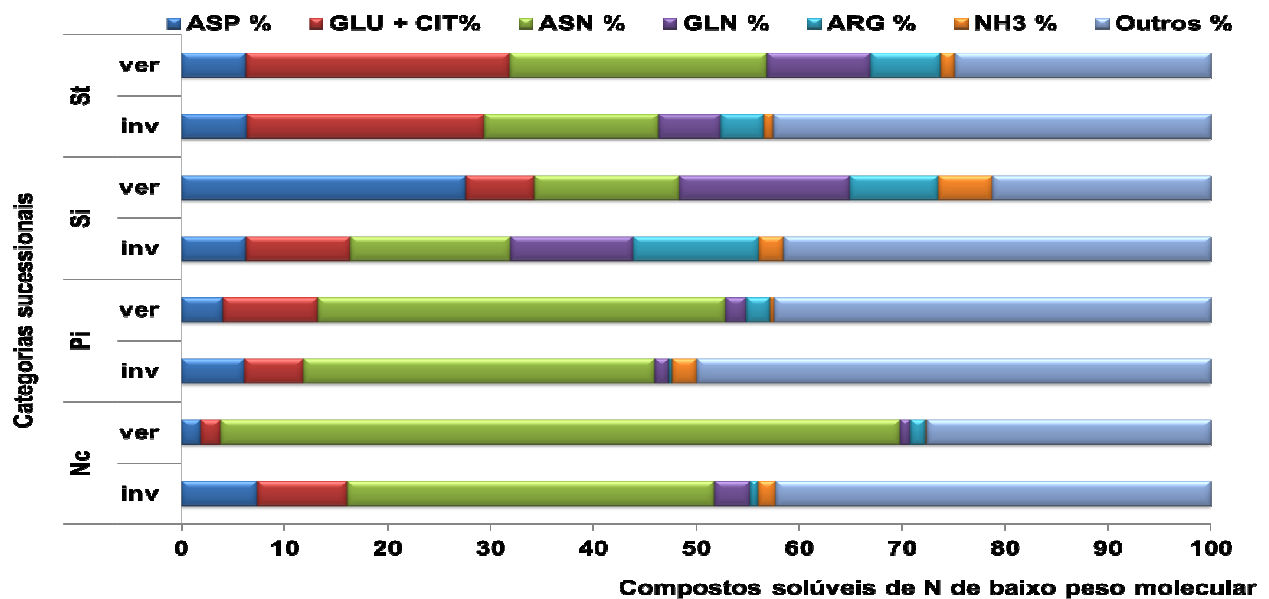


Figura 17. Proporção de aminoácidos de baixo peso molecular presentes da seiva do xilema nos indivíduos pertencentes a diferentes categorias sucessionais em duas estações do ano. Dentre as categorias sucessionais: St – Secundária tardia; Si – Secundária inicial; Pi – Pioneira; Nc – Não caracterizada ; Aminoácidos: ASP – Aspartato; GLU – Glutamato; ASN – Asparagina; GLN – Glutamina; ARG – Arginina; NH₃ – Amônia.

Tabela 3. Variáveis de uso de nitrogênio pelas diferentes categorias sucessionais no inverno e verão na Floresta Ombrófila Densa Montana.

Cat. Suc.	Estação	ANR _{pot} (pkat.g- ¹ PF)	NO ₃ Foliar $\mu\text{mol.gPF}^{-1}$	Aminoácidos da seiva do xilema (%N)						
				NO ₃ Seiva Xilema	ASP	GLU	ASN	GLN	ARG	Outros
Pi	Inv	411,96 $\pm$ 142,5	27,60 $\pm$ 5,1	2,50 $\pm$ 0,9	6,13	5,73	34,08	1,36	0,33	49,97
	Ver	137,77 $\pm$ 83,3	117,66 $\pm$ 38,9	9,16 $\pm$ 8,9	4,01	9,20	39,58	2,00	2,33	42,47
Si	Inv	284,62 $\pm$ 110,7	50,32 $\pm$ 10,3	1,16 $\pm$ 0,9	6,24	10,15	15,52	11,96	12,19	41,54
	Ver	118,73 $\pm$ 68,2	84,40 $\pm$ 37,1	1,09 $\pm$ 0,5	27,64	6,59	14,13	16,51	8,58	21,32
St	Inv	115,37 $\pm$ 51,7	48,87 $\pm$ 10,3	1,02 $\pm$ 0,5	6,34	23,00	16,99	5,97	4,21	42,54
	Ver	30,98 $\pm$ 19,7	64,62 $\pm$ 20,6	0,95 $\pm$ 0,6	6,29	25,56	24,96	10,08	6,78	24,96
Nc	Inv	215,77 $\pm$ 181,1	61,77 $\pm$ 9,0	0,68 $\pm$ 0,6	7,37	8,74	35,64	3,47	0,78	42,33
	Ver	72,04 $\pm$ 60,1	58,98 $\pm$ 13,3	1,09 $\pm$ 0,8	1,86	1,94	65,96	0,97	1,48	27,66

NRA_{pot} (pkat.gMF⁻¹) – atividade da nitrato redutase potencial, NO₃⁻ - nitrato foliar ($\mu\text{mol.g.MF}^{-1}$) e encontrado na seiva do xilema ($\mu\text{mol.ml}^{-1}$) e seus respectivos desvios padrões. Os aminoácidos estão apresentados em proporção (mesmos dados apresentados na Figura 17), sendo ASP – aspartato, GLU – glutamato, ASN – asparagina, GLN – glutamina, ARG – arginina. Cat. Suc. – Categoria sucessional: Pi= pioneira, Si= secundária inicial, St= secundária tardia e Nc= não caracterizada. Estação: Inv – Inverno e Ver – Verão

Tabela 4. Espécies amostradas e seus respectivos grupos sucessionais e estratégias de uso de nitrogênio.

								%N						(μmol. ml-1)	
Cat	Suc.	Espécie	Família	Est	ANR Pot. (pKat gMF-1)	ANR Real (pKat gMF-1)	NO3-Seiva (μmol.ml-1)	NO3-Folha (μmol.gMF-1)	ASP	GLU	ASN	GLN	ARG	Outros	Aas Total
N. caracterizada (Nc)	Poaceae	Poaceae	Inv	136 ±34	- -	- -	- -	70,6 ±7	-	-	-	-	-	-	-
			Ver	85 ±34	- -	- -	- -	79,7 ±23	-	-	-	-	-	-	
	P. longipes	Rubiaceae	Inv	209 ±209	- -	0,9 ±0,8	76,8 ±4	7,1	6,5	46,5	2,5	0,8	34,6	0,182	
			Ver	89 ±105	1 ±1	1,3 ±0,9	67,0 ±21	3,0	1,9	80,9	0,7	1,0	12,5	0,346	
	P. vellosiana	Rubiaceae	Inv	302 ±301	3 -	0,4 ±0,4	37,9 ±14	7,8	12,6	16,4	5,2	0,7	56,0	0,102	
			Ver	42 ±42	0 ±1	0,9 ±0,8	30,3 ±6	2,4	4,4	-	2,5	4,1	86,0	0,223	
	Pioneira (Pi)	C. glaziovii	Cannabaceae	Inv	565 ±191	4 ±3	2,7 ±1,7	27,2 ±6	14,3	13,4	20,7	3,2	0,0	44,7	0,086
				Ver	168 ±74	5 ±6	17,7 ±17	173,6 ±75	3,5	9,8	34,3	2,1	5,5	44,2	0,937
		P. macropoda	Asteraceae	Inv	259 ±94	17 -	2,3 ±0,1	28,0 ±4	3,9	3,6	38,4	0,8	0,2	52,2	0,299
				Ver	107 ±92	6 0	0,6 ±0,3	61,8 ±3	5,8	4,9	59,0	1,2	0,0	27,7	0,194
Sec. inicial (Si)	A. triplinervia	Euphorbiaceae	Inv	151 ±116	- -	0,7 ±1	90,0 ±14	3,3	10,5	1,5	34,7	13,6	36,5	0,307	
			Ver	108 ±106	48 ±83	0,8 ±0,4	92,4 ±13	2,0	0,3	0,0	93,3	0,0	3,0	0,312	
	G. opposita	Nyctaginaceae	Inv	318 ±266	8 -	3,1 ±2,5	26,8 ±9	6,4	7,3	3,0	4,3	32,4	46,6	0,227	
			Ver	61 ±73	28 ±36	3,8 ±1,1	37,8 ±35	76,1	3,3	0,2	3,6	14,8	1,9	0,856	
	H. alchorneoides	Phyllanthaceae	Inv	199 ±75	- -	1,5 ±0,7	61,9 ±16	6,1	17,6	3,4	15,1	10,3	46,3	0,119	
			Ver	20 ±7	2 ±2	0,6 ±0,5	87,5 ±67	4,9	14,4	1,3	7,5	38,6	33,0	0,169	
	I. lanceifolia	Fabaceae	Inv	300 ±56	0 -	0,9 ±0,7	59,0 ±14	10,1	11,9	37,3	1,4	0,3	38,0	0,156	
			Ver	41 ±26	7 ±9	1,2 ±0,2	135,4 ±24	7,1	9,1	42,6	1,0	1,7	37,5	0,306	
	I. marginata	Fabaceae	Inv	566 ±155	- -	1,1 ±0,3	44,2 ±2	5,6	7,8	46,0	1,0	13,0	26,5	0,368	
			Ver	297 ±139	1 0	0,4 ±0,2	82,5 ±63	28,9	15,2	16,0	1,8	0,2	37,3	0,172	
	I. sessilis	Fabaceae	Inv	112 ±120	4 -	0,6 ±0,4	47,7 ±13	13,7	10,1	12,6	1,5	4,5	57,6	0,268	
			Ver	8 ±12	2 ±3	1,0 ±0,5	112,6 ±79	7,4	7,8	41,1	0,5	17,8	24,9	0,541	
	M cabussu	Melastomataceae	Inv	11 ±8	- -	1,9 ±2,2	18,7 ±6	5,3	26,3	2,7	11,7	5,6	48,5	0,143	
			Ver	20 ±20	0 0	0,6 ±0,4	32,1 ±19	1,9	7,6	0,0	18,6	70,1	1,2	0,215	
	S. angustissima	Araliaceae	Inv	358 ±239	- -	0,8 ±0,1	73,6 ±19	3,4	0,0	3,8	3,7	0,6	30,7	0,118	
			Ver	131 ±65	17 ±6	1,1 ±0,2	83,2 ±13	1,5	0,0	1,9	40,6	0,0	27,8	0,121	
	S. cinamomeum	Solanaceae	Inv	778 ±42	3 -	0,9 ±0,1	29,0 ±6	5,3	7,1	15,7	13,5	0,0	51,9	0,280	
			Ver	497 ±230	1 ±1	0,6 ±0,5	33,8 ±5	6,7	6,6	9,5	10,3	0,0	66,1	0,201	
	T. pulchra	Melastomataceae	Inv	53 ±31	1 ±1	0,1 0,0	52,2 ±3	1,6	12,2	3,0	40,0	0,0	42,3	0,134	
			Ver	5 ±3	0 0	0,9 ±0,5	146,8 ±55	3,8	11,5	4,1	26,0	0,0	53,9	0,100	
Sec. tardia (St)	B. australis	Rubiaceae	Inv	240 ±105	- -	2,1 ±0,6	71,4 ±19	9,0	8,3	23,3	1,7	3,4	54,3	0,155	
			Ver	65 ±53	11 ±11	1,7 ±0,9	91,6 ±26	6,3	7,5	23,7	2,4	0,0	58,6	0,140	
	C. viride	Sapotaceae	Inv	219 ±34	- -	0,4 ±0,3	69,3 ±7	12,3	8,3	44,2	3,8	2,6	28,6	0,331	
			Ver	27 ±23	1 ±2	0,8 ±0,6	99,4 ±24	5,4	11,7	33,8	1,3	11,3	36,3	0,225	
	C. mandioccana	Lauraceae	Inv	19 ±16	3 -	0,8 ±0,4	44,0 ±31	8,6	12,1	3,4	0,8	0,0	75,1	0,267	
			Ver	11 ±8	2 ±2	0,8 ±0,1	40,9 ±23	8,5	6,3	3,3	2,3	0,0	79,6	0,094	
	E. edulis	Arecaceae	Inv	67 ±31	- -	0,6 ±0,3	41,8 ±4	3,2	13,8	4,1	2,7	0,0	75,7	0,099	
			Ver	23 ±21	1 0	0,3 ±0,4	61,0 ±2	3,2	32,7	3,5	1,9	5,0	55,3	0,118	
	G. australis	Annonaceae	Inv	68 ±19	2 -	0,7 ±0,1	86,0 ±20	3,3	81,6	0,8	0,4	0,1	13,7	0,607	
			Ver	43 ±32	0 0	0,6 ±0,7	87,4 ±36	2,2	79,8	1,1	0,7	0,1	15,8	0,391	
	L. hoehnei	Chrysobalanaceae	Inv	93 ±38	5 -	1,5 ±2,1	46,6 ±18	3,5	14,6	11,3	34,0	0,0	36,6	0,363	
			Ver	47 ±16	2 ±3	1,5 ±0,7	56,8 ±6	3,7	10,7	14,9	28,5	1,2	40,1	0,534	
	M. guianensis	Sapindaceae	Inv	417 ±140	- -	3,0 ±0,7	25,0 ±4	2,9	8,5	2,4	1,4	50,7	30,6	0,155	
			Ver	88 ±47	1 0	0,7 ±0,2	25,3 ±2	3,1	9,5	3,6	9,7	20,5	47,9	0,111	
	M. schottiana	Monimiaceae	Inv	19 ±5	- -	0,5 ±0,2	23,0 ±4	3,7	3,3	1,4	2,0	1,8	87,7	0,408	
			Ver	4 ±3	0 0	0,5 ±0,4	45,5 ±28	11,4	2,3	1,3	1,3	27,3	54,7	0,154	
	M. spectabilis	Myrtaceae	Inv	180 ±219	- -	2,2 ±0,7	28,3 ±1	2,1	21,5	3,9	11,4	3,0	52,0	0,139	
			Ver	52 ±15	2 ±2	2,0 ±2,5	64,8 ±34	1,9	23,9	2,4	16,2	10,8	42,3	0,242	
	N. oppositifolia	Lauraceae	Inv	97 ±23	- -	0,6 ±0,5	46,7 ±4	6,8	7,1	46,9	0,8	0,1	37,5	0,300	
			Ver	26 ±33	2 ±1	0,8 ±0,6	117,8 ±50	4,3	8,1	67,3	1,2	0,0	19,2	0,195	
	O. catharinensis	Lauraceae	Inv	11 ±3	- -	0,5 ±0,3	38,2 ±14	6,4	5,0	64,2	1,0	0,3	23,2	0,217	
			Ver	4 ±5	1 ±1	1,0 ±0,4	52,1 ±22	4,4	7,8	63,3	1,6	0,1	22,7	0,128	
	O. dispersa	Lauraceae	Inv	46 ±26	- -	0,2 ±0,1	47,0 ±7	9,6	10,9	49,3	2,2	3,3	24,7	0,103	
			Ver	3 ±1	0 0	0,7 ±0,3	25,0 ±7	7,2	6,2	59,5	1,0	0,0	25,4	0,244	
	S. monosperma	Elaeocarpaceae	Inv	24 ±14	6 -	0,2 ±0,2	68,0 ±2	14,0	23,0	1,7	9,9	1,1	50,1	0,293	
			Ver	10 ±2	9 ±8	1,0 ±0,6	72,4 ±6	16,6	20,9	4,1	6,5	1,6	50,4	0,113	

Médias ANR potencial (pKat gMF⁻¹): atividade da enzima redutase em solução tampão com nitrato (Trat. 1); ANR real (pKat gMF⁻¹): ensaio da enzima com tampão sem nitrato (Trat. 2); NO₃⁻Seiva e NO₃⁻ Folha (μmol.gMF⁻¹): conteúdo de nitrato na seiva do xilema e na folha, respectivamente; proporção de aminoácidos na seiva do xilema (%): ASP: aspartato; GLU: glutamato; ASN: asparagina; GLN: glutamina; ARG: arginina, Outros e Aas Total (μmol.ml⁻¹): concentração total de aminoácidos na seiva do xilema; N: números de indivíduos amostrados; Cat. Suc. – Categoria sucessional: Nc: não caracterizada; Pi: pioneira; Si: secundária inicial e St: secundária tardia. Valores (-) indicam não mensurados ou insuficientes para quantificação.

Discussão

A análise do conteúdo das resinas de troca iônica indicou valores superiores no verão em relação ao inverno com predomínio de nitrato no verão. O mesmo padrão de resposta foi verificado por Aidar *et al.* (2003) em floresta com 25 anos de regeneração, contudo a concentração de nitrato no presente estudo foi muito superior ($367,0 \pm 142,7 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) ao verificado por esses autores ($7,8 \pm 7,0 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$). Enquanto maiores conteúdos foram verificadas por Campos (2009) em Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas.

A variação no conteúdo de N *in situ* entre as diferentes fisionomias de Floresta Ombrófila Densa ao longo do gradiente altitudinal pode ser decorrente de fatores de formação do solo, tais como clima, tempo geológico, material de origem, topografia e biota (Vitousek, 2004) e, principalmente acúmulo de matéria orgânica (Vieira *et al.*, 2011). Além de atributos mais específicos como a composição de espécies, queda de serapilheira, biomassa, textura do solo e consequente capacidade de retenção de água, precipitação e temperatura (Martins, 2010).

O íon nitrato é o último elemento formado no ciclo biológico do N no solo e preferencialmente absorvido pelas plantas, dessa forma, juntamente com a sua baixa energia de ligação com o solo, alta perda por lixiviação e variação sazonal e temporal de sua distribuição (Crawford & Glass 1998) apresenta-se geralmente reduzido no conteúdo edáfico. Entretanto, Martins (2010) verificou um grande acúmulo de material orgânico em superfície de FODM, enquanto Pereira-Silva (2008) observou que o nitrato é disponibilizado em pulsos concomitantes a eventos de precipitação em Floresta Ombrófila Densa Sub-montana. Assim, o alto teor de nitrato no verão pode ser decorrente do alto acúmulo de matéria orgânica no solo associado a maiores taxas de precipitação desse período, as quais influenciam fortemente a atividade microbiológica e, consequentemente, o processo de mineralização e disponibilização de N para o conteúdo edáfico (Logde *et al.*, 1994). No inverno, as condições ambientais favorecem o equilíbrio entre as duas formas inorgânicas avaliadas, especialmente porque em condições de baixo pH e temperatura o NH_4^+ tende a predominar (Djik & Eck, 1995) e, consequentemente, apesar de reduzida atividade microbiana, fornecerá substrato para conversão em nitrato.

A caracterização das estratégias de uso de nitrogênio das 28 espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa Montana indicou a existência de diferentes formas de adquirir, assimilar e transportar o nitrogênio disponível no ambiente, sendo investigada principalmente a assimilação de nitrato e amônio disponíveis no solo e absorvidos pela raiz. De maneira geral, nas duas

estações, o comportamento das espécies frente às variáveis analisadas corroborou o modelo proposto por Aidar *et al.* (2003). Foram quantificados 24 aminoácidos na seiva do xilema, os quais desempenham funções de transporte, distribuição e armazenamento do nitrogênio absorvido na raiz e direcionado para a porção aérea das plantas. Dentre esses aminocompostos, deu-se enfoque a presença de ASP, GLU, ASN, GLN e ARG pela importância deles na caracterização da função e categoria sucessional.

Adotando o valor de 200 pkat.gPF^{-1} como valor de comparação da atividade da enzima nitrato redutase nas folhas, foi verificado que a média de atividade de todos os indivíduos presentes na área amostrada foi menor que o valor limite (173,4 pkat.gPF^{-1}) assim como o encontrado no trabalho de Pereira-Silva (2008) e diferente do obtido em Aidar *et al.* (2003), Campos (2009) e Stewart *et al.* (1988). A baixa taxa comparada de ANR pode ser relacionada com a relativa oscilação de disponibilidade do substrato para a atividade e sinalização na síntese enzimática e das baixas temperaturas. Esse valor também sofre influência das médias menores no verão, fator que reduziu a média geral.

A maior atividade da NR no inverno em relação ao verão em todas as categorias sucessionais divergiu dos outros trabalhos e do modelo de Aidar *et al.* (2003), contudo foi semelhante ao verificado por Latansio-Aidar (*in prep.*) na mesma fisionomia vegetal e pode indicar uma particularidade de FODM. Dentre as explicações plausíveis para esse comportamento, destacam-se o fator temperatura e disponibilidade sazonal, sendo o primeiro, associado a todas as condições ambientais do inverno, o principal componente.

O inverno no Núcleo Santa Virgínia é caracterizado por temperaturas mais baixas do que as cotas altimétricas inferiores (médias mínimas de 13°C), fato que pode influenciar no desenvolvimento de várias mudanças fisiológicas e bioquímicas das plantas a fim de sobreviverem a essas condições (Gupta *et al.*, 2011; Cantrel *et al.*, 2010). O óxido nítrico (NO) pode agir como um antioxidante em condições de estresse (Beligni & Lamattina, 1999; Gupta *et al.*, 2011; Cantrel *et al.*, 2010) e, consequentemente, sinalizar para aclimatização ao frio. As plantas contêm diversas vias para síntese de NO (revisão em Besson-Bard *et al.*, 2008), sendo a enzima Nitrato redutase a mais conhecida (Gupta *et al.*, 2011) e mais ativa quando exposta ao frio. O mecanismo de ação, segundo Gupta *et al.* (2011), se inicia com a percepção do frio através da redução da mobilidade da membrana celular, fato que resulta na produção de ácido fosfatídico e, simultaneamente, na síntese de NO pela enzima nitrato redutase. O controle do

excesso de NO, tóxico em grandes concentrações, é realizado por hemoglobinas (Hb), as quais acumulam NO no frio possibilitando a sinalização e tolerância. Assim, a alta atividade da enzima nitrato redutase no inverno pode provavelmente ter função mais relacionada com proteção ao frio do que nutricional, principalmente através da produção de NO.

Em Pereira-Silva (2008) foi demonstrado que em Floresta Ombrófila Densa Submontana o nitrato no solo é disponibilizado em pulsos concomitantes a entrada de água no sistema, a qual ativa o processo de mineralização e consequentemente restitui o “pool” nitrogênio inorgânico no solo. Segundo Tischner *et al.* (2000) o nitrato tem papel de sinalizador para a síntese de enzimas NR, também avaliando a atividade da enzima nitrato redutase sob condições de pulsos de nitrato. Apesar dessa avaliação não ter sido realizada no presente trabalho e nenhuma conclusão definitiva nesse aspecto alcançada, é possível formular algumas hipóteses de como o nitrato estaria disponibilizado ao longo das estações através da análise do regime pluviométrico.

Em FODM, apesar de não haver forte sazonalidade, há a ocorrência de mudanças no regime de precipitação (Freitas, 2012) e variabilidade térmica, inclusive com existência de estação seca em termos hidrológicos (Groppo, 2010; Rosado, 2011). No inverno houve chuva em eventos e, pelo proposto em Pereira-Silva (2008), um pulso de nitrato com alta síntese da enzima nitrato redutase. Por outro lado, no verão a chuva foi constante e isso indicaria disponibilidade equilibrada de nitrato ao longo da estação.

Outros fatores que possivelmente influenciariam na atividade da enzima nitrato redutase e explicaria as diferenças entre estações do ano são a luminosidade e comprimento do dia, visto que eles afetam diretamente a fotossíntese e a transpiração, além de sincronizar os ciclos circadianos das plantas (Kreps & Kay, 1997). Mudanças das estações do ano provocam respostas e comportamentos distintos das plantas, uma vez que alteram o comprimento do dia e, consequentemente, o relógio biológico através do fitocromo (Raven *et al.*, 1996). Campos (2009) demonstrou uma variação de 2,92h. d⁻¹ entre o verão (13,47h.d⁻¹) e o inverno (10,55h.d⁻¹) em Ubatuba. Assim, a definição exata de qual variável está afetando a resposta fisiológica fica prejudicada pelo sincretismo de processos atuantes no indivíduo e, portanto, necessidade de estudos específicos.

Além da diferença entre estações, a ANR apresentou-se diferente quando submetida a tratamentos distintos, contudo, o padrão verificado na ANR potencial foi o mesmo, com valores superiores no inverno. A ANR foi superior em solução tampão com KNO₃ (Trat.1 – potencial)

em comparação com a atividade em solução tampão livre de nitrato (Trat. 2 – real). Essa observação indica que tanto o nitrogênio endógeno quanto o disponível no solo estão em baixas concentrações ou indisponíveis, enquanto o conjunto enzimático estava ativo representado pela alta atividade quando em solução rica em nitrato. Os trabalhos de Nievola & Mercier (2001) e Cairo *et al.*, (1994) demonstraram uma baixa atividade da NR quando submetida a uma condição livre de indução somente com o nitrato armazenado nas folhas ou disponível na planta.

As espécies pioneiras se distribuem em áreas de clareiras ou bordas, onde a luminosidade não é um fator limitante. Assim, são dotadas de uma atividade fotossintética mais intensa suprimindo a demanda energética para a atividade da enzima nitrato redutase (Hikosaka & Osone, 2009; Campos, 2009). Além disso, a alta concentração de nitrato e aminoácidos na seiva, principalmente no verão quando houve aumento de nitrato no solo e valores superiores aos do inverno para todas as categorias sucessionais, é explicada pelo predomínio da restauração e absorção de nitrogênio no solo (Smirnoff *et al.*, 1984) e redução a aminoácidos ou armazenamento nas folhas. Durante a transpiração desenvolve-se nas folhas um gradiente negativo de pressão hidrostática, fato que provoca a absorção de água e nutrientes do solo e transporte intenso pelo xilema até as folhas. Considerando o nitrato acumulado nas folhas, Smirnoff & Stewart (1984) sugeriram que essa reserva poderia ser mais decorrente da função osmótica do que como fonte nutricional.

As condições ambientais impostas pela estação, como regime pluviométrico (Pereira-Silva, 2008) e temperatura (Attiwill, 1993), podem influenciar de maneira direta na disponibilidade de nitrogênio e, conseqüentemente, na fisiologia da assimilação e armazenamento desse nutriente nas espécies. Assim, altas temperaturas e precipitação culminaram em maiores taxas de mineralização e, no metabolismo vegetal, maior transporte na seiva do xilema e acúmulo foliar.

Juntamente com NO_3^- , o aminoácido ASN predominou na seiva de pioneiras e também das espécies não caracterizadas, diferindo das classes sucessionais mais avançadas. A asparagina é sintetizada através de reação de transaminação, com transferência do grupo amina da glutamina para o aspartato e tem como principais funções o transporte a longas distâncias, ser precursor de proteínas e armazenar N, em virtude de sua estabilidade e alta razão C:N (4:2) (Singh, 1999). A presença desse aminoácido permitiu relacionar o metabolismo do nitrogênio com a sua alta capacidade fotossintética e metabolismo de C (Sodek 2004). Além disso, sugeriu que apesar da

maior quantidade da assimilação nessa categoria ser na folha, uma quantidade substancial de nitrato é assimilado na raiz (Aidar *et al.*, 2003).

A categoria secundária inicial e não caracterizada apresentaram estratégias intermediárias entre pioneiras e secundárias tardias. Apresentaram taxas moderadas de ANR e nitrato na folha e baixo conteúdo de NO₃ na seiva do xilema, corroborando com o modelo proposto por Aidar *et al.*, (2003). Apesar de não diferir estatisticamente do verão, a tendência de menor quantidade de nitrato na seiva do xilema no inverno pode reforçar os resultados anteriores, indicando que a baixa disponibilidade de N no solo influencia negativamente a assimilação de novo nitrato. As espécies *Inga marginata* (Fabaceae) e *Solanum cinamommeum* (Solanaceae) tiveram altas atividades da enzima, enquanto *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae) reduziu a média geral da categoria secundária inicial com sua baixa ANR. As três espécies da família Fabaceae apresentaram alto conteúdo de nitrato armazenado na folha, especialmente no verão.

Dentre os aminoácidos quantificados, grande quantidade de GLN e ARG foi evidenciado na seiva do xilema das espécies da categoria secundária inicial, corroborando os resultados de Aidar *et al.*, (2003) e Pereira-Silva (2008). A GLN é um aminoácido de transporte a longas distâncias e como é produto primário da assimilação de N inorgânico demanda pouca energia para sua formação (Stewart *et al.*, 1980; Lea & Mifflin, 1980), assim, incremento da concentração desse aminoácido indica assimilação de N novo. Por outro lado, a arginina exerce função de estoque devido a baixa razão C:N (6:4) e transporte pela sua solubilidade na seiva (Micallef & Shelp, 1989; Schmidt & Stewart, 1998). A remobilização no período úmido e reciclagem interna de nitrogênio no período seco permite que as plantas sustentem seu crescimento independente de uma condição de déficit hídrico e baixa de N inorgânico no solo (Schmidt & Stewart, 1998). Esses resultados indicam que para as espécies secundárias iniciais que dependem parcialmente de luz e têm menores taxas fotossintéticas, o nitrato pode não ser fonte principal de N e, quando disponível, é geralmente assimilado na raiz e transportado na forma de glutamina, exigindo menor gasto energético (Campos, 2009).

Como esperado, as espécies tardias não se relacionaram à ANR, já que fisiologicamente têm níveis relativamente baixos dessa enzima nas folhas, bem como baixos níveis de nitrato na seiva e na folha. Miller (1869) e Miller & Miller (1986) verificaram que em indivíduos de idade mais avançada a estratégia predominante é a remobilização e ciclagem interna de N com reduzidas taxas de assimilação de N novo, principalmente na forma de NH₄⁺. Dessa forma, há

uma redução no custo energético, uma vez que a assimilação de uma molécula de NH_4^+ do solo e transformação em glutamato requer quatros moléculas de ATP, enquanto a conversão de uma molécula de NO_3 até glutamina demanda 12 moléculas de ATP e N_2 em duas moléculas de glutamina requer 24 moléculas de ATP (Schubert 1986; Bloom *et al.*, 1992; Postgate 1998).

A análise da seiva do xilema indicou equivalência entre os aminoácidos GLU+CIT e ASN com maiores proporções e GLN e ARG com menores. Os compostos nitrogenados GLN e ASN unem o metabolismo do carbono e do nitrogênio e, juntamente com GLU+CIT e ASP, estão relacionados à síntese de compostos nitrogenados envolvidos no metabolismo do amônio, além de serem fundamentais na exportação e na distribuição do nitrogênio e precursores das principais famílias de aminoácidos protéicos e de compostos nitrogenados como a clorofila, os ácidos nucleicos e as poliaminas (Taiz & Zeiger, 2002), enquanto ARG sugere remobilização do N (Schmidt & Stewart, 1998; Aida *et al.*, 2003). Reforçar que a alta concentração de glutamato na seiva do xilema pode ter sido influenciada pela presença de citrulina na seiva e pela impossibilidade de separação entre o glutamato e citrulina na metodologia utilizada no UPLC. Pereira-Silva (2008) encontrou arginina e citrulina como aminoácidos predominantes na seiva de espécies secundárias tardias. A citrulina é um aminoácido comumente encontrado no xilema de muitas espécies e é precursor da ARG (Malaguti *et al.*, 2001).

Conclusão

A análise *in situ* da disponibilidade de nitrogênio mineral no solo demonstrou que o amônio e nitrato não apresentaram diferença significativa no inverno, enquanto o nitrato predominou no verão. A precipitação acumulada e a temperatura detiveram grande influência sobre esse padrão, visto que condições úmidas favoreceram a atividade microbológica e, conseqüentemente, disponibilização de NO_3 para o conteúdo edáfico. Somado a isso, o grande acúmulo de matéria orgânica pode indicar que essa forma de N pode também ser uma importante fonte de nutrientes para as plantas em FODM e representa um campo de estudo futuro bem promissor.

Os resultados obtidos em Floresta Ombrófila Densa Montana corroboram o modelo proposto por Aida *et al.* (2003), exceto pela maior atividade da NR em todas as categorias sucessionais no inverno. Entretanto, sugere-se que essa atividade da NR está mais vinculada a proteção ao frio no inverno da FODM, através da síntese de NO, do que como função

nutricional. Dessa forma, o modelo de uso de N proposto por Aidar *et al.* (2003) não é invalidado para FODM, somente houve uma particularidade adicional à ele nessa formação vegetacional.

A ANR também diferiu entre os 2 tratamentos aplicados e foram complementares aos outros resultados avaliados, tais como concentração de NO_3 na seiva, folha e solo. Valores de ANR em solução tampão com KNO_3 foram superiores ao tratamento sem essa solução e indicam que apesar da baixa concentração do nitrogênio endógeno e disponível no solo, o conjunto enzimático está presente e ativo, representado pela alta atividade quando em solução rica em nitrato.

As espécies demonstraram seguir um *continuum* de estratégias de uso de nitrogênio. As espécies pioneiras apresentaram altas taxas de atividade da NR, aquisição imediata do nitrato do solo pelas raízes e assimilação e acúmulo preferencialmente nas folhas, bem como maior presença de asparagina na seiva do xilema. As secundárias iniciais apresentam comportamento intermediário com estratégias de assimilação tanto do nitrato como do amônio do solo e moderada atividade da NR e concentração de nitrato na folha, na seiva, havia baixa concentração de nitrato e predomínio glutamina, aspartato e arginina. As espécies secundárias tardias, por sua vez, apresentam estratégias mais direcionadas ao transporte, armazenamento e à remobilização interna de nitrogênio, verificado pelo baixo conteúdo de nitrato e presença de glutamato + citrulina, glutamina e arginina na seiva do xilema, além de conteúdo moderado na folha principalmente no inverno. Dentre as espécies enquadradas na categoria não caracterizadas, estão *Psychotria vellosiana* e *Psychotria longipes* que na área amostrada apresentaram em média 6m de altura, sendo constituintes do sub-bosque da floresta. Além da característica estrutural da espécie, sua fisiologia do uso de N indicou uma aproximação com a categoria secundária inicial. Em contrapartida, para a definição concreta da categoria sucessional do bambu mais estudos devem ser realizados.

Referências bibliográficas

- Aidar, M.P.M.; Schmidt, S.; Moss, G.; Stewart, G.R. & Joly, C.A. 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant Cell and Environment* 26: 389-399.
- Andrews, M. 1986. The partitioning of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. *Plant Cell and Environment* 9:511 - 519

- Attiwill P.M. & Adams M.A. 1993. Tansley Review, 50. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124:561–582.
- Beevers, L. & Hageman, R.H. 1969. Nitrate reduction in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 20:495-522.
- Beligni, M.V. & Lamattina, L. 1999. Nitric oxide counteracts cytotoxic processes mediated by reactive oxygen species in plant tissues. *Planta* 208: 337–344.
- Besson-Bard, A.; Pugin, A. & Wendehenne, D. 2008. New insights into nitric oxide signaling in plants. *Annual Review of Plant Biology* 59: 21–39.
- Bizuti, D.T.G. 2011. Ciclagem do fósforo em Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos de Picinguaba e Santa Virgínia – SP. Dissertação de Mestrado – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Centro de Energia Nuclear na Agricultura – Piracicaba, SP. 113p.
- Bloom, A.J.; Sukrapanna, S.S. & Warner, R.L. 1992. Root respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley. *Plant Physiology*. 99:1294-1301.
- Bredemeier, C. & Mundstock, C. M. 2000. Regulação da absorção e assimilação do nitrogênio nas plantas. *Ciência Rural* 30(2): 365-372.
- Cairo, P.A.R.; Oliveira, L.E.M. & Delú Filho, N. 1994. Determinação das condições ótimas para o ensaio *in vitro* da redutase do nitrato em algumas espécies arbóreas. *Revista Árvore* 18:87-95.
- Campos, M.M.S. 2009. Ecofisiologia do uso de nitrogênio em espécies arbóreas da floresta ombrófila densa das terras baixas, Ubatuba, SP. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica IBT/SMA, São Paulo, 102 p.
- Cantrel, C.; Vazquez, T.; Puyaubert J.; Rezé, N.; Lesch, M.; Kaiser, W.M.; Dutilleul, C. Guillas, I.; Zachowski, A. & Baudouin, E. 2010. Nitric oxide participates in cold-responsive phosphosphingolipid formation and gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist* 189: 415–427.
- Cataldo, D.A.; Haroon, M.; Schrader, L.E. & Youngs, V.L. 1975. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 6:71-80.
- Crawford, N.M. & Glass, A.D.M. 1998. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in

- plants. *Trends in Plant Science* 3(10):389-395.
- Djik, E. & Eck, N. 1995. Ammonium toxicity and nitrate response of axenically grown *dactylorhiza-incarnata* seedlings. *New Phytologist*, 131:361-367.
- Freitas, H.C. 2012. A influência dos transportes advectivos na estimativa do fluxo líquido do ecossistema: um estudo de caso para a mata atlântica com uso de técnicas micrometeorológicas. Tese de Doutorado – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP. 84p.
- Galloway, J.N.; Dentener, F.J.; Capone, D.G.; Boyer, E.W.; Howarth, R.W.; Seitzinger, S.P.; Asner, G.P.; Cleveland, C.C.; Green, P.A.; Holland, E.A.; Karl, D.M.; Michaels, A.F.; Porter, P.A.; Townsend, A.R. & Smarty, C.J. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70: 153-226.
- Galloway, J.N.; Townsend, A.R.; Erisman, J.W.; Bekunda, M.; Cai, Z.; Freney, J.R.; Martinelli, L. A.; Seitzinger, S.P. & Sutton, M.A. 2008. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320, 889.
- Gandolfi, S.; Leitão Filho, H. & Bezerra, C.L.F. 1995. Levantamento Florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55(4):753-767.
- Giller K. 2001. *Nitrogen Fixation in Tropical Cropping Systems* 2nd edn, CABI Publishing, Wallingford, UK. 448p.
- Gropp, J.D. 2010. Caracterização hidrológica e dinâmica do nitrogênio em uma microbacia com cobertura florestal (Mata Atlântica), no Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Santa Virgínia. Doutorado, USP, Piracicaba.
- Gupta, K.J.; Hinch, D.K. & Mur, L.A.J. 2011. NO way to treat a cold. *New Phytologist* 189: 360–363
- Harper, J.E. 1994. Nitrogen metabolism. *In*: Boote, K.J.; Bennett, J.M.; Sinclair, T.R.; eds. *Physiology and determination of crop yield*. Madison ASA/CSSA/SSSA, pp.285-302.
- Hikosaka K. & Osone Y. 2009. A paradox of leaf-trait convergence: why is leaf nitrogen concentration higher in species with higher photosynthetic capacity? *Journal of Plant Research*. 122: 245-251.
- Högberg, P. 2007. Nitrogen impacts on forest carbon. *Nature* 447: 781-782.

- Kreps, J.A. & Kay, S.A. 1997. Coordination of plant metabolism and development by the circadian clock. *Plant Cell* 9:1235–1244.
- Lea, P.J. & Miflin, B.J. 1980. Transport and metabolism of asparagine and other nitrogen compounds within the plant. *In: The Biochemistry of Plants*, Stumpf, P.K. & Conn, E.E. (eds.), Academic Press, New York, pp. 596-607.
- Lodge, D.J.; MacDowell, W.H. & Mc Swiney, C.P. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 9(10):384-387.
- Malaguti, D.; Millard, P.; Wendler, R.; Hepburn, A. & Tagliavini, M. 2001. Translocation of amino acids in xylem of apple (*Malus domestica* Borkh.) trees in spring as a consequence of both N remobilization and root uptake. *Journal of Experimental Botany* 52(361): 1665-1671.
- Martinelli, L.A.; Piccolo, M.C.; Townsend, A.R.; Vitousek, P.M.; Cuevas, E.; McDowell, W.; Robertson, G.P.; Santos, O.C. & Treseder, K. 1999. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry* 46: 45-65.
- Martins, S.C. 2010. Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba – SP. 156p.
- McCullough, H. 1967. The determination of ammonia in whole blood by a direct colorimetric method. *Clinica Chimica Acta* 17:297-304.
- Micallef, B.J. & Shelp, B.J. 1989. Arginine metabolism in developing soybean cotyledons I - Relationship to nitrogen nutrition. *Plant Physiology* 90: 624-630.
- Miller, H.G. 1986. Carbon-nitrogen interactions – the limits to productivity. *Tree Physiology* 2:373–385.
- Miller, H.G. & Miller, J.D. 1987. Nutritional requirements of Sitka spruce. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. 93B:75–83.
- Näsholm, T.; Ekblad, A.; Nordin, A.; Giesler, R.; Högborg, M. & Högborg, P. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* 392:914–916
- Nievola, C.C & Mercier, H. 2001. Variações diurnas da atividade *in vivo* da redutase do nitrato em abacaxizeiro (*Ananas comosus* (L.) Merr. – Bromeliaceae). *Revista Brasileira de Botânica*. 24(3):295-301
- Pate, J.S. 1983. Patterns of nitrogen metabolism in higher plants and their ecological

- significance. In J. A. Lee, S. McNeill, and I. H. Rorison. eds. Nitrogen as an Ecological Factor. Blackwell Scientific Publ., Oxford, UK. Pag: 225-255
- Pate, J.S.; Stewart, G.R. & Unkovich, M. 1993. ^{15}N natural abundance of plant and soil components of a Banksia woodland ecosystem in relation to nitrate utilization, life form, mycorrhizal status and Ns-fixing abilities of component species. *Plant, Cell and Environment* 16:365-373.
- Paungfoo-Lonhienne, C.; Lonhienne, T.G.A.; Rentsch, D; Robinson, N.; Christie, M.; Webb, R.I.; Gamage, H.K.; Carroll, B.J.; Schenk, P.M. & Schmidt, S. 2008. Plants can use protein as a nitrogen source without assistance from other organisms. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America* 105(11):4524-4529.
- Pereira-Silva, E.F.L. 2008. Estratégias ecofisiológicas no uso de nitrogênio em espécies arbóreas de floresta ombrófila densa submontana e estacional semidecidual, SP. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas - SP 217p.
- Phoenix, G.K.; Hicks, W.; Cinderby, S.; Kuylensstierna, J.C.; Stock, W.D.; Dentener, F.J.; Postgate, J. 1998. Nitrogen Fixation. 3rd Edn. Cambridge University Press, Cambridge, 115p.
- Raven, P.H.; Evert, R.F. & Curtis, E.H. 1996. *Biologia Vegetal*. Quinta edição. Editora Guanabara Koogan SA, Rio de Janeiro.
- Rentsch, D.; Schmidt, S. & Tegeder, M. 2007. Transporters for uptake and allocation of organic nitrogens compounds in plants. *FEBS Letters* 581:2281-228.
- Rizzini, C.T. 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. São Paulo: Âmbito Cultural. 747p.
- Rosado, B.H.P. 2011. Ecologia Funcional de árvores em Mata Atlântica: O papel de atributos morfológicos, grau de exposição da copa e altitude sobre o uso de água das espécies. Tese de Doutorado – Universidade Estadual de Campinas, Campinas – SP. 163p.
- Schmidt, S. & Stewart, G.R. 1998. Transport, storage and mobilization of nitrogen by trees and shrubs in the wet/dry tropics of northern Australia. *Tree Physiology* 18:403-410.
- Schmidt S. & Stewart G.R. 1999. Glycine metabolism by plant roots and its occurrence in Australian plant communities. *Australian Journal of Plant Physiology* 26:253–264.
- Schmidt, S.; Stewart, G.R.; Turnbull, M.H.; Erskine, P.D. & Ashwath, N. 1998. Nitrogen relations of natural and disturbed communities in tropical Australia. *Oecologia* 117: 95-104.

- Schrader, L.E. & Thomas, R.J. 2001. Nitrate uptake, reduction and transport in the whole plant. *In: Bewley, J.D. (ed). Nitrogen and carbon metabolism. Developments in plant and soil science, v.3.*
- Schubert, K.R. 1986. Products of biological nitrogen fixation in higher plants: synthesis, transport, and metabolism. *Annual Review of Plant Physiology* 37:539–574.
- Singh, B.K. 1999. Plant amino acids: biochemistry and biotechnology. New York: Marcel Dekker.
- Smirnoff, N.; Tood, P. & Stewart, G.R. 1984. The occurrence of nitrate reduction in the leaves of woody plants. *Annual Botanical* 54:363-374.
- Sodek, L. 2004. Metabolismo do nitrogênio. *In: G.B. Kerbaui (org.), Fisiologia vegetal.* Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, p. 94-113.
- Solomonson, L.P. & Barber, M.J. 1990. Assimilatory nitrate reductase: functional properties and regulation. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 4: 225-253.
- Stevens, C.J.; Dise, N.B.; Mountford, J.O. & Gowing, D.J. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* 303: 1876–1879.
- Stewart, G.R.; Mann, A.F. & Fentem, P.A. 1980. Enzymes of glutamate formation: Glutamate Dehydrogenase, Glutamine Synthetase, and Glutamate Synthase. *In: The Biochemistry of plants, Stumpf, P.K. & Conn, E.E. (eds.), Academic Press, New York, pp. 271-320.*
- Stewart, G.R.; Popp, M.; Holzapfel, I.; Stewart, J.I. & Dickie-Eskew A. 1986. Localization of nitrate reduction in ferns and its relationship to environment and physiological characteristics. *New Phytologist* 104, 373-384.
- Stewart, G.R.; Hegarty, E.E. & Specht, R.L. 1988. Inorganic nitrogen assimilation in plants of Australian rainforest communities. *Physiologia Plantarum* 74:26-33.
- Stewart, G.R.; Pate, J.S. & Unkovich M. 1993. Characteristics of inorganic nitrogen assimilation of plants in fire-prone Mediterranean type vegetation. *Plant, Cell and Environment* 16: 351-363.
- Suding, K.N.; Collins, S.L.; Gough, L.; Clark, C.; Cleland, E.E.; Gross, K.L.; Milchunas, D.G. & Pennings, S. 2005. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102: 4387–4392.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2002. Plant physiology. Califórnia: Sinauer associates

- Tanner, E.V.J.; Vitousek, P.M. & Cuevas E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79(1): 10–22.
- Tischner, R. 2000. Nitrate uptake and reduction in higher and lower plants. *Plant, Cell and Environment* 23:105-1024.
- Vieira, S.A.; Alves, L.F.; Duarte-Neto, P.J.; Martins, S.C. & Veiga, L.G.; Scaranello, M.A.; Picollo, M.C.; Camargo, P.B.; Carmo, J.B.; Sousa Neto, E.; Santos, F.A.M.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2011. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecology and Evolution*. 1:421-434.
- Vitousek, P.M. 2004. *Nutrient Cycling and Limitation: Hawai'i as a Model System*. Princeton University Press. 232 pp.
- Vitousek, P.M. & Sanford, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- Vitousek, P.M.; Aber, J.D.; Howarth, R.W.; Likens, G.E.; Matson, P.A.; Schindler, D.W.; Schlesinger, W.H. & Tilman, D.G. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications* 7: 737- 750.
- Walker, T.W. & Syers, J.K. 1976. The fate phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, Amsterdam. 15 (1):1-19.
- Wedin, D.A. & Tilman, D. 1996. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* 274: 1720– 1723.
- Wellburn, A.R. 1990. Tansley Review n° 24. Why are atmospheric oxides of nitrogen usually phytotoxic and not alternative fertilizers? *New Phytology* 115:395-429.
- Zavaleta, E.S.; Shaw, M.R.; Chiariello, N.R.; Mooney, H.A. & Field, C.B. 2003. Additive effects of simulated climate changes, elevated CO₂, and nitrogen deposition on grassland diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100: 7650–7654.

CAPÍTULO 3.

Avaliação da interação biosfera-atmosfera: um estudo baseado em parâmetros foliares.

RESUMO (Avaliação da interação biosfera-atmosfera: um estudo baseado em parâmetros foliares). A possibilidade de uma espécie vegetal ocorrer em um ambiente é determinada pelas suas características e pela forma com que responde a variação ambiental. Uma forma mais simples de avaliar essa relação é através da caracterização de parâmetros foliares, cujas respostas podem ser posteriormente extrapoladas para o ecossistema. O objetivo principal foi avaliar através de parâmetros foliares, as respostas das plantas frente à mudança da estação do ano e a sazonalidade intrínseca. Uma parcela de 900m² foi delimitada em Floresta Ombrófila Densa Montanta – Núcleo Santa Virgínia onde foi mensurada, no pico da estação seca e estação chuvosa, a taxa de transporte de elétrons (TTE) e os pigmentos fotossintéticos. Os resultados dos parâmetros avaliados indicaram que em FODM o frio pode ser fator determinante na fisiologia das espécies, demonstrado pela alta TTE no verão e variação dos pigmentos fotossintéticos entre as estações, além da consistência perante os dados de irradiação coletados pela torre micrometeorológica.

Introdução

A possibilidade de uma espécie vegetal ocorrer em um ambiente é determinada pelas suas características intrínsecas e pela forma com que responde a variação dos fatores ambientais. Variáveis climáticas como temperatura do ar e solo, umidade relativa ou déficit da pressão de vapor, radiação fotossinteticamente ativa e radiação total, além do fluxo de CO₂, são alguns dos principais componentes para o modelo de trocas gasosas dos ecossistemas e influenciam diretamente na produtividade e estabilidade deles (Freitas, 2012).

Uma forma de avaliar a funcionalidade do ecossistema é através de caracterização de parâmetros foliares (Ollinger *et al.*, 2008, 2010; Hollinger *et al.*, 2009), uma vez que processos que modulam o grau de resposta no nível foliar extrapolam para níveis ecológicos superiores. Assim, a funcionalidade da folha está diretamente relacionada à sua composição, morfologia e balanço de energia (Roderick *et al.*, 1999; Reich, *et al.*, 1992; Hikosaka & Osone, 2009), sendo os principais atributos caracterizados pela dimensão e relação área/massa, conteúdo de nutrientes e pigmentos, capacidade de fixação de carbono, fluxo transpiracional e longevidade.

Características da anatomia e morfologia das plantas são fortemente influenciadas pelos fatores ambientais associados com o clima, radiação solar, precipitação, composição edáfica e altitude (Givnish, 1984). O mesófilo é constituído essencialmente por parênquima e espaços intercelulares, sendo este o local de diversos processos fisiológicos (Raven, 2007). Além disso, o mesófilo detém duas principais propriedades ópticas da folha, a propagação e reflexão de grande parte da radiação infravermelha (NIR) pelos espaços intercelulares e a absorção pelos pigmentos fotossintéticos no parênquima (Wolley, 1971). As clorofilas são responsáveis pela absorção da luz fotossinteticamente ativa, sendo que os máximos de assimilação ocorrem nos comprimentos de onda de luz vermelha (650-700nm) e azul (400-500nm) (Gates *et al.*, 1965), enquanto os pigmentos carotenóides (carotenos e xantofilas) desempenham papel fundamental na captação de luz para fotossíntese e dissipação de energia excedente como forma de evitar danos por excesso de luz (Demmig-Adams & Adams, 1996). Os pigmentos, representados pelas clorofilas e carotenóides e a enzima Rubisco perfazem mais de 50% do nitrogênio (N) das folhas (Elvidge, 1990) e são essenciais no processo fotossintético.

Somado à composição do mesófilo, outras características vegetais, tais como senescência, área foliar específica, mudança de coloração foliar, variação do conteúdo de nitrogênio nas folhas, arquitetura da planta, ângulo de inserção das folhas nos ramos e exposição da superfície do solo à radiação solar são igualmente relacionadas com a variação na irradiância e albedo (reflexão) (Eliáš *et al.*, 1989; Ellsworth & Reich, 1993; Niinemets, 1997; Hollinger *et al.*, 2009). O albedo de superfície é a fração ou porcentagem de radiação solar (Radiação fotossinteticamente ativa + Radiação infravermelha) ou radiação fotossinteticamente ativa, incidida que é refletida ou espalhada na interface entre superfície terrestre e atmosfera, resultando em absorções distintas no dossel e na superfície do solo.

A área foliar específica exerce uma importante função no funcionamento da folha e da planta, sendo apontada uma relação positiva entre AFE, conteúdo de N foliar e capacidade fotossintética (Meziane & Shipley, 2001). Ela é designada tanto pela densidade do tecido quanto pela espessura foliar, isto é, uma relação entre área e massa. O aumento da área foliar específica é geralmente causado por redução da massa seca ou aumento da área foliar. Segundo Reich *et al.* (1999), folhas espessas tendem a apresentar menores taxas fotossintética, uma vez que a luz incidida é menos assimilada e mais refletida pelo conteúdo do mesófilo. Por outro lado, grandes

áreas sustentam maiores quantidades de N na forma de enzimas e pigmentos, as quais provocam altas taxas de TTE e, conseqüentemente, altas atividades fotossintéticas.

Outra variável de amplo interesse no contexto de mudanças climáticas é a concentração de CO₂ na atmosfera. Uma forma de avaliar o desempenho do aparato fotossintético de maneira simples, não destrutiva e não invasiva é através da análise qualitativa e quantitativa da absorção e aproveitamento da energia luminosa (eficiência fotoquímica do fotossistema II) nas folhas. Essa metodologia é baseada no conceito de transferência de energia do sistema Z (Figura 19), no qual as moléculas de clorofila absorvem a energia luminosa (fótons) e alteram temporariamente as suas configurações eletrônicas. Essa condição excitada (nível de mais energia - Chl *a**) é instável e rapidamente retorna à inicial (Chl *a*), dissipando a energia absorvida do fóton através da dissipação fotoquímica (Ph), fluorescência (F) ou dissipação não fotoquímica (D) (Figura 18). Esses três processos de dissipação da energia luminosa (Ph+F+D) são concorrentes, ou seja, incremento de uma forma de dissipação acarreta em modificação da outra. Assim, alterações na fluorescência podem indicar comprometimentos no processo fotossintético (Campostrini, 2001) (Figura 18).

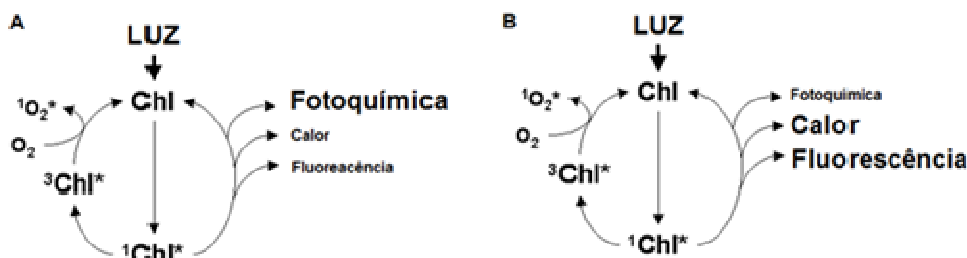


Figura 18 – Transferência de energia através da clorofila para o transporte de elétrons nos fotossistemas (fotoquímica) e dissipações não-fotoquímicas (calor e fluorescência). Em A. sistema adaptado ao escuro, com maior eficiência fotoquímica e pequena dissipação não fotoquímica; B. sistema com deficiência na transferência de energia para o transporte de elétrons com menor eficiência fotoquímica e maior dissipação não-fotoquímica.

A fluorescência pode ser detectada por um fotodetector, sendo que grandes progressos nessa área de estudo foram alcançados com o desenvolvimento de fluorômetros modulados. A luz modulada inicial aplicada após o tecido vegetal ter sido mantido no escuro ou sob reduzida luminosidade é de baixa intensidade ($<1\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), e apesar de não induzir a curva da

fluorescência ou não “fechar” todos os centros de reação, induz o nível F_0 . Um segundo ponto de luz com cerca de $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ induz a cinética da curva e uma luz com elevada intensidade luminosa ($>2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) é utilizada para “fechar” os centros de reação e denominada Fluorescência máxima (F_m) (Campostrini, 2001).

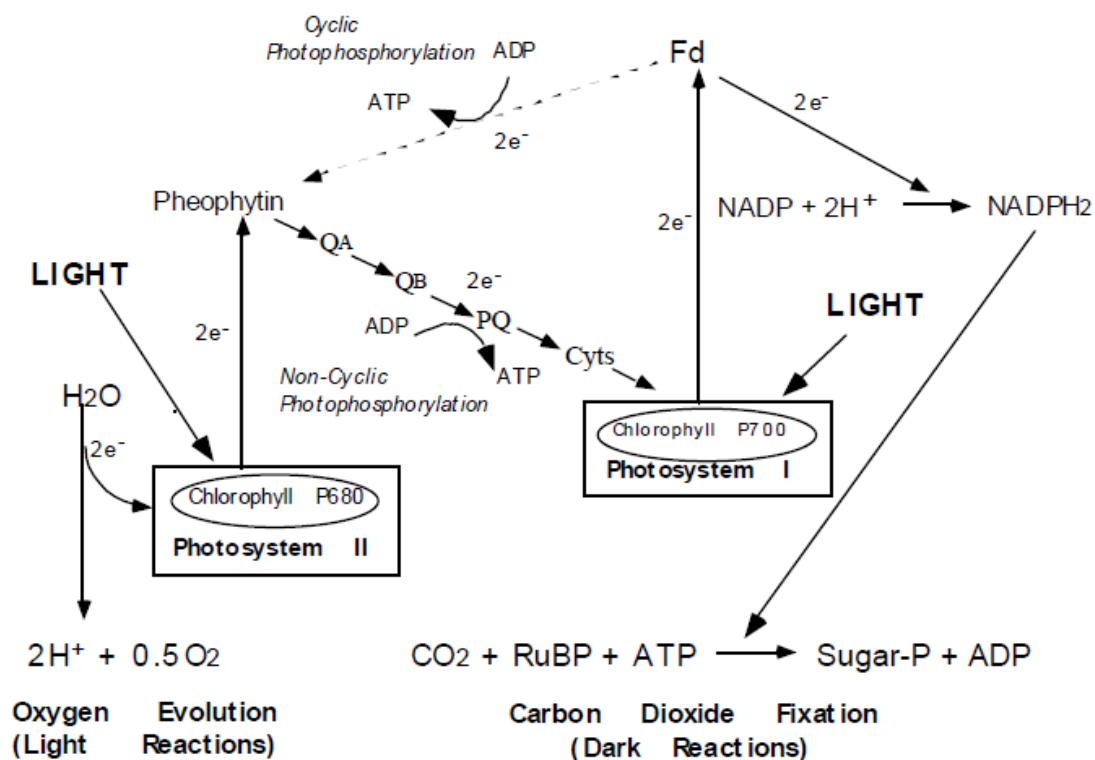


Figura 19. Esquema simplificado do processo fotossintético. Manual de instruções. Qubit System (Canadá) (Campostrini, 2001).

O rendimento quântico efetivo do fotossistema II (ϕ_{II_e}), ou seja, a razão F_v/F_m , (Gentry *et al.*, 1989) pode ser usado para estimar a taxa de transporte de elétrons na amostra se o fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) incidente no tecido for conhecido. Há uma relação direta entre as variáveis, sendo $1 \mu\text{mol}$ de elétrons de clorofila excitado por $1 \mu\text{mol}$ de fótons e ϕ_{II_e} a proporção destes elétrons que são usados na fase fotoquímica (redução do NADP). Nesse sentido, a taxa de transporte de elétrons (TTE) é definida como $\text{TTE} = \phi_{II_e} \times \text{FFF} \times 0,84 \times 0,5$, uma vez que cerca de 84% da luz incidente sobre a folha é absorvida pelas moléculas de clorofila e o restante

dissipada, com 50% dos fótons ativando as moléculas de clorofila associada ao PSII e 50% dos fótons ativando as moléculas associadas ao PSI (Campostrini, 2001).

A fluorescência da clorofila tem se mostrado uma ferramenta útil na identificação de possíveis estresses ambientais e como eles afetam a eficiência e o aparato fotossintético, inclusive antecipando as respostas dos pigmentos foliares a essas alterações (Maxwell & Johnson, 2000). Nos últimos 20 anos, essa técnica tem sido intensamente usada em estudos de indução à dormência, resistência ao frio, aclimatação à luz, danos provocados pelo fogo, estresse hídrico, efeitos das doenças e deficiência nutricional (Mohammed *et al.*, 1995). Apesar do conhecimento acumulado sobre a fisiologia e comportamento de diversas espécies da flora dos biomas brasileiros, são incipientes os estudos abordando ecofisiologia através da fluorescência da clorofila, especialmente com enfoque em trocas gasosas, (Mattos, 1998; Lemos-Filho, 2000). As trocas de carbono entre a atmosfera e os ecossistemas terrestres, inclusive sua disponibilidade e assimilação sazonal é crítico para aprofundar os conhecimentos sobre os diversos aspectos que envolvem as mudanças globais e os efeitos dessa mudança na biosfera e biodiversidade (IPCC, 2001). Especialmente em ecossistemas florestais, os quais cobrem cerca de 30% da superfície do planeta e estoca aproximadamente 46% do carbono da biosfera terrestre aérea e abaixo do solo (WBGU, 1998).

Flutuações sazonais são geralmente reguladas pela temperatura e fotoperíodo, os quais, por sua vez, atuam na fenologia e na fisiologia fotossintética das plantas (Körner & Basler, 2010). Pesquisas com objetivo de avaliar a capacidade fotossintética das plantas foram realizadas em condições controladas através da manipulação do comprimento do dia e temperatura, contudo são escassos estudos das plantas em condições ambientais naturais (Busch *et al.* 2007, 2008; Bauerle *et al.*, 2012). Em Floresta Ombrófila Densa Montana, Freitas (2012) verificou sazonalidade em diversas variáveis, dentre elas precipitação, temperatura do ar, irradiância solar incidente e albedo da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da radiação solar (K_i) (Figura 20), indicando queda da produtividade na floresta durante o inverno.

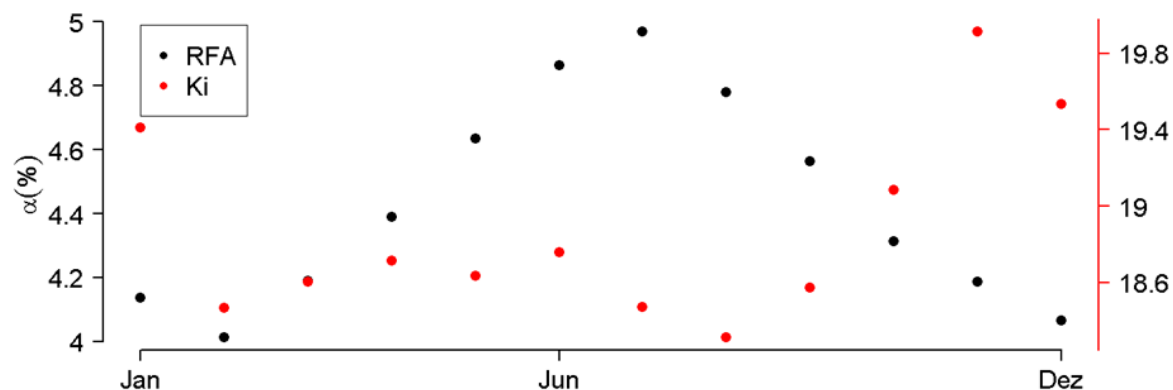


Figura 20. Valores médios mensais de albedo solar e RFA. RFA – Albedo da radiação fotossinteticamente ativa; Ki – albedo da radiação solar. Fonte: Freitas (2012) e Departamento de Ciências Atmosféricas, LCB - IAG/USP.

Nesta etapa do projeto, o objetivo principal foi avaliar através de parâmetros foliares, as respostas das plantas frente à mudança da estação do ano e a sazonalidade intrínseca. Buscando assim verificar a influência da sazonalidade na atividade fotossintética e, conseqüentemente, fornecer ferramentas para previsões futuras desses efeitos na produtividade e fluxos de carbono em FODM, foco principal do Projeto Temático ao qual este trabalho foi vinculado.

Material e Métodos

Área de estudo e determinação dos indivíduos amostrados

Foi delimitada uma parcela de 30x30m na microbacia Ribeirão Casa de Pedra, local de estudo na FODM (mais detalhes Introdução Geral – Área de Estudo). A área da parcela foi definida pelo raio de leitura dos sensores de albedo (Kipp-Zonen CM 3 e Kipp-Zonen PAR Lite), localizados na torre micrometeorológica a 60m de altura. Os dados meteorológicos foram fornecidos pela equipe do Laboratório de Clima e Biosfera - IAG/USP- e projeto temático “Carbon tracker and water availability: controls of land use and climate changes” (FAPESP 08/58120-3).

Os critérios de inclusão dos indivíduos vegetais na amostragem foi o perímetro mínimo de 15cm acima de 1,30m do solo e a completa exposição da copa a radiação solar. Os indivíduos selecionados foram plaqueados, mensurados a altura e perímetro, localizados geograficamente

com GPS e identificados taxonomicamente. Com a ajuda de tesoura de poda alta e escalador, foram coletados sempre ramos da face norte da copa superior dos indivíduos selecionados, uma vez que a quantidade de luz varia no perfil vertical da copa, sendo encontrada maior reflexão no topo da copa e menor reflexão ou maior propagação nas camadas inferiores (Ollinger *et al.*, 2008). Além disso, a face norte é a porção mais atingida pela luz solar.

A coleta de campo concentrou-se em uma manhã tanto para o inverno quanto para o verão, sendo que no inverno (16/07/11) a temperatura atingiu média diária de 14,2°C e precipitação nula. No verão (28/01/12) a temperatura média diária foi de 19,5°C e precipitação acumulada de 5,08mm.

Extração e determinação de pigmentos e nitrogênio

Os pigmentos fotossintéticos foram extraídos de folhas jovens completamente expandidas segundo adaptação da metodologia proposta por Lichtenthaler & Wellburn (1983). A coleta de campo foi realizada no inverno (16/Julho/2011) e verão (28/Janeiro/2012) período da manhã (8-12hs) e as folhas foram armazenadas em sacolas térmicas com gelo gel até a extração vespertina em laboratório. Os discos foliares foram extraídos com o auxílio de um cortador de metal com 1cm de diâmetro (0,79cm² de área), evitando sempre a nervura central da planta. Para a obtenção da quantidade de pigmentos fotossintéticos, 9 discos foliares (3 réplicas contendo 3 discos/indivíduo) foram extraídos e imersos imediatamente em 2mL de etanol 96% e mantidos no escuro. Em laboratório de campo, após 4 dias de armazenamento no escuro, 1ml do extrato foi diluído em 5ml de etanol 96% e determinado sua densidade óptica em espectrofotômetro (DU®-65, Beckman, USA) na faixa de absorbância de 470, 665 e 649 nm. As concentrações de clorofila *a* (Chl *a*- Equação 1) e *b* (Chl *b* – Equação 2) e de xantofilas + carotenóides (Xan+Car – Equação 3) foram obtidas através das equações propostas por Lichtenthaler & Wellburn (1983) e Wellburn (1994).

$$\text{Chl } a = [(13,95 * \text{Abs}665) - (6,88 * \text{Abs}649)] * (V/1000M) \quad (\text{Eq. 1})$$

$$\text{Chl } b = [(24,96 * \text{Abs}649) - (7,42 * \text{Abs}665)] * (V/1000M) \quad (\text{Eq. 2})$$

$$\text{Xan} + \text{Car} = [(1000 * \text{Abs}470) - (2,05 * \text{Chl } a) - (114,8 * \text{Chl } b)] / 245 * (V/1000M) \quad (\text{Eq. 3})$$

Outros 9 discos foliares foram retirados das mesmas folhas mantidos por 48hs em estufa à temperatura de 60°C e pesados em balança analítica, obtendo assim a Massa Seca. Posteriormente, através da razão AF/MS, foi calculada a Área foliar específica (AFE) (Felseburgh, 2006). Os mesmos discos da AFE foram moídos e enviados ao Laboratório de Ecologia Isotópica do CENA/ESALQ/USP, onde foi analisada a razão isotópica do N e razão CN.

Fluorescência da clorofila a

A avaliação da emissão de fluorescência da clorofila foi realizada com um medidor de fluorescência com amplitude modulada de pulso (PAM 2100, Walz, Effeltrich, Alemanha). Foram amostradas folhas totalmente expandidas e expostas ao sol dos ramos selecionados de todos os indivíduos incluídos no critério de inclusão, sempre 1 única folha por indivíduo. No equipamento, a folha foi mantida a uma distância (cerca de 1 cm) e ângulo constante (60°) da fibra óptica com o auxílio de um clipe foliar.

A luz vermelha modulada ($0,1\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) foi aplicada para determinar F_0 (fluorescência mínima). A luz vermelha actínica contínua foi de $300\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e o pulso de saturação de luz (1s) de $3000\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$. O rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ) foi determinado conforme Genty *et al.*, (1989) através da equação 4 e a taxa aparente de transporte de elétrons (TTE) através do fotossistema II foi calculada com a equação 5.

$$\Phi = \Delta F/F'_m = (F'_m - F)/F'_m \quad (\text{Equação 4})$$

$$\text{TTE} = \Delta F/F_m \times \text{FFF} \times 0,5 \times 0,84 \quad (\text{Equação 5})$$

Sendo,

Φ : rendimento quântico efetivo do fotossistema II;

F: fluorescência da clorofila na amostra adaptada à luz;

F_0 : fluorescência inicial;

F_m : fluorescência máxima;

$\Delta F = F_m - F_0$: fluorescência variável

F'_m : fluorescência máxima da amostra adaptada à luz com o pulso saturante;

TTE: taxa aparente de transporte de elétrons ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$);
FFF: fluxo de fótons fotossintéticos ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$);
0,5: fator considerando a excitação luminosa dos dois fotossistemas;
0,84: fator de fótons absorvidos pelas moléculas de clorofila;

Análise dos dados

Todas as análises foram conduzidas com 3 réplicas independentes. Para cada parâmetro, a distribuição normal e homogeneidade dos dados foram determinadas com o teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene, sendo logaritmizados quando não apresentavam normalidade. Para verificar se os valores de concentração Chl *a*, Chl *b*, carotenóides+xantofilas, TTE e AFE diferenciavam entre si para todo o grupo de indivíduos amostrados foi realizado uma Análise de Variância de duas vias (ANOVA Two-Way) e um teste de Post Hoc de Tukey. Além disso, foi realizado um teste de correlação de Pearson com $\alpha=0,05$ para verificar relação entre variáveis e teste t sem transformação dos dados para verificar diferenças entre estações.

Resultados

Os indivíduos amostrados em Julho/2011 e Janeiro/2012 e suas respectivas concentrações de pigmentos, TTE e áreas foliares específicas estão apresentados na Tabela 5. A análise demonstrou que a intensidade de resposta da concentração de carotenóides e xantofilas, Chl*a*/Chl*b* ($F=22,9$ $p<0,01$) e TTE ($t=-10,52$ $p<0,01$), foram condicionadas pela estação do ano ($F=4,45$ $p=0,01$), sendo esse valor superior no verão. As demais variáveis apresentaram respostas similares nas duas estações amostradas (Chl *a*, Chl *b*= $F=3,8$ $p<0,53$ e AFE= $F=3,8$ $p=0,56$).

Os resultados das correlações indicaram que há relação entre o TTE e a concentração de carotenóides e xantofilas ($r=0,42$ $p<0,01$) e com a razão Chl*a*/Chl*b* ($r=0,48$ $p<0,01$). A Clorofila *a* relacionou-se somente com a concentração de Chl *b* ($r=0,9$ $p<0,01$) e carotenóides e xantofilas ($r=0,37$ $p=0,02$), enquanto que a clorofila *b* e os carotenóides e xantofilas estiveram ambos correlacionadas com a razão Chl*a*/Chl*b* ($r=-0,5$ $p<0,01$ e $r=0,5$ $p<0,01$, respectivamente). A AFE, por sua vez, esteve relacionada negativamente com a concentração de carotenóides e xantofilas ($r=-0,6$ $p<0,01$).

Tabela 5. Quantidade de pigmentos foliares (mg.g^{-1}), área foliar específica (cm^2g^{-1}) e taxa de transporte de elétrons ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de indivíduos de dossel na microbacia Ribeirão Casa de Pedra.

Ind.	Espécie	Est.	Pigmentos (mg.g^{-1})			Chl a/ Chl b	AFE (cm^2g^{-1})	TTE
			Chl a	Chl b	Xan+Car			
1	<i>Inga marginata</i> Willd.	Inv	4,47	4,32	0,07	1.03	19.75	53.10
		Ver	3.05	2.26	0.03	1.35	39.50	200.05
2	<i>Tibouchina pulchra</i> Cogn.	Inv	1,45	1,28	0,04	1.13	18.23	81.60
		Ver	1.46	1.01	0.06	1.44	15.80	287.18
3	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Inv	4,66	4,38	0,05	1.06	23.70	51.30
		Ver	3.08	2.42	0.04	1.27	39.50	117.05
5	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Inv	2,60	2,49	0,03	1.04	26.33	39.50
		Ver	2.34	1.96	0.05	1.19	26.33	146.80
6	Fabaceae	Inv	2,37	2,10	0,01	1.13	47.40	81.40
		Ver	2.87	2.58	0.03	1.11	39.50	282.26
7	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Inv	2,84	2,84	0,06	1.00	19.75	204.60
		Ver	3.38	3.69	0.08	0.92	26.33	210.98
8	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Inv	3,87	3,54	0,08	1.09	19.75	106.40
		Ver	-	-	-	-	-	-
9	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Inv	2,79	2,55	0,03	1.09	29.63	68.30
		Ver	2.04	1.65	0.09	1.24	15.80	196.25
10	<i>Inga marginata</i> Willd.	Inv	2,38	2,14	0,02	1.11	26.33	104.20
		Ver	2.36	1.73	0.05	1.36	19.75	-
12	<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	Inv	3,34	3,00	0,03	1.11	23.70	142.50
		Ver	3.73	1.87	0.09	1.99	19.75	240.00
13	<i>Phytolacca dioica</i> L.	Inv	3,68	3,38	0,02	1.09	33.86	137.30
		Ver	3.07	2.81	0.05	1.09	26.33	239.10
14	<i>Phytolacca dioica</i> L.	Inv	3,40	3,00	0,01	1.13	79.00	101.70
		Ver	1.90	1.36	0.03	1.40	39.50	214.60
15	<i>Vernonia puberula</i> Less.	Inv	4,33	3,87	0,04	1.12	26.33	180.60
		Ver	3.50	3.09	0.07	1.13	26.33	200.50
16	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Inv	6,60	6,14	0,08	1.07	21.55	59.30
		Ver	4.12	3.52	0.13	1.17	15.80	125.80
17	<i>Inga marginata</i> Willd.	Inv	4,21	4,00	0,03	1.05	29.63	80.37
		Ver	3.67	2.76	0.08	1.33	19.75	219.33
18	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Inv	2,82	2,56	0,02	1.10	47.40	46.30
		Ver	3.82	2.81	0.08	1.36	26.33	215.72
20	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Inv	1,60	1,46	0,02	1.10	33.86	62.30
		Ver	1.49	1.09	0.03	1.37	26.33	104.75

Continua

Continuação

Ind.	Espécie	Est.	Pigmentos (mg.g ⁻¹)			Chl a/ Chl b	AFE	TTE
			Chl a	Chl b	Xan+Car			
21	<i>Cyatheaceae</i> Kaulf.	Inv	2,98	2,95	0,02	1.01	39.50	80.40
		Ver	5.02	4.38	0.06	1.15	39.50	195.78
22	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Inv	2,82	2,60	0,03	1.08	29.63	113.10
		Ver	3.94	2.00	0.14	1.97	19.75	197.23
23	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	Inv	3,25	3,12	0,04	1.04	26.33	86.00
		Ver	3.68	1.95	0.14	1.89	15.80	204.68
24	<i>Inga marginata</i> Willd.	Inv	2,95	2,70	0,02	1.09	39.50	60.50
		Ver	2.38	1.19	0.04	2.01	19.75	153.20
25	<i>Inga marginata</i> Willd.	Inv	2,86	2,42	0,02	1.18	33.86	98.60
		Ver	2.68	1.77	0.08	1.51	15.80	190.50

Ind.- Indivíduos; Est.- Estação; Inv. – Inverno; Ver – Verão; Chl a – Clorofila a; Chl b – Clorofila b; Xan+Car – Xantofilas e carotenóides; Chl a/ Chl b – razão clorofila a e b; AFE – Área foliar específica; TTE – taxa de transporte de elétrons.

Os valores médios para todos os indivíduos na área de amostragem nas duas estações avaliadas (Figura 21) indicam que a Chl a (3,285 mg.g⁻¹ no inverno e 3,03 mg.g⁻¹ no verão) e Chl b (3,038 mg.g⁻¹ no inverno e 2,28 mg.g⁻¹ no verão) são estatisticamente semelhantes, apesar de haver uma clara tendência de decréscimo de Chl b no verão. Por outro lado, a concentração de carotenóides e xantofilas na folha sofreu incremento no verão (0,067 mg.g⁻¹) em comparação com o inverno (0,035 mg.g⁻¹).

O conteúdo de nitrogênio por área foliar foi maior no verão do que no inverno, indicando que nessa estação o mesófilo é mais espesso e complexo, além de indicar maior conteúdo de pigmentos, aminoácidos e enzimas para a fotossíntese. Esse resultado suporta o albedo solar analisado pela torre micrometeorológica e o TTE.

Os valores médios de TTE para todos os indivíduos amostrados foram superiores no verão (197,4 μmol.m⁻²s⁻¹) em relação ao inverno 87,4 μmol.m⁻²s⁻¹ (Figura 22). A avaliação mais detalhada dos indivíduos (Figura 23) demonstrou que indivíduos da mesma espécie apresentam grande variação nos valores de TTE em uma mesma estação, entretanto os valores observados no verão foram sempre mais elevados quando comparados com aqueles observados no inverno. Espécies abundantes (4 indivíduos) na parcela como *Inga marginata* apresentaram valores de TTE variando no inverno entre 50 a 100 μmol.m⁻²s⁻¹ e no verão 150 a 200 μmol.m⁻²s⁻¹, *Alchornea triplinervia* variou no inverno entre 50 a 100 μmol.m⁻²s⁻¹ e no verão 200 a 215 μmol.m⁻²s⁻¹ e *Ocotea dispersa* entre 40-110 μmol.m⁻²s⁻¹ no inverno e 100-200 μmol.m⁻²s⁻¹.

Outra análise relevante é o enfoque na estratégia de sucessão das espécies. Assim, verifica-se que *Vernonia puberula* (Compositae), uma espécie pioneira, apresentou altas taxas tanto no inverno ($180,6 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) quanto no verão ($200,5 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Por outro lado, a espécie *Ocotea dispersa* (Lauraceae) incluída na categoria secundária tardia apresentou em média $70,8 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ no inverno e $161,3 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ no verão, quando as condições ambientais e a temperatura se apresentaram mais favoráveis ao crescimento vegetal.

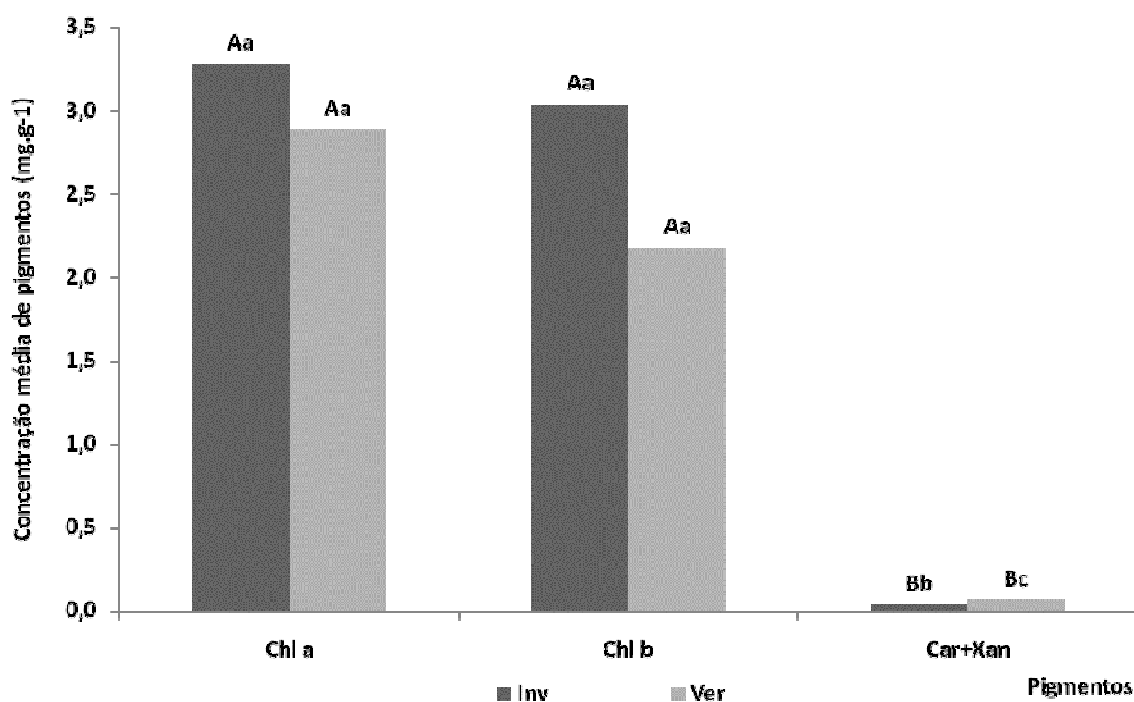


Figura 21. Concentração média dos pigmentos presentes nos indivíduos amostrados no inverno e verão. Chl *a* – clorofila *a* (mg.g^{-1}); Chl *b* – clorofila *b* (mg.g^{-1}); Car+Xan – carotenóides e xantofilas (mg.g^{-1}). Barras pretas são valores encontrados no inverno e barras cinzas no verão. Letras maiúsculas indicam comparações entre pigmentos e letras minúsculas comparações entre inverno e verão.

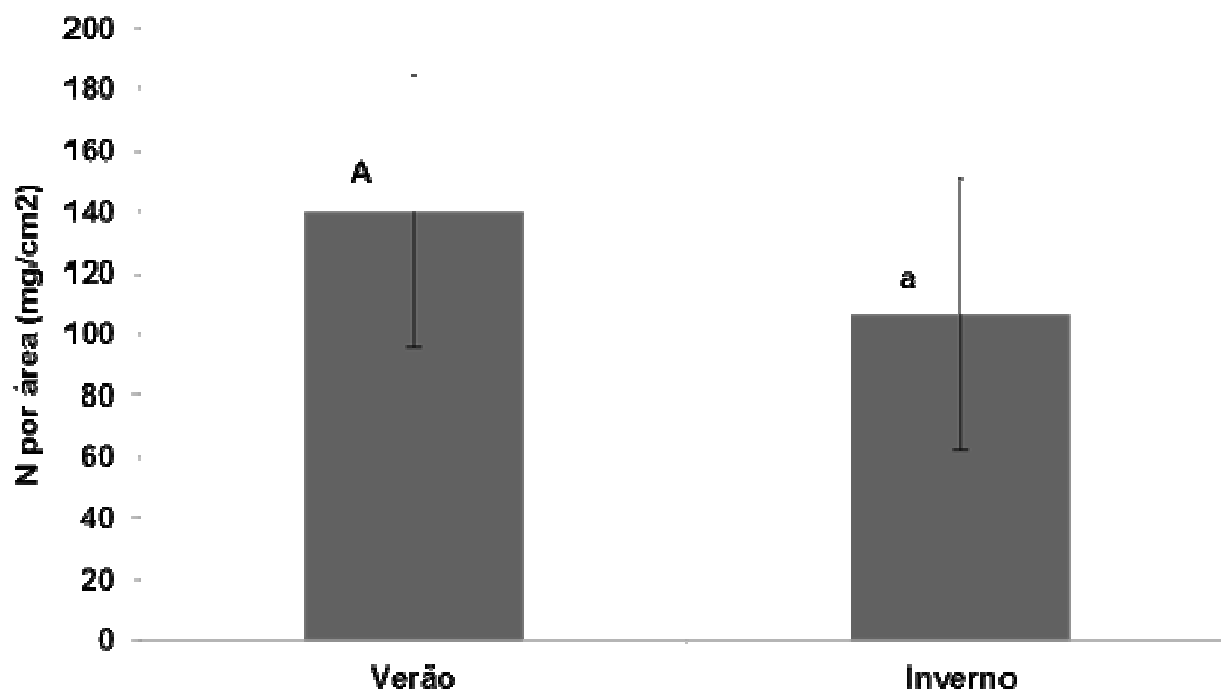


Figura 22. Conteúdo de N por área foliar nas duas estações avaliadas. Letras diferentes indicam diferença estatística significativa entre inverno e verão.

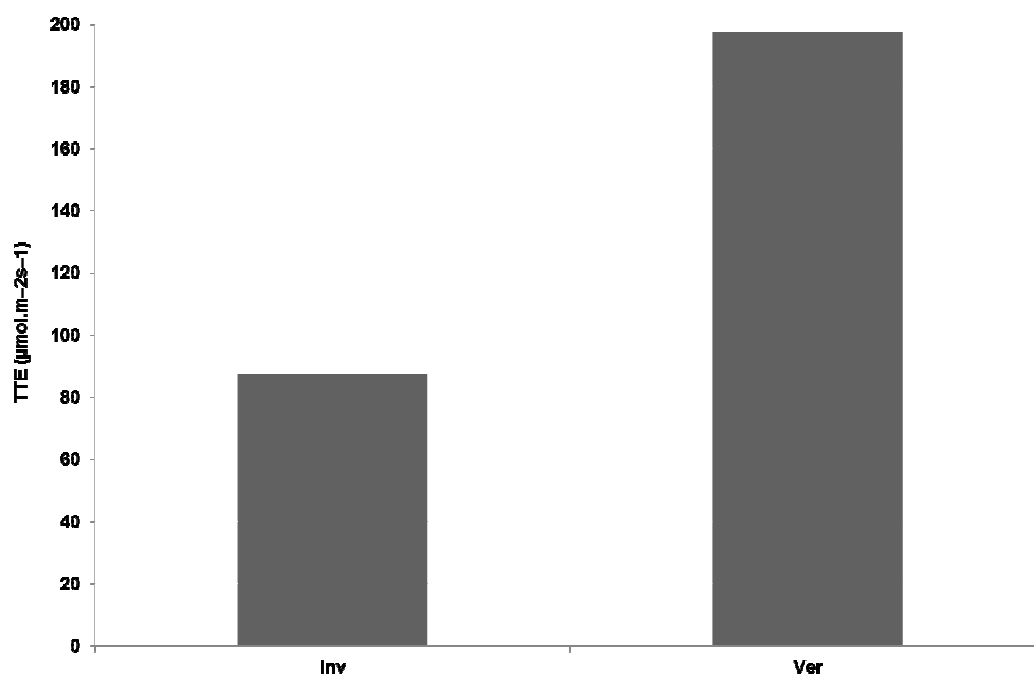


Figura 23. Taxa média de transporte de elétrons (TTE - μmol.m⁻².s⁻¹) na área amostrada em duas estações do ano, inverno e verão.

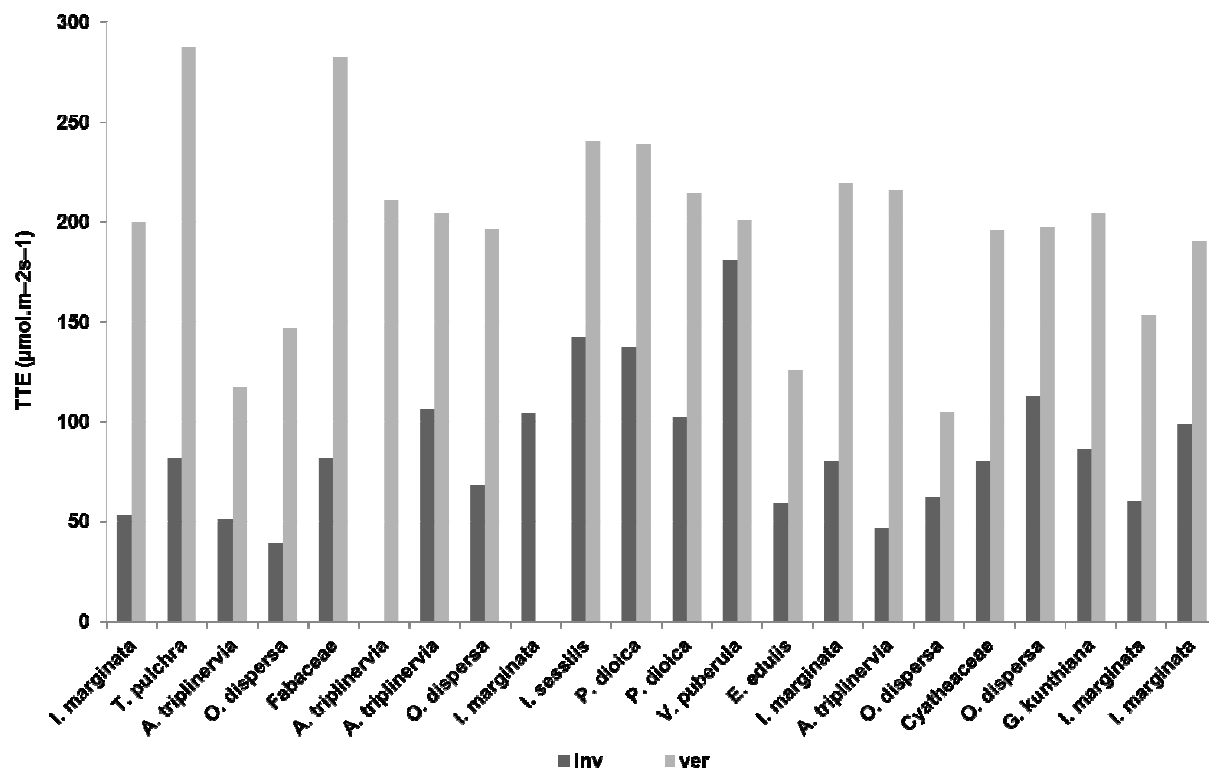


Figura 24. Taxa de transporte de elétrons (TTE - $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em todos os indivíduos amostrados na área. Barras claras são referentes à valores de TTE coletados no verão e barras escuras no inverno.

Discussão

As concentrações de clorofilas seguiram o mesmo padrão observado por Oliveira (2011), a qual avaliou esses parâmetros em espécies de Floresta de Restinga sob condições controladas em casa de vegetação. A concentração de carotenóides e xantofilas foi inferior ao encontrado por Oliveira (2011), sendo essa incoerência possivelmente decorrente das diferenças entre as duas metodologias: condição controlada e outro natural, diferença entre espécies, critério de seleção das folhas, fisionomia vegetal, condições ambientais e metodologia de extração (maceração em etanol 96% em Oliveira (2011) e diluição em etanol 96% no presente trabalho).

Apesar de algumas vantagens do método de extração utilizado, tais como simplicidade, fácil acesso ao solvente, baixo custo e atóxicidade, ele apresenta diversas desvantagens que

devem ser reavaliadas. A maceração em solvente e posterior centrifugação, por exemplo, são passos importantes que devem ser adicionados à metodologia, visto que a turbidez promove maior absorção entre 400 e 800nm e superestimativas das concentrações de pigmentos, especialmente Chl *b* e carotenóides totais (Lichtenthaler & Buschman, 2001). Além de analisar outros métodos de extração e verificar qual o mais eficaz para as espécies em questão, uma vez que cada tipo de tecido vegetal adequa-se a um tipo específico de extração (mais metodologias em: Dunn *et al.*, 2004; Wellburn, 1994; Porra *et al.*, 1989; Hiscox & Israelstam, 1979)

Apesar de não haver diferença entre estações do ano para as clorofilas e nem tampouco correlação com outras variáveis avaliadas, quando os valores específicos são transformados em razão (Chl*a*/Chl*b* – inverno 1,1 e verão 1,4) os resultados passam a ter maior coerência, visto a correlação dessa variável com o TTE. A razão entre as concentrações de Chl *a* e *b* é um indicador do funcionamento dos pigmentos e da adaptação/aclimatização do aparato fotossintético à luz, sendo que no fotossistema I essa razão é em torno de 3 e no fotossistema II ela é variável e influenciada pela presença e quantidade de luz.

Clorofila *a* é responsável pela fase fotoquímica da fotossíntese, sendo mais abundante nos centros de reação dos fotossistemas I e II, enquanto a clorofila *b* tem função mais relacionada com a absorção de luz na antena fotossintética e a transferência da energia para os centros de reação (Streit *et al.*, 2005). Assim, uma redução da razão Chl*a*/Chl*b* pode ser entendida como um incremento do sistema antena do fotossistema II e, conseqüentemente, menor atividade fotossintética, fato verificado no inverno. Enquanto que no verão, houve maior investimento no centro de reação com incremento da taxa fotossintética, visto que folhas expostas à radiação solar intensa geralmente são associados com um declínio do conteúdo de clorofila e formação de cloroplastos adaptados a essa condição ambiental, apresentado menores concentrações de LHC-II (complexo antena), clorofila *b*, grande capacidade fotossintética e transporte de elétrons (Meier & Lichtenthaler, 1981).

A concentração de pigmentos carotenóides, os quais têm a função de dissipar a energia excedente, protegendo assim o aparato fotossintético (Streit *et al.*, 2005), teve concentração distinta das clorofilas e entre as estações, com valores superiores no verão decorrentes principalmente das altas irradiâncias apontado por Freitas (2012). Estudos indicam que folhas de sol aproveitam somente 10% da radiação incidente, sendo o restante considerado excesso e

eliminado pelos carotenóides a fim de evitar danos ao aparato fotossintético (Demmig-Adams & Adams, 1996).

As plantas amostradas também apresentaram baixa AFE (média de $28,5\text{cm}^2\text{g}^{-1}$) quando comparado com outros estudos em FOD ambos com média aproximada de $70\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ (Boeger & Wisniewski, 2003; Bongers & Popma, 1990) e possivelmente resultado das baixas temperaturas e condições em Floresta Ombrófila Densa Montana. Os valores de AFE são principalmente resultado do mesófilo mais espesso em detrimento da área, com maiores valores de massa seca. A área foliar, em florestas tropicais, é relacionada negativamente com latitude, altitude e positivamente com a temperatura (Boeger & Wisniewski, 2003), enquanto que a maior espessura tem influência do aumento de tecidos de sustentação bem como da adição de camadas de parênquima (Boeger & Wisniewski, 2003), sendo essa uma ferramenta importante para permitir controlar a entrada de luz (Jordan *et al.*, 2005). Os maiores mesófilos em indivíduos de FODM podem ser uma adaptação à presença constante de neblina nessa fisionomia, uma vez as clorofilas localizadas nesse parênquima possivelmente maximizam a utilização da radiação solar atenuada e evitam quedas bruscas na fixação de CO_2 (Velázquez-Rosa *et al.*, 2002). Por outro lado, em condições de ausência de neblina e alta irradiância, esse parênquima pode agir como fotoprotetor ao refletir o excesso de luz incidida, função semelhante desempenhada pelos pigmentos carotenóides e xantofilas (Lee *et al.*, 1990) e uma explicação plausível para a correlação negativa entre elas duas variáveis.

Valores de TTE diferenciados para cada indivíduo, mesmo quando pertencente a mesma espécie, pode ser decorrente do grau de exposição da folha avaliada à radiação solar ou idade do indivíduo. De maneira geral, a maior TTE no verão pode ter sido influenciada pelas condições ambientais favoráveis dessa estação, tais como maior disponibilidade de nitrato no solo (Cap. 2), maior precipitação, irradiação e temperatura elevadas. Por outro lado, no inverno a baixa temperatura característica de FODM pode influenciar de maneira negativa na TTE, associado às menores irradiações e disponibilidade de N.

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) é quase totalmente absorvida, contudo uma pequena fração é refletida de volta para atmosfera e esse albedo é especialmente guiado pelas características intrínsecas da planta e da superfície. Essa variação do albedo RFA entre as estações pode ser decorrente das taxas de precipitação (Fig. 3), da disponibilidade de nutrientes (Fig. 11) e temperatura (Fig. 3). No verão, essas condições foram superiores, promovendo a hidratação do

solo, crescimento e produtividade vegetal, sendo esse último verificado através do alto TTE (Fig. 20 e 21) (Culf *et al.*, 1995; Ollinger *et al.*, 2010). Em contrapartida, no inverno as temperaturas mais baixas com menor irradiação, somados a diversas modificações fisiológicas e estruturais, tais como senescência, alteração da coloração, variação do conteúdo de nitrogênio foliar e pigmentos (Fig. 19) (Lichtenthaler *et al.*, 2007; Ponzoni & Disperati, 1995) interferem negativamente no processo fotossintético, incrementando as taxas de albedo RFA em detrimentos das TTE. A variação do albedo solar (RFA + NIR) pode ser relacionada com a complexidade do mesófilo. Resultados do nitrogênio por área (Figura 22) indicaram que no verão houve maior conteúdo de nitrogênio indicando um mesófilo mais espesso e complexo. Segundo Ollinger *et al.* (2009) e Hollinger *et al.* (2009) um mesófilo mais espesso suporta grandes espaços intercelulares, os quais refletem maior quantidade de radiação infravermelha (NIR) e culminam em maiores taxas de albedo solar, fato verificado no presente estudo.

Segundo Wilson *et al.* (2000) geralmente há uma relação positiva e sazonal entre fotossíntese e N foliar, visto que esse nutriente faz parte da estrutura molecular de enzimas e pigmentos envolvidas na reação fotossintética. A maior quantidade de nitrogênio nas folhas é encontrada em enzimas, especialmente na enzima Rubisco. Assim, aumento do nitrogênio foliar provoca incremento das taxas fotossintéticas pelo suprimento de enzimas, exceto quando as condições ambientais não são favoráveis (Meziane & Shipley, 2001).

Williams-Linera & Tolome (1996) verificaram que a quantidade de serapilheira produzida pelas espécies holárticas sofreu influência da precipitação e da temperatura. Enquanto que em espécies tropicais a serapilheira somente correlacionou-se significativamente com a temperatura do final da estação seca e início da chuvosa, não apresentando uma sazonalidade marcada para esse parâmetro. Além disso, esses autores apontaram que as florestas montanas, especialmente os gêneros *Eugenia* e *Ocotea* os quais também foram abundantes na parcela amostrada, não possuem uma sazonalidade significativa na produtividade de serapilheira decorrente da maior estabilidade ambiental fruto da grande umidade advinda das chuvas ou neblinas. Por outro lado, espécies do gênero *Inga*, representado por 6 indivíduos na parcela, podem apresentar hábito semi-decíduo com perda parcial de folhas no inverno. Assim, resultados de produção de serapilheira obtidos pela equipe do Projeto Temático “Carbon tracker and water availability: controls of land use and climate changes”, indicaram que na microbacia do Ribeirão da Casa de Pedra a produção de serapilheira sofre baixa influência da sazonalidade, não havendo diferença

significativa entre as estações do ano e, portanto, não sendo esse o principal agente na sazonalidade do albedo como acontece no bioma Cerrado.

Conclusão

Os resultados indicaram que as espécies da FODM sofreram certa influência da temperatura, apresentando variação na atividade fotossintética com a mudança das estações. Apesar da concentração de clorofila *a* e *b* não diferirem entre si ou entre estações, a razão entre elas e a concentração de carotenóides e xantofilas tiveram correlação com o TTE, indicando que em condições ambientais favoráveis, o aparato está todo organizado para suportar as altas taxas fotossintéticas. A concentração de carotenóides e xantofilas foram inversamente correlacionados com a AFE, potencialmente indicando a semelhança na função fotoprotetora dessas duas estruturas foliares.

Resultados do albedo RFA coletados pelos equipamentos instalados na torre micrometeorológica puderam ser relacionados com os dados de TTE, uma vez que essa variável sofreu queda no inverno enquanto o albedo RFA aumentou indicando que os indivíduos podem estar aproveitando menos a energia luminosa incidida no processo fotossintético. O maior conteúdo de nitrogênio por área no verão pode também ser relacionado com o albedo solar, conforme a hipótese de Hollinger *et al.* (2009). Essa hipótese indica que a complexidade do mesófilo representado pela maior concentração de N pode indicar mais espaços intercelulare, os quais são responsáveis pela reflexão da radiação na faixa do infravermelho, culminando assim, em maiores taxas de albedo solar no verão.

Referências bibliográficas

- Bauerle, W.L.; Orem, R.; Way, D.A.; Quian, S.S.; Stoy, P.C.; Thornton, P.E.; Bowden, J.D.; Hoffman, F.M. & Reynold, R.F. 2012. Photoperiodic regulation of the seasonal pattern of photosynthetic capacity and the implications for carbon cycling. PNAS 109 (22): 8612-8617.
- Boeger, M.R.T. & Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 26(1): 61-72.

- Bongers, F. & Popma, J. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151:354-365.
- Busch F.; Hüner, N.P. & Ensminger, I. 2007. Increased air temperature during simulated autumn conditions does not increase photosynthetic carbon gain but affects the dissipation of excess energy in seedlings of the evergreen conifer Jack pine. *Plant Physiology* 143:1242–1251.
- Busch, F.; Hüner, N.P. & Ensminger, I. 2008. Increased air temperature during simulated autumn conditions impairs photosynthetic electron transport between photosystem II and photosystem I. *Plant Physiol* 147:402–414.
- Campostrini, E. 2001. Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas. 1997. Disponível em:
<http://www.uenf.br/downloads/ApostiladeFluorescencia.pdf>. Acesso em Março 2012.
- Culf, A.D.; Fisch, G. & Hodnett, M.G. 1995. The albedo of Amazonian forest and ranch land. *Journal of Climate*. p.1544-1554.
- Demmig-Adams, B. & Adams, W.W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1:21–26.
- Dunn, J.L.; Turnbull, J.D. & Robinson, S.A. 2004. Comparison of solvent regimes for the extraction of photosynthetic pigments from leaves of higher plants. *Research Online – Faculty of Sciences*. Disponível em <http://ro.uow.edu.au/scipapers/41>.
- Eliáš, P., Kratochvílová, I.; Janouš, D.; Mark, M. & Masarovicová, E. 1989. Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak–hornbeam forest. I. Stand microclimate. *Trees* 4: 227–233.
- Ellsworth, D.S. & P.B. Reich. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96:169–178.
- Elvidge, C.D. 1990. Visible and near infrared reflectance characteristics of dry plant materials. *International Journal of Remote Sensing* 11: 1775–1795.
- Freitas, H.C. 2012. A influência dos transportes advectivos na estimativa do fluxo líquido do ecossistema: um estudo de caso para a mata atlântica com uso de técnicas micrometeorológicas. Tese de Doutorado – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP. 84p.

- Gates, D.M.; Keegan, H.J.; Schleter, J.C. & Weidner, V.R. 1965. Spectral properties of plants. *Applied Optics*, 4, 11–20.
- Genty, B.; Briantais, J.V. & Baker, N. R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica Biophysica Acta* 990:87-92.
- Givnish, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: Medina, E.; Mooney, H. A. and Vasques-Yanes, C. (Eds.). *Physiological ecology of plants in the wet tropics*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp. 51-84.
- Hikosaka, K. & Osone, Y. 2009. A paradox of leaf-trait convergence: why is leaf nitrogen concentration higher in species with higher photosynthetic capacity? *Journal of Plant Research*. 122:245–251.
- Hiscox, J.D. & Israelstam, G.F. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany*. 57: 1332-1334.
- Hollinger, D.Y.; Ollinger, S.V.; Richardson, A.D.; Meyers, T.P.; Dail, D.B.; Martin, M.E.; Scott, N.A.; Arkebauer, T.J.; Baldocchi, D.D.; Clark, K.L. *et al.*, 2009. Albedo estimates for land surface models and support for a new paradigm based on foliage nitrogen concentration. *Global Change Biology* 16: 696–710.
- IPCC. 2001. *Climate Change, The Scientific Basis*, Cambridge Univ. Press, 881 pp.
- Jordan, G.J., Dillon, R.A. & Weston, P.H. 2005. Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany*. 92, 789- 796.
- Körner, C. & Basler, D. 2010. Plant science. Phenology under global warming. *Science* 327:1461–1462.
- Lee, D.W.; Bone, R.A.; Tarsis, S.L. & Storch, D. 1990. Correlates of Leaf Optical Properties in Tropical Forest Sun and Extreme-Shade Plants. *American Journal of Botany*. 77(3):370-380
- Lemos-Filho, J.P. 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica*. 23:45-50.
- Lichtenthaler, H.K. & Wellburn, A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 11: 591-592.

- Lichtenthaler, H.K. & Buschmann, C. 2001. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, pp. 1-8.
- Lichtenthaler, H.K.; Ac, A.; Marek, M.V.; Kalina, J. & Urban, O. 2007. Differences in pigment composition photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry* 45:577-588
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.
- Mattos, E.A. 1998. Perspectives in comparative ecophysiology of some Brazilian vegetation types: leaf CO₂ and H₂O exchange, chlorophyll *a* fluorescence and carbon isotope discrimination. *In* Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics (F.R. Scarano & A.C. Franco, eds.). Series Oecologia Brasiliensis. 4:1-22.
- Meier, D & Lichtenthaler, H.K. 1981. Ultrastructural development of chloroplasts in radish seedlings grown at high and low light conditions and in the presence of the herbicide bentazon. *Protoplasma*, 107, 195–207.
- Meziane, D. & Shipley, B. 2001. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany* 88:915-927.
- Mohammed, G.H.; Binder, W.D. & Gillies, S.L. 1995. Chlorophyll fluorescence: A review of its practical forestry applications and instrumentation. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 10:383-410.
- Niinemets, Ü. 1997. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology* 11:518–531.
- Ollinger, S.V.; Richardson, A.D.; Martin, M.E. *et al.*, 2008. Canopy nitrogen, carbon assimilation and albedo in temperate and boreal forests: functional relations and potential climate feedbacks. *PNAS*, 105, 19335–19340.
- Ollinger, S.V. 2010. Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. *New Phytologist* 1:20.
- Oliveira, V.C. 2011. Sobrevivência, morfo-anatomia, crescimento e assimilação de carbono de seis espécies arbóreas neotropicais submetidas à saturação hídrica do solo. Tese de Doutorado – Universidade Estadual de Campinas. 136p.

- Ponzoni, F.J. & Disperati, A.A. 1995. Comportamento espectral da vegetação. INPE, 1995. (INPE 5619 pud/065).
- Porra, R.J.; Thompson, W.A. & Kriedmann, P.E. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: Verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta* 975:384-394.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 2007. *Biologia Vegetal*, 7^a. ed. Coord. Trad. J.E.Kraus. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Reich, P.B.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*. 62:365–392.
- Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose, J.M.; Gersham, C.; Volin, J.C. & Bowman, W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across biomes. *Ecology* 80:1955–1969.
- Roderick, M.L.; Berry, S.L.; Noble, I.R. & Farquhar, G.D. 1999. A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves. *Functional Ecology* 13: 683-695.
- Rosado, B.H.P. 2011. *Ecologia Funcional de árvores em Mata Atlântica: O papel de atributos morfológicos, grau de exposição da copa e altitude sobre o uso de água das espécies*. Tese de Doutorado – Universidade Estadual de Campinas, Campinas – SP. 163p.
- Streit, N.M.; Canterle, L.P.; Canto, M.W. & Hecktheuer, L.H.H. 2005. As clorofilas. *Ciência Rural* 35(3):748-755.
- Velázquez-Rosas, N.; Meave, J. & Vazquez-Santana, S. 2002. Elevational variation of leaf traits in Montane Rain Forest tree species at La Chinantla, Southern Mexico. *Biotropica* 34:534-546.
- WBGU. 1998. The accounting of biological sinks and sources under the Kyoto protocol: a step forwards or backwards for global environmental protection? WBGU, German Advisory Council on Global Change, Bremerhaven, Germany, 75 p.
- Wellburn, A.R. 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids using various solvents with spectrophotometer of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144: 307-313.

- Williams-Linera, G. & Tolome, J. 1996. Litterfall, Temperate and Tropical Dominant Trees, and Climate in a Mexican Lower Montane Forest Cloud. *Biotropica*, 28(4):649-656.
- Wilson, K.B.; Baldocchi, D.D.; Hanson, P.J. 2000. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology* 20:565–578.
- Woolley, J.T. 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant Physiology* 47: 656–662.

CONCLUSÃO FINAL

Os resultados dos três capítulos elucidam características importantes da Floresta Ombrófila Densa Montana em uma análise atmosfera-biosfera e se mostraram suficientes para sugerir padrões, agentes e processos. A sazonalidade dessa floresta é determinada principalmente pela temperatura, disponibilidade hídrica e irradiação, fatores que influenciam a fisiologia e comportamento da vegetação (Freitas, 2012). Além destas variáveis, a maior presença de neblina na FODM (Rosado *et al.*, 2010) pode atuar tanto como fonte de água para as plantas (Burgess & Dawson, 2004) quanto reduzir significativamente a quantidade de radiação solar recebida e, consequentemente, a taxa fotossintética e os fluxos transpiracionais (Graham *et al.*, 2005).

Quanto à estrutura e composição do trecho de FODM estudado pode-se verificar uma floresta em estágio secundário inicial de regeneração avançando para uma condição mais tardia, sendo essa definição baseada tanto no histórico de utilização da área, quanto na composição de espécies e fisiologia do uso de nitrogênio. A distribuição diamétrica demonstrou um modelo semelhante ao “J-invertido” e a distribuição de alturas indicou baixa estatura geral para a área de estudo. Estes resultados sugerem capacidade de auto-regeneração da floresta e uma estrutura vertical pouco desenvolvida, também decorrente das condições ambientais, exposição constante à neblina e histórico de cortes na mata. A estimativa da biomassa viva aérea da amostragem total foi semelhante à de outros trabalhos realizados em remanescentes de Mata Atlântica igualmente nesse estágio sucessional.

Apesar da área como um todo ser classificada como secundária inicial, a forma de aquisição do nitrogênio inorgânico disponível no conteúdo edáfico e mecanismos de absorção, transporte, assimilação, armazenamento e remobilização são ferramentas úteis que, associadas à análise *a priori* da literatura, confirmam a categoria sucessional na qual determinada espécie se enquadra. As estratégias de uso de nitrogênio ao longo do gradiente sucessional corroborou com o modelo de *continuum* de respostas entre pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias proposto por Aida *et al.* (2003). As principais formas de transporte, assimilação e reserva foram NO_3^- , ASP, GLU, ASN, GLN e ARG, recorrente em todas as espécies com concentrações variáveis entre as categorias sucessionais. Entretanto, a alta atividade da enzima nitrato redutase no inverno demonstrou ser uma peculiaridade dessa fisionomia provavelmente decorrente das baixas temperaturas, indicando ser um mecanismo de aclimação ao frio, uma vez que baixas

temperaturas tendem a enrijecer as membranas e sinalizar para a síntese de NO pela NR aumentando sua flexibilidade. Tanto essa peculiaridade da enzima nitrato redutase quanto a grande concentração de matéria orgânica no solo e possível assimilação dessa forma pelas plantas são potenciais áreas de estudos para o futuro.

A taxa de transporte de elétrons, concentração de pigmentos e área foliar específica também sofreram influência da temperatura. Assim, no verão as taxas de precipitação, irradiação e disponibilidade de N no solo foram superiores ao inverno, fatores que promoveram a alta TTE, baixas taxas de albedo RFA, aumento da concentração de carotenóides e xantofilas, AFE e acúmulo de nitrato na folha indicando maior absorção do solo e transpiração. Por outro lado, no inverno somente a atividade da enzima nitrato redutase foi alta.

Apesar das taxas de albedo serem semelhantes ao Cerrado, na Floresta Ombrófila Densa Montana esse albedo não foi decorrente da queda de serapilheira e consequente reflexão da luz pelo solo. Nessa fisionomia florestal, o albedo RFA parece estar relacionado com o maior aproveitamento da energia luminosa no verão e menores taxas fotossintéticas no inverno, principalmente decorrente das baixas temperaturas nessa estação. Por outro lado, o albedo solar parece estar relacionado com o N foliar, assim como indicado no trabalho de Hollinger *et al.* (2009). No verão houve maior conteúdo de nitrogênio por área foliar, indicando um potencial incremento do mesófilo e dos espaços intercelulares que sustentam esse mesófilo mais espesso. Segundo esses autores, a maior parte da radiação infravermelha é refletida por esses espaços, assim, há um incremento do albedo solar nessa estação, bem como o verificado no presente trabalho.

No âmbito das mudanças globais, os modelos apontam que o aquecimento climático na FODM criaria uma condição ambiental menos extrema com possibilidade de invasão por espécies de cotas altimétricas inferiores. Somado a isso, a maior atividade microbiana no solo também fruto desse aquecimento, disponibilizaria maiores concentrações de N e redução do pH edáfico, fatores que provocariam alteração da composição florística e declínio da diversidade biológica, predominando espécies tolerantes a N e extinção daquelas menos tolerantes. Segundo Rosado (2011), o aumento na concentração de CO₂ atmosférico maximizará os eventos de seca e também a perda de espécies.

Dessa forma, a abordagem integradora entre os três capítulos que compõem a dissertação será capaz de embasar desde decisões relacionadas a manejo e conservação da floresta atual do

Núcleo Santa Virgínia quanto simples compreensão da comunidade na qual a torre micrometeorológica está inserida e como essa comunidade possivelmente irá se comportar diante das mudanças climáticas futuras, conforme proposto pelo Projeto Temático “Carbon Tracker and water use availability” ao qual esse trabalho foi vinculado. Além de levantar questões importantes para estudos futuros e refinamentos de modelos, tais como a influência da temperatura, fotoperíodo e água na fisiologia vegetal das espécies de Floresta Ombrófila Densa Montana.

Referências bibliográficas

- Aidar, M.P.M.; Schmidt, S.; Moss, G.; Stewart, G.R. & Joly, C.A. 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant Cell and Environment* 26: 389-399.
- Burgess, S.S.O. & Dawson, T.E. 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell and Environment* 27: 1023–1034.
- Freitas, H.C. 2012. A influência dos transportes advectivos na estimativa do fluxo líquido do ecossistema: um estudo de caso para a mata atlântica com uso de técnicas micrometeorológicas. Tese de Doutorado – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP. 84p.
- Graham, E.A., Mulkey, S.S., Kitajima, K., Phillips, N.G., & Wright, S.J. 2005. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings National Academy of Sciences* 100: 572-576.
- Hollinger, D.Y.; Ollinger, S.V.; Richardson, A.D.; Meyers, T.P.; Dail, D.B.; Martin, M.E.; Scott, N.A.; Arkebauer, T.J.; Baldocchi, D.D.; Clark, K.L. *et al.*, 2009. Albedo estimates for land surface models and support for a new paradigm based on foliage nitrogen concentration. *Global Change Biology* 16: 696–710.
- Rosado, B.H.P. 2011. Ecologia Funcional de árvores em Mata Atlântica: O papel de atributos morfológicos, grau de exposição da copa e altitude sobre o uso de água das espécies. Tese de Doutorado – Universidade Estadual de Campinas, Campinas – SP. 163p.