



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA



INSTITUTO DE BIOLOGIA

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS**

**REGENERAÇÃO NATURAL, HERBIVORIA E ASPECTOS MORFO-
FISIOLÓGICOS DE *SIPARUNA GUIANENSIS* AUBLET. E *INGA SESSILIS*
(VELL.) MART. EM DIFERENTES MICROAMBIENTES DE FLORESTA
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

STELLA CROSARA ALVES FERREIRA

2015

Stella Crosara Alves Ferreira

**REGENERAÇÃO NATURAL, HERBIVORIA E ASPECTOS MORFO-
FISIOLÓGICOS DE *SIPARUNA GUIANENSIS* AUBLET. E *INGA SESSILIS*
(VELL.) MART. EM DIFERENTES MICROAMBIENTES DE FLORESTA
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das
exigências para obtenção do título de
Mestre em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais

Orientador:

Prof. Dr. André R. Terra Nascimento

Uberlândia, MG

Fevereiro - 2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

F383r
2015

Ferreira, Stella Crosara Alves, 1990-
Regeneração natural, herbivoria e aspectos morfo-fisiológicos de
Siparuna guianensis Aublet. e *Inga sessilis* (Vell.) Mart. Em diferentes
microambientes de Floresta Estacional Semidecidual / Stella Crosara
Alves Ferreira. - 2015.
91 f. : il.

Orientador: André R. Terra Nascimento.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Ecologia vegetal - Teses. 3. Plantas - Efeito
da luz - Teses. 4. Florestas - Teses. I. Nascimento, André R. Terra. II.
Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

Stella Crosara Alves Ferreira

**REGENERAÇÃO NATURAL, HERBIVORIA E ASPECTOS MORFO-
FISIOLÓGICOS DE *SIPARUNA GUIANENSIS* AUBLET. E *INGA SESSILIS*
(VELL.) MART. EM DIFERENTES MICROAMBIENTES DE FLORESTA
ESTACIONAL SEMIDEcidual**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das
exigências para obtenção do título de
Mestre em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais

BANCA

Prof. Dr. André R. Terra Nascimento – INBIO, UFU
(orientador)

Prof^a. Dr^a. Maria Cristina Sanches – INBIO,UFU

Prof. Dr. Román Carlos Ríos – DCFL,UFPR

Uberlândia

Fevereiro – 2015

Dedico este trabalho à minha família, principalmente à minha mãe Gilda, por ser minha maior incentivadora, pelo exemplo de responsabilidade e dedicação. Pelo amor, cuidado e apoio imensos e por ter se doado de forma incondicional à minha formação pessoal e profissional.

Agradecimentos

Agradeço...

Ao Prof. Dr. André R. Terra Nascimento pela receptividade aos meus e-mails e visitas quando ainda cogitava em trabalhar na UFU, pela orientação presente e grande aprendizado nesses três anos desde que cheguei a Uberlândia e pela amizade construída.

À Profª. Drª. Maria Cristina Sanches pelas orientações na utilização dos aparelhos Mini-PAM e IRGA e na interpretação das informações fornecidas por estes, sempre disposta a compartilhar seus conhecimentos.

Aos demais professores da UFU, e aos outros que passaram por minha vida, pela minha formação e conhecimento adquirido nesses anos de estudo.

Aos amigos de laboratório: Caroline Estevão, Danúbia Magalhães, Helen Belan, Lorena Silva e Lucas Clemente pelo auxílio em alguma etapa deste trabalho e pela amizade. Em especial à Carol, grande companheira na coleta de dados, contribuição fundamental para este trabalho.

Aos amigos de sala, pela convivência, encontros, conversas e amizade. Fico feliz por ter tido a oportunidade de conhecê-los! Torço por vocês! À Marcela Pires, obrigada também pela ajuda em campo.

Aos demais amigos da Biologia e da UFU, obrigada pela ótima companhia, saídas, risadas e todo o carinho! Torço por vocês também!

À Profª. Dr. Regina Maria Quintão Lana, pela receptividade para realizar meu trabalho no Laboratório de Análises de Solos (LABAS).

À Angélica, secretária do LABAS, sempre prestativa e atenciosa.

Aos técnicos do LABAS: Manoel, Marinho, Eduardo, Gilda pelo auxílio nas análises foliares, pelos ensinamentos e simpatia.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de estudos para o desenvolvimento deste trabalho.

À Maria Angélica, secretária da pós, pela eficiência em comunicar, auxiliar e esclarecer as exigências do mestrado.

À Universidade Federal de Uberlândia e o Programa de Pós-graduação pelas oportunidades oferecidas.

Aos membros da banca pela disponibilidade de seu tempo.

Às Florestas Estacionais Semideciduais, que este trabalho contribua um pouco para sua recuperação e conservação...

ÍNDICE

	Página
RESUMO GERAL	xi
ABSTRACT	xiii
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	8
CAPÍTULO 1. Regeneração natural de <i>Siparuna guianensis</i> Aublet. e <i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart. em clareiras naturais e dossel fechado de Floresta Estacional Semidecidual	
1. Resumo	13
2. Abstract	14
3. Introdução	15
4. Materiais e Métodos	18
5. Resultados e Discussão	24
6. Conclusões	33
7. Referências bibliográficas	35
CAPÍTULO 2. Herbivoria foliar e teor nutricional em <i>Siparuna guianensis</i> Aublet. e <i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart. em clareiras naturais e dossel fechado de Floresta Estacional Semidecidual	
1. Resumo	42
2. Abstract	43
3. Introdução	44
4. Materiais e Métodos	47
5. Resultados e Discussão	50
6. Conclusões	57
7. Referências bibliográficas	59
CAPÍTULO 3. Respostas fotossintéticas de <i>Siparuna guianensis</i> Aublet. e <i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart. em distintas condições ambientais de Floresta Estacional Semidecidual	
1. Resumo	63
2. Abstract	64

3. Introdução	65
4. Materiais e Métodos	67
5. Resultados e Discussão	71
6. Conclusões	85
7. Referências bibliográficas	87
CONSIDERAÇÕES FINAIS	90

ÍNDICE DE TABELAS

CAPÍTULO 1

	Página
Tabela 1. Número de indivíduos amostrados e média da densidade de <i>Siparuna guianensis</i> (erro padrão entre parênteses) em dois microambientes de FES, Uberlândia, MG. Classe I: plântulas e juvenis; Classe II: indivíduos pré-reprodutivos.	24
Tabela 2. Número de indivíduos amostrados e média da densidade de <i>Inga sessilis</i> (erro padrão entre parênteses) em dois microambientes de FES, Uberlândia, MG. Classe I: plântulas e juvenis; Classe II: indivíduos pré-reprodutivos.	24
Tabela 3. Variáveis ambientais e biofísicas (valores médios, e erro padrão entre parênteses) em dois microambientes (dossel fechado e clareira) em FES, Uberlândia, MG. NS = Não significativa e * = Diferença significativa com $p<0,001$ pelo teste t. IAF = Índice de área foliar; DSF = Fator de sítio direto; ISF = Fator de sítio direto; TSF = Fator de sítio total.	31
Tabela 4. Resultados da Análise de Componentes Principais para os dados ambientais e biofísicos em dois microambientes de FES, Uberlândia, MG.	31

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Área foliar total (valores médios) e porcentagem consumida por herbívoros (erro padrão entre parênteses) em indivíduos de <i>S. guianensis</i> e <i>I. sessilis</i> amostrados em dois microambientes de FES, Uberlândia, MG. NS = Não significativa e * = Diferença significativa com $p < 0,05$.	51
--	----

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Valor diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura (T) e umidade do ar em três áreas de clareira e dossel fechado em FES, Uberlândia, MG. Medidas foram realizadas em 02 de julho (Clareira e Dossel 1), 10 de julho (Clareira e Dossel 2) e 07 de agosto (Clareira e Dossel 3) de 2014.	71
Tabela 2. Valores médios para o Índice de Clorofila Falker (erro padrão entre parênteses) em indivíduos de <i>S. guianensis</i> e <i>I. sessilis</i> em áreas de clareiras naturais e dossel fechado em FES, Uberlândia, MG. NS = Não significativa, com $p>0,05$ pelo teste t.	83

ÍNDICE DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

	Página
Figura 1. Fotografia hemisférica tomada a 1,3m do solo de uma clareira natural de FES, com 295,53 m ² de área, 18,64% de abertura do dossel, ISF 0,31, TSF 0,42, DSF 0,44. Fonte: Nascimento et al. (2012).	5

CAPÍTULO 1

Figura 1. Indivíduo de <i>S. guianensis</i> recebendo radiação direta em uma clareira natural (A) e crescendo no sub-bosque (B); e indivíduo de <i>Inga sessilis</i> recebendo radiação direta (C) e crescendo no sub-bosque (D) em FES, Uberlândia, MG.	19
Figura 2. Box and whisker plots das estimativas do número total de indivíduos de <i>Siparuna guianensis</i> (A) e <i>Inga sessilis</i> (B) amostrados em cada microambiente (20 clareiras e 20 áreas de dossel fechado) em FES, Uberlândia, MG. O círculo representa os valores extremos e o diamante os outliers dos dados.	25
Figura 3. Distribuição em altura (H) dos indivíduos de <i>Siparuna guianensis</i> (A) e <i>Inga Sessilis</i> (B) em dois microambientes em um remanescente de FES, Uberlândia, MG.	27
Figura 4. Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando os dados ambientais e biofísicos dos dois microambientes (clareira e dossel fechado) em condições de FES, Uberlândia, MG. Na Figura estão representadas as 20 áreas de dossel fechado e as 20 áreas de clareiras naturais.	32

CAPÍTULO 2

Figura 1. Folhas de <i>Siparuna guianensis</i> , no shareware ImageJ, ainda com a presença das porções consumidas pelos herbívoros (área foliar com herbivoria) (A) e, em seguida, com estas preenchidas, resultando na área foliar total (B).	47
Figura 2. Distribuição de frequência dos danos em folhas de indivíduos de <i>Siparuna guianensis</i> (A) e <i>Inga sessilis</i> (B) localizados em clareiras e áreas de dossel fechado em FES, Uberlândia, MG.	52

	Página
Figura 3. Concentrações foliares de nutrientes (média ± erro padrão) em indivíduos de <i>Siparuna guianensis</i> (coluna à esquerda) e <i>Inga sessilis</i> (coluna à direita) estabelecidos em áreas de clareira e sob dossel fechado em FES, Uberlândia, MG. Médias para o mesmo nutriente com mesma letra não diferem entre si pelo teste t com nível de significância de 0,05.	54

CAPÍTULO 3

Figura 1. Mudanças diárias no rendimento quântico potencial (F_v/F_m) de <i>Siparuna guianensis</i> (coluna à esquerda) e <i>Inga sessilis</i> (coluna à direita), durante estação seca, em três áreas de clareiras naturais e dossel fechado em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média ± erro padrão.	72
Figura 2. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, rendimento quântico efetivo do PS2 ($\Delta F/F_m'$), e taxa de transporte de elétrons (TTE) para <i>Siparuna guianensis</i> (coluna à esquerda) e <i>Inga sessilis</i> (coluna à direita) na Clareira e Dossel 1, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média ± erro padrão.	74
Figura 3. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, rendimento quântico efetivo do PS2 ($\Delta F/F_m'$), e taxa de transporte de elétrons (TTE) para <i>Siparuna guianensis</i> (coluna à esquerda) e <i>Inga sessilis</i> (coluna à direita) na Clareira e Dossel 2, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média ± erro padrão.	75
Figura 4. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, rendimento quântico efetivo do PS2 ($\Delta F/F_m'$), e taxa de transporte de elétrons (TTE) para <i>Siparuna guianensis</i> (coluna à esquerda) e <i>Inga sessilis</i> (coluna à direita) na Clareira e Dossel 3, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média ± erro padrão.	76
Figura 5. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E) para <i>Siparuna guianensis</i> (coluna à esquerda) e <i>Inga sessilis</i> (coluna à direita) na Clareira e Dossel 1, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média ± erro padrão.	78
Figura 6. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, assimilação líquida de CO_2 (A), condutância	79

estomática (g_s) e taxa de transpiração (E) para *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 2, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

Figura 7. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E) para *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 3, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

Figura 8. Eficiência da carboxilação (A/ci) e do uso da água (A/E), ao longo do dia, em indivíduos de *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 1, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

Figura 9. Eficiência da carboxilação (A/ci) e do uso da água (A/E), ao longo do dia, em indivíduos de *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 2, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

Figura 10. Eficiência da carboxilação (A/ci) e do uso da água (A/E), ao longo do dia, em indivíduos de *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 3, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

80

82

82

83

RESUMO GERAL

Ferreira, Stella Crosara Alves. 2015. Regeneração natural, herbivoria e aspectos morfo-fisiológicos de *Siparuna guianensis* Aublet. e *Inga sessilis* (Vell.) Mart. em diferentes microambientes de Floresta Estacional Semidecidu. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia – MG. 91p.

As Florestas Estacionais Semideciduais recebem este nome porque perdem 20 a 50% de suas folhas durante a estação seca. Elas são formações típicas do Brasil Central e apresentam alta diversidade de espécies vegetais, com cerca de 180 espécies vasculares por ha. Entretanto, atualmente, essas florestas encontram-se apenas como pequenos fragmentos. O estudo destes remanescentes torna-se importante para melhor conhecer e, assim, preservar e recuperar estas florestas. *Siparuna guianensis* Aublet. e *Inga sessilis* Vell. (Mart.) são espécies características dessas formações e apresentam grande potencial para a conservação destas e para o enriquecimento e recuperação de áreas degradadas devido a sua grande plasticidade ambiental. Neste estudo foi levantada a regeneração natural destas duas espécies em dois diferentes microambientes, clareiras naturais e áreas sob dossel fechado. Foi encontrada uma maior densidade de *S. guianensis* nas clareiras, decrescendo com o aumento da área destas. As áreas de dossel fechado e as maiores clareiras apresentaram, pelo que parece, uma condição luminosa limitante para esta espécie. A herbivoria nessas espécies, outro fator que influencia a regeneração natural, também foi estimada, nos dois microambientes. Foi encontrada uma maior taxa de herbivoria, única e justamente nos indivíduos de *S. guianensis* de clareiras. Essa diferença não foi explicada pela qualidade nutricional de suas folhas, podendo ser, então, explicada pela maior quantidade de alimento disponível para os herbívoros desta espécie nessas áreas (clareiras). Além disso, foram medidas as respostas fotossintéticas de *S. guianensis* e *I. sessilis* nos diferentes microambientes durante a estação seca. Os resultados encontrados comprovaram a alta plasticidade ambiental dessas espécies, uma vez que, apesar da escassez de água e das altas radiações, não foi observada a ocorrência de fotoinibição crônica nos indivíduos selecionados, e sim, adaptações fotossintéticas para a dissipação do excesso, potencialmente

prejudicial, de energia luminosa. Apresentando os indivíduos localizados sob as clareiras um maior rendimento fotossintético, provavelmente por se tratar de espécies de início de sucessão, beneficiadas pelas condições desse microambiente.

Palavras-chave: Recrutamento, ecologia vegetal, ambientes de luz, espécies lenhosas.

ABSTRACT

Ferreira, Stella Crosara Alves. 2015. Natural regeneration, herbivory and morpho-physiological aspects of *Siparuna guianensis* Aublet. and *Inga sessilis* (Vell.) Mart. in different microenvironments of Semideciduous Seasonal Forest. MSc. thesis. UFU. Uberlândia – MG. 91p.

The Semideciduous Seasonal Forests receive this name because they lose 20 to 50% of their leaves during the dry season. They are typical formations of the Central Brazil, and they present high diversity of vegetable species with approximately 180 vascular species per hectare. However, these forests are currently found only as small fragments. The study of these remaining becomes important to better understand, and thus preserve and recover these forests. *Siparuna guianensis* Aublet. and *Inga sessilis* Vell. (Mart.) are characteristic species of such formations and present a great potential for the conservation of them and for the enrichment and the recovery of degraded areas due to their great environmental plasticity. In this study were measured the natural regeneration of these two species in two different microenvironments, natural canopy gaps and areas under closed canopy. A higher density of *S. guianensis* was found in canopy gaps, decreasing with the increase of these areas. The closed canopy areas and the large canopy gaps seem to present a limiting luminous condition for this species. The herbivory in these species, another factor that influences the natural regeneration, was also estimated in both microenvironments. It was found a greater herbivory rate unique and precisely in individuals of *S. guianensis* of canopy gaps. This difference was not explained by the nutritional quality of their leaves, which may then be explained by the greater amount of food available to this species' herbivores in these areas (canopy gaps). Moreover, the photosynthetic responses of *S. guianensis* and *I. sessilis* were measured in different microenvironments during the dry season. The results found proved the high environmental plasticity of these species, since despite the water scarcity and the high radiation, there was no occurrence of chronic photoinhibition in selected individuals, but photosynthetic adaptations for dissipation of the excess, potentially harmful, of luminous energy. Presenting

the individuals located under the canopy gaps a greater photosynthetic performance probably because they are early successional species, benefit from the conditions of this microenvironment.

Keywords: Recruitment, plant ecology, light environments, woody species.

INTRODUÇÃO GERAL

Em sentido fisionômico, floresta representa áreas com predominância de espécies arbóreas, onde as copas se tocam formando um dossel, contínuo ou descontínuo (Ribeiro e Walter, 2008). Existem vários sistemas de classificação propostos para as formações florestais, entre eles a “*Classificação fisionômico ecológica das formações Neotropicais*” que Veloso e Góes Filho (1982) elaboraram para atender ao Projeto RADAM na década de 70 e foi recentemente revista (IBGE, 2012). Nessa classificação as florestas foram divididas em ombrófilas e estacionais de acordo com seu grau de umidade. Estas últimas foram divididas em semideciduais e deciduais.

O conceito ecológico deste tipo de vegetação está condicionado pela dupla estacionalidade climática durante o ano. Um tipo em regiões tropicais, com uma época de intensas chuvas de verão seguida por estiagem acentuada com duração de 4 a 6 meses, e outro em regiões subtropicais, sem período seco, mas com seca fisiológica provocada pelo intenso frio do inverno, com temperaturas médias inferiores a 15°C (MMA, 1998).

As florestas estacionais semideciduais (FES) recebem esse nome devido à marcante característica apresentada por esta vegetação que, durante o período de seca, perde parcialmente suas folhas, determinando uma sazonalidade das espécies arbóreas dominantes, o que é considerada uma adaptação à deficiência hídrica (Kozlowski et al., 1991). A intensidade da sazonalidade climática, as variações locais relacionadas com as condições de relevo e as características de retenção de água e profundidade dos solos determinam o grau de deciduidade do componente arbóreo durante a estação seca (Oliveira-Filho e Ratter, 2002), sendo essa uma característica básica que diferencia os tipos de florestas estacionais existentes no Brasil. Segundo IBGE (2012) para as florestas semideciduais, o conjunto florestal pode perder entre 20 a 50% das folhas na estação seca.

As florestas estacionais ocorrem comumente em solos férteis, com moderados a altos níveis de pH e nutrientes, e baixos níveis de alumínio (Pennington et al., 2000). Apresentam um menor desenvolvimento das árvores

do dossel, menor densidade, número reduzido de lianas, epífitas e palmeiras quando comparado com as florestas ombrófilas (Rizzini, 1997). Essa vegetação é constituída, principalmente, por mesofanerófitas com gemas foliares protegidas da seca por escamas (catáfitos) ou pelos, e cujas folhas adultas são esclerófitas ou membranáceas deciduais (IBGE, 2012). As árvores emergentes ao dossel atingem de 20 a 25 m de altura, e os maiores diâmetros ficam entre 50 e 100 cm. Os troncos da maioria das espécies lenhosas são retilíneos, com as copas formando-se após os 6 m de altura (Felfili et al., 2005). Durante a época chuvosa as copas tocam-se, fornecendo uma cobertura arbórea de 70 a 95% (Ribeiro e Walter, 1998).

Esta floresta possui uma dominância de gêneros amazônicos de ampla distribuição, como por exemplo: *Parapiptadenia*, *Cariniana*, *Lecythis*, *Tabebuia*, *Astronium* e outros de menor importância fisionômica (IBGE, 2012). Algumas espécies comuns às matas de galeria também ocorrem nas florestas semideciduais, como a copaíba (*Copaifera langsdorffii*) e o jatobá (*Hymenaea coubaril*). Outras espécies arbóreas características dessas florestas são os angicos (*Anadenanthera* spp.). A riqueza está na faixa de 180 espécies vasculares por ha (130 arbóreas e 50 arbustivo-herbáceas) e a densidade, considerando o limite de inclusão de indivíduos de 5 cm à altura do peito, na faixa de 500 a 700 indivíduos por ha (Felfili, 2003).

No Brasil este tipo florestal apresenta-se de forma descontínua, sendo típica do Brasil Central. Constitui uma vegetação da Mata Atlântica, sendo, entretanto, encontrados fragmentos naturais de florestas estacionais semideciduais também nos biomas Cerrado e Pantanal, vinculados a solos mais férteis, estacionalidade acentuada e menores níveis de precipitação (Felfili et al., 2005). A estacionalidade é um importante determinante da vegetação desses biomas, os níveis de precipitação anual são, em geral, intermediários entre o Tropical úmido e o Semi-árido, variando de 700 a quase 2000 mm (Felfili et al., 2005).

Em geral, as FES ocorrem em encostas de interflúvios de rios, formando transições graduais com as florestas de galeria e ciliares, quando próximas aos cursos de água (Oliveira-Filho et al., 2006). Essa formação florestal localizada na

região Sudeste do Brasil apresenta alta diversidade de espécies vegetais (Silva e Soares, 2003), acompanhada também por uma elevada diversidade beta, mesmo entre fragmentos próximos (Cielo-Filho e Santin, 2002). Entretanto, atualmente essas florestas se apresentam apenas como pequenos remanescentes, constituindo um padrão de paisagem típico para essa região (Gascon et al., 2000).

As principais ameaças a estas florestas são a fragmentação e a exploração madeireira descontrolada, devido a grande oferta de madeira de valor comercial. A ocorrência de fogo e a invasão de gramíneas exóticas, favorecidas pela abertura do dossel, sucedem a derrubada das árvores (Felfili et al., 2005). A partir da década de 1970, no Triângulo Mineiro, ocorreu uma acelerada substituição do Cerrado, suas fitofisionomias e das FES para implantação de pastagens e o uso do solo para agricultura, transformando a região em uma importante fronteira agropastoril para a produção de grãos, frutas e criação de gado. Desta forma, as FES foram drasticamente reduzidas, uma vez que sua ocorrência coincide com solos mais férteis e úmidos e, portanto, mais visados pela agropecuária (Eitein, 1990; Oliveira-Filho et al., 1994).

Neste contexto, essas florestas encontram-se na forma de fragmentos isolados sofrendo, segundo Viana (1990), as consequências do processo de fragmentação, como efeito de borda, redução da biodiversidade, declínio de populações, distúrbio do regime hidrológico e degradação dos recursos naturais. Diante desta situação torna-se notória a importância dos poucos remanescentes desta formação florestal, funcionando como laboratórios vivos onde espécies características da flora e parte de sua diversidade genética ainda são mantidas (Martins, 1999). Assim, estes fragmentos têm sido estudados em termos florísticos e fitossociológicos ao longo das últimas décadas, sendo que alguns trabalhos posteriores têm procurado analisar aspectos da dinâmica destas florestas, considerando aspectos relacionados à caracterização sucessional das espécies e comunidades como respostas ecológicas ao mosaico florestal (Torquebiau, 1986; Oldeman, 1983, 1989, 1990; Oliveira, 1997).

A teoria do mosaico florestal propõe que as florestas seriam um mosaico de conjuntos de indivíduos de diferentes espécies em diferentes estádios de

sucessão (Aubréville, 1938; Oldeman, 1990). Considerando a regeneração em mosaicos, Watt (1947) propôs um modelo atualmente denominado de ciclo de crescimento florestal, no qual são definidas três fases subsequentes: a fase de clareira, a fase de construção e a fase madura. A fase de clareira normalmente ocorre de forma repentina e catastrófica, dando início ao processo sucessional, e posteriormente, cada fase se transforma contínua e gradualmente na fase seguinte (Gandolfi, 1991).

Através de pesquisas desenvolvidas em florestas do mundo inteiro, o termo “clareira” tem evoluído com o aumento do conhecimento sobre este fenômeno (Báez, 2012). Diversos trabalhos têm sido publicados abordando diferentes aspectos das clareiras naturais, entretanto, diferentes definições de clareiras foram criadas e adotadas pelos diferentes autores a partir do tipo de vegetação estudada e das condições particulares de cada pesquisa. Isso tem dificultado a comparação dos resultados dessas pesquisas (Armelin e Mantovani, 2001), por também produzir resultados diversos sobre a dinâmica de clareiras naturais (van der Meer et al., 1994).

Whitmore et al. (1993) apresentaram uma definição de clareira dada por fatores microclimáticos, os verdadeiros determinantes do recrutamento das espécies. Segundo Whitmore et al. (1993), o tamanho da clareira não é uma medida suficientemente precisa, sendo necessário saber a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) que penetra no dossel, e tanto o tamanho da abertura quanto o cálculo do PAR podem ser obtidos, em diversos tipos de floresta, utilizando o método das fotografias hemisféricas (Figura 1).

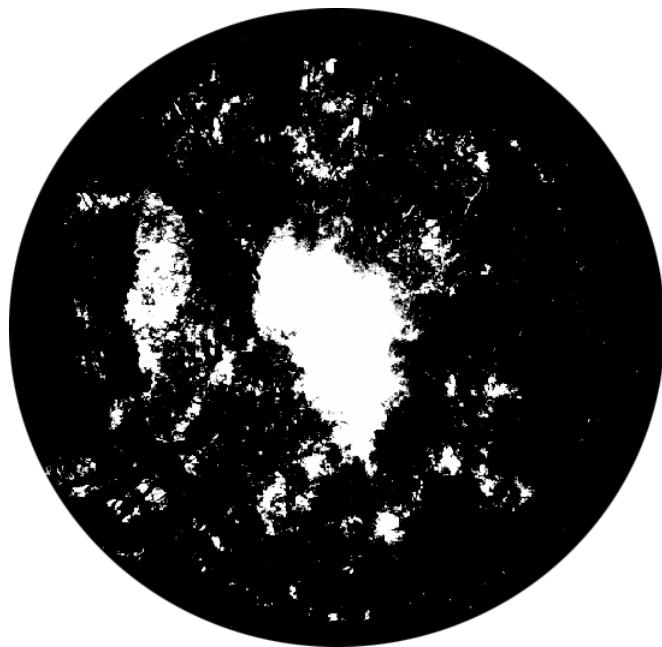


Figura 1. Fotografia hemisférica tomada a 1,3m do solo de uma clareira natural de FES, com 295,53 m² de área, 18,64% de abertura do dossel, ISF 0,31, TSF 0,42, DSF 0,44. Fonte: Nascimento et al. (2012).

A utilização de fotografias hemisféricas tem se mostrado um método prático e eficiente que possibilita, além da estimativa da área das clareiras, a determinação da abertura do dossel ou a porcentagem de espaços abertos ou de céu visível no hemisfério total da fotografia, sendo este um eficiente indicador das condições de luz e do microclima desses microambientes (Whitmore et al., 1993; Brown, 1993; Walter e Torquebiau, 1997; Trichon et al., 1998; Martins e Rodrigues, 2002; Nascimento et al., 2012).

Lima (2005) define clareira como uma abertura do dossel resultante da queda de uma árvore ou um ramo, a qual cria um microambiente diferente da floresta adjacente, influenciando a regeneração das plantas e o comportamento dos animais. Esta definição é assumida para o presente trabalho, compartilhada com as ideias de Whitmore et al. (1993) e delimitando a área da clareira ao nível do solo de acordo com Brokaw (1982).

É incontestável que clareiras têm um importante efeito no recrutamento, crescimento e/ou mortalidade de espécies vegetais (van der Meer e Bongers, 1996). Em florestas onde distúrbios de grande escala são raros, os pequenos distúrbios, como a abertura de clareiras no dossel exercem um papel chave no

controle da dinâmica da comunidade (Lertzman et al., 1996; Kneeshaw e Bergeron, 1998). Lertzman (1995) afirma que a heterogeneidade espacial e temporal dos nichos de regeneração induzidas pelas clareiras é crítica para a dinâmica de muitas comunidades florestais e que essas são de grande importância na manutenção da alta diversidade de espécies arbóreas nas florestas tropicais (Ricklefs, 1977; Orians, 1982; Ashton, 1989; Whitmore, 1989, Brokaw e Busing, 2000; Lima, 2005; Gravel et al., 2010).

Apesar de mais de três décadas de estudo de clareiras, a pesquisa científica no tema ainda possui muitas perguntas a serem respondidas (Lima, 2005), no entanto nos últimos anos o conhecimento da dinâmica das clareiras teve um avanço muito importante, com o qual se incrementou a capacidade de previsão do comportamento das florestas, resultando numa ferramenta fundamental para o entendimento do funcionamento desses ecossistemas. Compreender a dinâmica de clareiras em florestas tropicais é primordial para a restauração florestal, gestão sustentável e conservação dos remanescentes florestais (Martins et al., 2009).

Proposta da Dissertação

Este trabalho fornece informações sobre a regeneração natural de *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* e acerca de outros fatores que podem estar interferindo nesse processo em distintos microambientes: clareiras naturais e dossel fechado. As principais questões levantadas em cada capítulo as seguintes: (1) Em qual condição ambiental as espécies em questão apresentam maior regeneração?; (2) A taxa de herbivoria foliar nas duas espécies é diferente entre os microambientes?; (3) Quais adaptações fotossintéticas essas espécies apresentam para se estabelecerem e, possivelmente, sobreviverem nos diferentes microambientes?

Para melhor compreensão da pesquisa e organização das ideias, a presente dissertação foi dividida em três capítulos:

Capítulo 1. Neste capítulo é descrita a regeneração natural de *Siparuna guianensis* Aublet. e *Inga sessilis* (Vell.) Mart. em áreas de clareira natural e dossel fechado em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual e são medidas variáveis ambientais e biofísicos dessas áreas.

Capítulo 2. Neste capítulo são estimadas a área foliar e as taxas de herbivoria de *Siparuna guianensis* Aublet. e *Inga sessilis* (Vell.) Mart. nos microambientes de clareira e dossel fechado, assim como as quantidades de micro e macronutrientes presentes nas folhas dos indivíduos.

Capítulo 3. Neste capítulo são apresentados aspectos ecofisiológicos relacionados ao aparato fotossintético de *Siparuna guianensis* Aublet. e *Inga sessilis* (Vell.) Mart. em clareiras naturais e dossel fechado em FES.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Armelin, R.S., Mantovani, W., 2001. Definição de clareira natural e suas implicações no estudo da dinâmica sucessional das florestas. *Rodriguésia* 52: 5-15.
- Ashton, P.S., 1989. Species richness in tropical forests. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. (Eds.). *Tropical forests: botanical dynamics, speciation, and diversity*. London: Academic Press. p.239-251.
- Aubréville, A., 1938. La forêt coloniale: les forêts d'Afrique équatoriale. *Annales de L'Académie des Sciences Coloniales* 9: 1-245.
- Báez, O.A.P., 2012. Palmeiras andinas na Floresta de Nuvens na Colômbia: modelo para desenvolvimento de uma ferramenta de base S.I.G. visando o estudo de clareiras. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 118p.
- Brokaw, N., Busing, R.T., 2000. Niche versus chance and tree diversity in Forest gaps. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 183-188.
- Brokaw, N.V.L., 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160.
- Brown, N., 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland Forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 153-168.
- Cielo-Filho, R., Santin, D.A., 2002. Estudo florístico e fitossociológico de fragmento florestal urbano – Bosque dos Alemães, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 291-301.
- Eiten, G., 1990. Vegetações do Cerrado. In: Pinto, M.N. (Org.). *Cerrado: ocupação e perspectivas*. Brasília: Editora Universidade de Brasília. p.09-75.
- Felfili, J.M., 2003. Fragmentos de florestas estacionais do Brasil Central: diagnóstico e proposta de corredores ecológicos. In: Costa, R.B.C. (Org.). *Fragmentação florestal e alternativas de desenvolvimento rural na região Centro-Oeste*. Campo Grande: UCDB. p.139-160.
- Felfili, J.M., Carvalho, F.A., Haidar, R.F., 2005. Manual para o monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal. Brasília: Universidade de Brasília. 51p.
- Gandolfi, S., 1991. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, município de Guarulhos, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade de Campinas, Campinas. 232p.
- Gascon, C., Williamson, G.B., Fonseca, G.A.B., 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.

- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos* 119: 475-484.
- IBGE, 2012. Classificação da vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE – Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 124p.
- Kneeshaw, D.D., Bergeron, Y., 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southern boreal Forest. *Ecology* 79: 783-794.
- Kozlowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G., 1991. *Physiological ecology of woody plants*. New York: Academic Press. 671p.
- Lertzman, K.P., 1995. Forest dynamics, differential mortality and variable recruitment probabilities. *Journal of Vegetation Science* 6: 191-204.
- Lertzman, K.P., Sutherland, G.D., Inselberg, A., Saunders, S.C., 1996. Canopy gaps and the landscape mosaic in a temperate rainforest. *Ecology* 77: 1254–1270.
- Lima, R.A.F., 2005. Gap size measurement: the proposal of a new field method. *Forest Ecology and Management* 214: 413-419.
- Martins, S.V., 1999. Aspectos da dinâmica de clareiras em uma floresta estacional semidecidual no Município de Campinas, SP. Tese de Doutorado. Universidade de Campinas, Campinas. 215p.
- Martins, S.V., Gleriani, J.M., Amaral, C.H., Ribeiro, T.M., 2009. Caracterização do dossel e do estrato de regeneração natural no sub-bosque e em clareiras de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Viçosa, MG. *Revista Árvore* 32: 759-767.
- Martins, S.V., Rodrigues, R.R., 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 163: 51-62.
- MMA, 1998. Primeiro relatório nacional para a Convenção sobre Diversidade Biológica: Brasil. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal. 283p.
- Nascimento, A.R.T., Araújo, G.M., Giroldo, A.B., Silva, P.P.F., 2012. Gap area and tree community regeneration in a Tropical Semideciduous Forest, Tropical Forests. In: Sudarshana, P., Nageswara-Rao, M., Soneji, J.R. (Eds.). *Tropical Forests*. Rijeka: In Tech. p.139-154.
- Oldeman, R.A.A., 1983. Tropical rainforest, architecture, sylvigenesis and diversity. In: Sutton, S.L., Whitmore, T.C., Chadwick, A.C. (Eds.). *Tropical rainforest: ecology and management*. Oxford: Blackwell Scientific. p.139-150.
- Oldeman, R.A.A., 1989. Dynamics in tropical rainforest. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. (Eds.). *Botanical dynamics, speciation and diversity*. London: Academic Press. p.3-21.

- Oldeman, R.A.A.O., 1990. *Elements of sylvology*. Berlin: Springer Verlag, 624p.
- Oliveira, R.E., 1997. Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba – SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba. 80p.
- Oliveira-Filho, A.T., Jarenkow, J.A., Rodal, M.J.N., 2006. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree distribution patterns. In: Pennington, R.T., Lewis, G.P., Ratter, J.A. (Eds.). *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*. Edinburg: CRS Press. p.159-192.
- Oliveira-Filho, A.T., Ratter, J.A., 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (Eds.) *The cerrados of Brazil. Ecology an natural history of a Neotropical savanna*. New York: Columbia University Press. p.91-120.
- Oliveira-Filho, A.T., Scolforo, J.R.S. Mello, J.M., 1994. Composição florística e estrutura de um remanescente de floresta estacional semidecidual em Lavras, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 17: 167-182.
- Orians, G.H., 1982. The influence of tree-falls in tropical forests on tree species richness. *Tropical Ecology* 23: 255-279.
- Pennington, R.T.; Prado, D.E., Pendry, C.A., 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T., 2008. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F. (Eds.), *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília: Embrapa Cerrados. p.151-212.
- Ricklefs, R.E., 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist* 111: 376-381.
- Rizzini, C.T., 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil – aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições Ltda. 747p.
- Silva, L.A, Soares, J.J., 2003. Composição florística de um fragmento de floresta estacional semidecídua no município de São Carlos – SP. *Revista Árvore* 27: 647-656.
- Torquebiau, E.F., 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rainforest in Indonesia and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2: 301-325.
- Trichon, V., Walther, J.N., Laumonier, Y., 1998. Identifying spatial patterns in the Tropical Rain Forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137: 227-244.
- van der Meer, J., Bongers, F., Chatrou, L., Riéra, B., 1994. Defining canopy gaps in a tropical rain forest: effects on gap size and turnover time. *Acta Ecologica* 15: 701-714.

- van der Meer, P.J., Bongers, F., 1996. Formation and closure of canopy gaps in the rain forest at Nouragues, French Guiana. *Vegetatio* 126: 167–179.
- Veloso, H.P., Góes-Filho, L., 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômicoecológica da vegetação neotropical. Salvador: Projeto Radambrasil. 86p.
- Viana, V.M., 1990. Biologia de manejo de fragmentos de florestas naturais. In: Congresso Florestal Brasileiro. Campos do Jordão: Sociedade Brasileira de Silvicultura/Sociedade Brasileira de Engenheiros Florestais. p. 155.
- Walter, N.J., Torquebiau, E.F., 1997. The geometry of the canopy of dipterocarp rain forest in Sumatra. *Agricultural and Forest Meteorology* 85: 99-115.
- Watt, A.S., 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- Whitmore, T.C., 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Withmore, T.C., Brown, N.D., Swaine, M.D., Kennedy, D., Goodwin-Bailey, Gong, W.K., 1993. Use of hemispherical photographs in Forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 131-159.

CAPÍTULO 1

REGENERAÇÃO NATURAL DE *SIPARUNA GUIANENSIS* AUBLET. E *INGA SESSILIS* (VELL.) MART. EM CLAREIRAS NATURAIS E DOSSEL FECHADO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDEcidual

Uberlândia, MG

Fevereiro – 2015

Resumo

A regeneração natural corresponde às fases iniciais de estabelecimento e desenvolvimento das plantas e comunidades, e esse processo é fortemente controlado por fatores bióticos e abióticos. As condições ambientais em uma clareira são bem diferentes daquelas sob o dossel fechado, principalmente no que diz respeito à quantidade e qualidade de luz. Esses microambientes são considerados os principais nichos de regeneração das florestas tropicais e parecem contribuir para a manutenção da sua rica diversidade. Neste trabalho foi analisada a regeneração natural de *Siparuna guianensis* Aublet. e *Inga sessilis* Vell. (Mart.) em 20 clareiras e 20 áreas de dossel fechado em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual (FES), localizado na região de Uberlândia, Minas Gerais. Foram inicialmente analisados os dados de densidade e altura obtidos em parcelas de duas classes de tamanho: 5x2 m (10 m²) e 2x2 m (4 m²). Foram medidas, também, aspectos ambientais e biofísicos dessas áreas, como a abertura do dossel, radiação total e parâmetros de qualidade de luz utilizando fotografias hemisféricas. Foi encontrado um maior número de indivíduos regenerantes nas clareiras, sendo essa diferença significativa apenas para *S. guianensis*. Por outro lado, esta espécie apresentou correlação negativa entre a densidade de indivíduos e o tamanho das áreas das clareiras. Isso indica que as condições ambientais mais estressantes presentes em grandes clareiras pode limitar o desenvolvimento de plantas de *S. guianensis*. Em clareiras maiores, a incidência de radiação provavelmente excede o ideal e prejudica sua sobrevivência, uma vez que a radiação total e os parâmetros de qualidade de luz foram positivamente correlacionados com a área das clareiras. Por outro lado, *I. sessilis* não apresentou correlação com o tamanho da área de clareira, característica comum entre espécies tropicais, que tendem a apresentar uma ampla sobreposição de nichos ao longo do gradiente clareira/dossel fechado.

Palavras-chave: Ecologia florestal, clareiras naturais, grupos ecológicos.

Abstract

The natural regeneration corresponds to the initial stages of establishment and development of plants and communities, being this process strongly driven by biotic and abiotic factors. The environmental conditions in a canopy gap are distinct from those in a closed canopy, mainly when it comes to light quantity and quality. These microenvironments are regarded as vital regeneration niches in tropical forests, and they seem to contribute to the maintenance of their rich biodiversity. In this paper we evaluate the natural regeneration of *Siparuna guianensis* Aublet. and *Inga sessilis* Vell. (Mart.) in 20 canopy gaps and 20 closed canopy areas in a Semidesciduous Seasonal Forest (SSF) remnant, located in Uberlândia region, Minas Gerais. We firstly analyzed the density and height data gathered in plots of two distinct size classes: 5x2 m (10 m²) and 2x2 m (4 m²). We also measured environmental and biophysical aspects of these areas, as canopy opening, total radiation, and light quality parameters, using hemispherical photographs. We found a higher number of regenerating individuals in the gaps, being this difference significant only for *S. guianensis*. On the other hand, this species showed a negative correlation between individuals density and the size of the gaps. This fact indicates that tough environmental conditions in large canopy gaps can limit the development of *S. guianensis* individuals. In large canopy gaps, the radiation input probably exceeds the ideal, affecting the survival of these individuals, since the total radiation and light quality parameters were positively correlated to gap areas. On the other hand, *I. sessilis* did not show any correlation to gap area, a common feature between tropical species that tend to show a wide niche overlap throughout the gap/closed canopy gradient.

KEYWORDS: Forest ecology, natural gaps, ecological groups.

1. Introdução

A formação de uma clareira pode ser considerada o ponto inicial do ciclo de crescimento de uma floresta, depois do qual esta inicia sua regeneração e, eventualmente, atingirá a estatura de dossel maduro ou desenvolvido (Oldeman 1978; Whitmore 1978). O processo de regeneração natural refere-se, portanto, às fases iniciais de estabelecimento e desenvolvimento das plantas e a sua boa condição quantitativa e qualitativa possibilita a preservação, conservação e formação de florestas (Gama et al., 2003).

A limitação no recrutamento das plantas nos estágios iniciais do seu ciclo de vida pelos diversos fatores bióticos e abióticos é um importante mecanismo no processo de regeneração (Alves e Metzger, 2006). As clareiras naturais são consideradas as principais responsáveis pela regeneração das florestas tropicais e parecem contribuir para a manutenção da diversidade florística das mesmas (Brokaw, 1982; Denslow e Hartshorn, 1994; Tabarelli, 1994; Carvalho et al., 2000). Isto está relacionado às suas condições ambientais especiais, o microclima de uma clareira é substancialmente diferente daquele próximo ao solo abaixo da floresta em fase madura (Whitmore, 1990; Brown, 1993; Oliveira, 1997). Esses novos microambientes são menos constantes, a velocidade do vento e a temperatura do ar são mais elevadas e variam mais ao longo do dia, enquanto a umidade é menor, assim como a concentração de dióxido de carbono do ar (Whitmore, 1990). Outra diferença pode ser observada em relação à qualidade e quantidade da radiação, as quais são menores em áreas de dossel fechado (Whitmore, 1990). Entretanto, é preciso deixar claro que essa dicotomia entre clareira e não-clareira é uma simplificação da realidade.

Em geral, os fatores microclimáticos em uma floresta mudam gradualmente e são, na verdade, um contínuo, com uma alta variação desde o ambiente de clareira até o sub-bosque sob dossel fechado (Canham et al., 1990; Rich et al., 1993). A heterogeneidade espacial e temporal do microclima nas clareiras é grande e proporciona *habitats* para muitas espécies de plantas se estabelecerem (Bazzaz e Wayne, 1994; Bongers e Popma, 1988). Estes ambientes geram uma variedade de nichos de regeneração, que atendem às necessidades de espécies ecologicamente distintas (Grubb, 1977). O nível de

alteração destes fatores gera diferentes sítios de colonização na floresta, sendo influenciados pelas características das clareiras (Brokaw, 1985; Pickett et al., 1987). Em revisão sobre dinâmica de clareiras, Abe et al. (1995) consideram que as respostas ecológicas de espécies arbóreas variam de acordo com as características das clareiras, como tamanho, forma, modo de formação (quebra ou desenraizamento da árvore), idade, localização topográfica e altura do dossel.

O entendimento dos processos de regeneração natural passa pelo conhecimento de informações básicas de caracterização da vegetação, além disso, é de suma importância para a elaboração de planos de manejo florestal (Gama et al., 2003). O desenvolvimento de estudos envolvendo aspectos da regeneração natural em clareiras se faz necessário, uma vez que pesquisas científicas nesse âmbito são escassas e pouco se sabe sobre a ecologia de populações de plantas e suas relações com os processos de abertura e fechamento de clareiras (Lima, 2005), principalmente em florestas estacionais (Vieira e Scariot, 2006), apesar de durante as últimas décadas, o efeito de clareiras sobre o desempenho das plantas vir sendo investigado a uma taxa crescente.

Há mais de quatro décadas, vários pesquisadores têm focado a sua atenção nas respostas de indivíduos, populações e comunidades à dinâmica de criação de clareiras (Yamamoto, 1992), uma vez que é incontestável que clareiras têm uma grande influência sobre o recrutamento, crescimento e mortalidade de espécies vegetais, sendo, este tipo de evento considerado peça chave para o entendimento da estrutura e dinâmica de florestas tropicais (Hubbell e Foster, 1986; Oldeman, 1990).

Espécies dos diferentes grupos ecológicos apresentam respostas distintas à abertura de clareiras e suas características físicas e estruturais. A regeneração natural ou sucessão secundária que ocorre após distúrbios, como a criação de uma clareira, é inicialmente dominada por um grupo de espécies de plantas conhecidas como pioneiras, sucessoras iniciais ou intolerantes à sombra (Ackerly, 1996). Neste grupo pode ser enquadrada a *Siparuna guianensis* Aublet. (SIPARUNACEAE), que ocorre em diversas formações do bioma

Cerrado e FES, e vem sendo apontada como uma das espécies prioritárias para a conservação destes (Vieira e Alves, 2003), devido a sua plasticidade em relação à disponibilidade energética (Pezzopane et al., 2002), o que a torna mais apta para o seu estabelecimento em diversas condições ambientais, contribuindo para sua grande representatividade regional (Garcia et al., 2011) e destacando seu potencial no enriquecimento de áreas degradadas; e a espécie arbórea *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (FABACEAE), que ocorre desde os Estados da Bahia e de Minas Gerais, sobretudo, em condições de Floresta Estacional Semidecidual (FES) e nas formações submontanas (Silva et al., 2003), até o Rio Grande do Sul. No RS tem distribuição esparsa em florestas da Encosta da Serra até cerca de 400m de altitude (Brack et al., 2011). Essa espécie é também comumente utilizada para plantios visando à recuperação de áreas degradadas (Souto, 1984).

Neste sentido, o presente estudo apresenta os objetivos de (a) avaliar a regeneração natural de *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* em dois microambientes florestais (clareiras e dossel fechado) e (b) mensurar as variáveis ambientais e biofísicas dessas áreas e correlacioná-las com a densidade de indivíduos dessas espécies em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual (FES) em Uberlândia, Minas Gerais.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo

O presente estudo foi desenvolvido na Fazenda do Glória ($18^{\circ}57' S$ e $48^{\circ}12' W$), localizada na região de Uberlândia, a sudoeste do estado de Minas Gerais e sudeste do Brasil. A vegetação desta área é classificada como Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012). O remanescente é conservado e possui uma área total de 30 hectares, sendo circundado por pastagem e por vegetação em estágio de sucessão secundária. O solo da área pode ser classificado como Latossolo vermelho escuro com 7,4 a 29% de saturação de bases e baixa disponibilidade de N, P e Ca (Haridasan e Araújo, 2005).

O clima da região é do tipo Aw Megatérmico, apresentando verões chuvosos e invernos secos (Alvares et al., 2013) com precipitação anual oscilando de 1.400 a 1.700 mm e as temperaturas médias máximas entre 27 e 30°C e mínima de 18°C (Haridasan e Araújo, 2005). O domínio morfoclimático e fitogeográfico ao qual pertence a área de estudo é o dos Chapadões recobertos por cerrados e interpenetrados por florestas de galerias e florestas estacionais (Ab'saber, 2012).

2.2. Seleção das clareiras

Foram selecionadas 20 clareiras naturais de distintos tamanhos, à direita e à esquerda da trilha que corta o fragmento. A uma distância de 50 metros no sentido Norte-Sul (NS) de cada clareira foram estabelecidas áreas correspondentes de dossel fechado. O centro de cada clareira foi georreferenciado com o uso de um GPS Garmin Etrex para posterior localização e marcado com uma estaca de metal de 1,2 metros de altura identificada com uma fita colorida (zebrada), numerada em ordem sequencial. Este mesmo procedimento foi efetuado para as 20 áreas correspondentes de dossel fechado.

2.3. Espécies estudadas

As espécies vegetais estudadas - *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* (Figura 1) – são descritas como colonizadoras de clareiras naturais com grande plasticidade ambiental e ecológica (Nascimento et al., 2012).



Figura 1. Indivíduo de *S. guianensis* recebendo radiação direta em uma clareira natural (A) e crescendo no sub-bosque (B); e indivíduo de *Inga sessilis* recebendo radiação direta (C) e crescendo no sub-bosque (D) em FES, Uberlândia, MG.

Siparuna guianensis Aublet. comprehende arbustos ou arvoretas monóicos, com 5-9 (-15) m de altura e alcançando 20 cm de DAP. Possui folhas simples com 4-10 (-16) cm de largura e 10-22 (-33) cm de comprimento (Renner e Hausner, 2005). O receptáculo frutífero é múltiplo e abre-se irregularmente expondo 4-10 frutíolos recobertos por uma excrescência carnosa branca. Há uma semente de 4,2-5,8 mm de comprimento x 2,5-3 mm de diâmetro por frutíolo (Renner e Hausner, 2005). A dispersão é zoocórica devido aos frutos apresentarem polpas adocicadas e as sementes arilos, com registros de dispersão por primatas *Callithrix flaviceps* (Simas et al., 2001). A cobertura do exo e mesocarpo sobre as sementes expostas de *S. guianensis* são também atrativos para formigas (Jangoux, 1991; Ferreira, 2007; Valentini et al., 2008). *Siparuna guianensis* é uma espécie medicinal e aromática utilizada nos neotrópicos com indicações etnobotânicas muito abrangentes.

Inga sessilis (Vell.) Mart. comprehende árvores perenifólias monóicas, com 5-10 (-25) m de altura e 20-40 (-60) cm de DAP. A copa é ampla, arredondada e densifoliada, com até 12 m de diâmetro. Possui folhas compostas com até 30 cm de comprimento, com 5-8 pares de folíolos ovais com até 12 cm de comprimento e 4 cm de largura, pubescentes em ambas as faces (Renner e Hausner, 2005). O fruto é uma vagem achatada e curva com 10-20 cm de comprimento x 2,5 -3 cm de largura. Contém sementes verdes com sarcotesta bem desenvolvida, adocicada e comestível. A dispersão é zoocórica, realizada principalmente por peixe pacu e primatas, destacando-se o *Alouatta fusca* (Kuhlmann, 1975; Vasconcelos e Aguiar, 1982) e hidrocórica, devido à ocorrência frequente dessa espécie junto aos cursos d'água (Carvalho, 2006).

2.4. Mensuração das populações

Foram instaladas, nas áreas selecionadas (clareiras e dossel fechado), parcelas de dois tamanhos distintos. As plântulas e juvenis (altura > 15 cm e < 1 m) foram amostrados em parcelas de 2x2m (4 m²) - **Classe I** e os indivíduos pré-reprodutivos (> 1 m de altura e DAP ≤ 5 cm) em parcelas de 5x2m (10 m²) - **Classe II**.

O número de parcelas em cada área variou com o tamanho das clareiras. As parcelas foram dispostas buscando cobrir toda a extensão da clareira, sendo instaladas a partir de um eixo estabelecido entre os limites da clareira e no sentido da maior largura. O mesmo número de parcelas nas clareiras foi replicado nas áreas de dossel fechado correspondente. Com base nestes dados foram analisadas as variações na densidade e distribuição em altura dos indivíduos nos dois microambientes.

2.5. Mensuração das variáveis ambientais e biofísicas

Em cada uma das 40 áreas selecionadas foram mensuradas: declividade do terreno, área basal, cobertura do solo, espessura da serrapilheira, altura do dossel, abertura do dossel, índice de área foliar (IAF), radiação total e parâmetros da qualidade de luz (ISF, DSF e TSF). Estes últimos fatores são as frações de radiação indireta, direta e total ($\mu\text{mol/m}^{-2}\text{s}^{-1}$) que penetram em um sítio, em relação ao total de radiação que chega acima do dossel (Mitchel e Whitmore, 1993). A radiação direta vem diretamente do sol e é altamente variável no espaço e no tempo. Por outro lado, a radiação indireta vem de todas as partes do céu e é muito mais uniforme espacialmente e temporalmente (Hu, 2009). A radiação e os parâmetros de qualidade de luz também são considerados como elementos de qualidade do sítio para o recrutamento (Mitchel e Whitmore, 1993). Além disso, foi mensurada a área de cada uma das 20 clareiras selecionadas.

A cobertura do solo foi estimada através do método do intercepto linear (Bullock, 1996) com o auxílio de uma fita métrica de 1 m de comprimento estendida no sentido Norte-Sul. Os valores mensurados em centímetros representam a vegetação viva e foram posteriormente convertidos em porcentagem (%). A declividade foi estimada usando um clinômetro Suunto, considerando a maior pendente do terreno. A área basal foi mensurada utilizando o Relascópio de Espelho de Bitterlich, em cada ponto de amostragem foram contados, em um giro de 360º, todos os indivíduos maiores que a Banda 2. Foi selecionada esta banda por incluir um número mediano de indivíduos na amostragem e com valores aceitáveis de erro padrão (Nascimento et al., 2004). A altura do dossel foi medida utilizando uma trena a laser Bosch DLE 70, e a

profundidade da serrapilheira foi estimada com o auxílio de uma régua disposta de forma perpendicular à superfície do solo.

Para calcular a abertura do dossel, o IAF, a radiação total, os parâmetros da qualidade de luz e a área das clareiras foram tomadas fotografias hemisféricas utilizando uma câmera digital Nikon D80 equipada com uma *Fisheye Sigma 8mm*. A câmera foi acoplada no sentido Norte-Sul e com o foco da lente para o infinito sobre um tripé nivelado a 1,3 m do solo posicionado no centro das áreas selecionadas, conforme metodologia descrita por Mitchell e Whitmore (1993). As fotografias foram obtidas evitando o sol da metade do dia, minimizando assim a estimativa de abertura do dossel. Foi utilizada a melhor resolução fornecida pela câmera (3872 x 2592 pixels), uma vez que segundo Nobis e Hunziker (2005) a maior dimensão da fotografia facilita a distinção dos pixels que representam o céu e o dossel.

As fotografias foram convertidas para imagens bitonais, e posteriormente reduzidas de tamanho no software Adobe Photoshop Version 11.0 para uma dimensão aceitável pelo Winphot 5.0 (ter Steege, 1997), software utilizado para análise das mesmas. Este aplicativo apresenta uma rotina para calcular a abertura do dossel, o IAF, a radiação total, os parâmetros da qualidade de luz e também a área da clareira.

2.6. Análise dos dados

Todos os dados foram testados para normalidade e homogeneidade de variância através de análises gráficas. Posteriormente, os dados de densidade de *S. guianensis* e variáveis ambientais e biofísicas foram submetidos ao teste t de Student e os dados de densidade de *I. sessilis* ao teste de Mann Whitney (teste U) ambos com nível de significância de 0,05, disponível no software Systat® 10 (SPSS Inc., USA). Para o número de indivíduos foi utilizado o diagrama *box and whisker plots*. Este tipo de gráfico é uma representação que auxilia na comparação entre as estimativas em conjunto com o uso de testes de comparação de médias *a posteriori*.

Foi utilizada a correlação linear de Pearson para verificar se a densidade de indivíduos de *S. guianensis* está relacionada com o aumento da área das clareiras (em m²) e para o mesmo fim foi empregada para *I. sessilis* a correlação de Spearman (Zar, 1999). Para a descrição da distribuição em altura (H) dos indivíduos das duas espécies em cada microambiente foi empregada a distribuição ideal obtida pela fórmula de Sturges (Spiegel, 1976): IC = A/nc; nc = 1+3,3log(n), em que IC é o intervalo de classe, A é a amplitude dos dados (valor máximo - valor mínimo amostrado), nc é o número de classes, e n é o número de indivíduos.

Para investigar os dados ambientais e biofísicos em cada microambiente foi utilizada a técnica multivariada de Análise de Componente Principais - PCA (Whitmore et al., 1993). Este tipo de análise multivariada usa uma matriz para dados ecológicos elaborada com *m* variáveis (descritores) e *n* objetos (amostras). Consequentemente é necessário definir perfeitamente, *a priori*, o que corresponde aos descritores e aos objetos na matriz. Geralmente na interpretação dos dados se usa a análise dos dois ou três primeiros eixos (componentes), que correspondem à maior parte da variância (Valentin, 2000).

Este procedimento foi realizado no software PC-ORD 5.10 (McCune e Mefford, 2006) utilizando uma matriz de dados quantitativos para cada variável ambiental ou biofísica investigada na análise.

3. Resultados e Discussão

A espécie *Siparuna guianensis* foi representada em maior número por indivíduos pré-reprodutivos e adultos (Tabela 1), o que significa que um grande número de organismos regenerantes está sendo capaz de se manter e atingir a maturidade. Por outro lado, *Inga sessilis* encontrou-se representado em maior densidade por plântulas e juvenis (Tabela 2), indicando um processo de recrutamento mais recente.

Tabela 1. Número de indivíduos amostrados e média da densidade de *Siparuna guianensis* (erro padrão entre parênteses) em dois microambientes de FES, Uberlândia, MG. Classe I: plântulas e juvenis; Classe II: indivíduos pré-reprodutivos.

Espécie	Classe	Clareira		Dossel	
		N	Densidade (Ind./m ²)	N	Densidade (Ind./m ²)
<i>Siparuna guianensis</i>	I	98	0,28 (± 0,07)	69	0,2 (± 0,04)
	II	268	0,32 (± 0,03)	168	0,2 (± 0,03)
Total		366	0,43 (± 0,05)	237	0,28 (± 0,04)

Tabela 2. Número de indivíduos amostrados e média da densidade de *Inga sessilis* (erro padrão entre parênteses) em dois microambientes de FES, Uberlândia, MG. Classe I: plântulas e juvenis; Classe II: indivíduos pré-reprodutivos.

Espécie	Classe	Clareira		Dossel	
		N	Densidade (Ind./m ²)	N	Densidade (Ind./m ²)
<i>Inga sessilis</i>	I	196	0,57 (± 0,16)	97	0,29 (± 0,08)
	II	35	0,04 (± 0,01)	23	0,03 (± 0,01)
Total		231	0,27 (± 0,07)	120	0,14 (± 0,04)

As estimativas da densidade de *S. guianensis* foram maiores nas clareiras (Figura 2-A) com diferenças significativas ($t = 2,305$; $gl = 38$; $p = 0,027$), o que indica que a regeneração desta espécie pode estar sendo facilitada nesse microambiente. Já a densidade de *Inga sessilis* (Figura 2-B), não apresentou diferença significativa entre os microambientes ($U = 260,5$; $p = 0,101$).

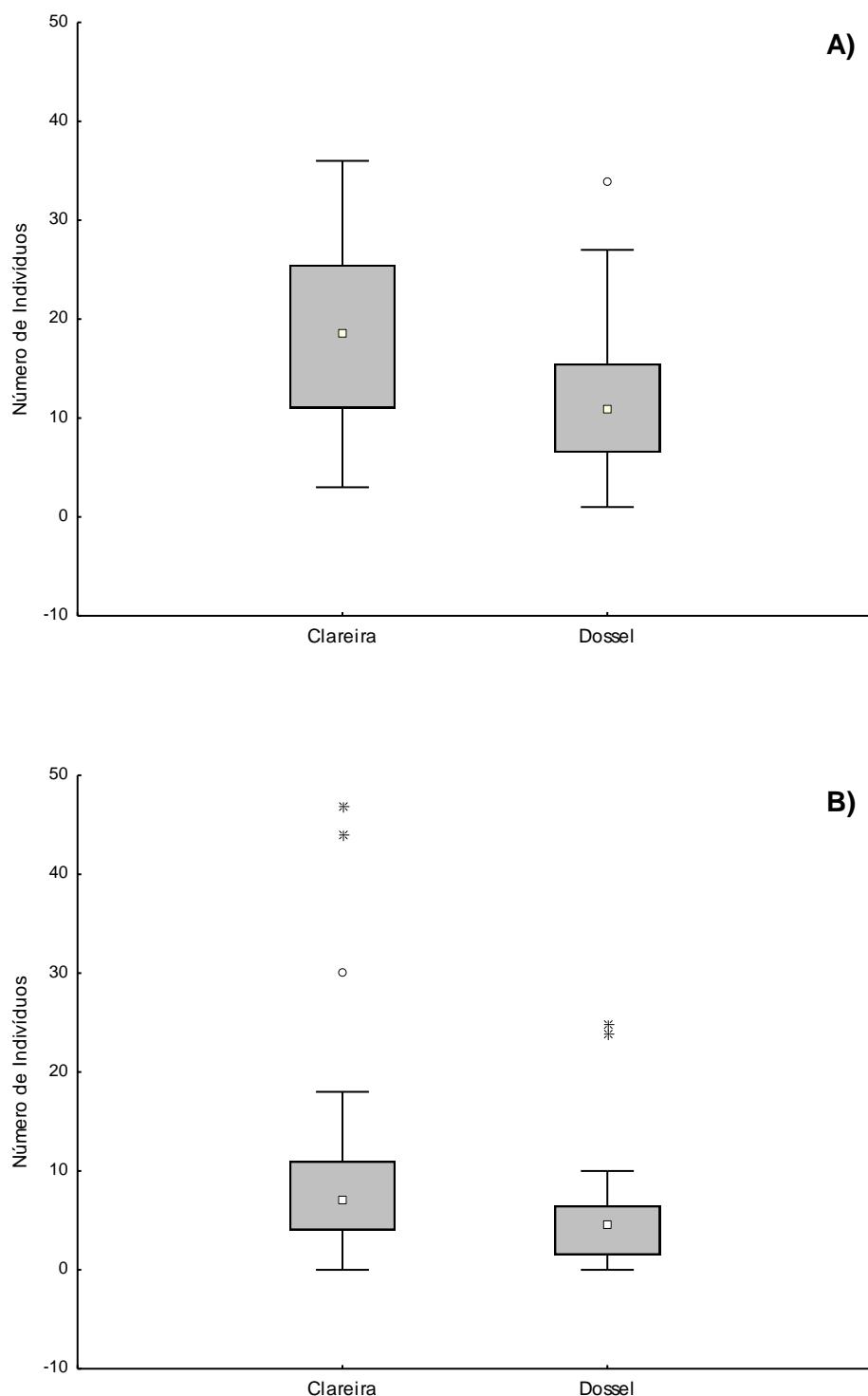


Figura 2. Box and whisker plots das estimativas do número total de indivíduos de *Siparuna guianensis* (A) e *Inga sessilis* (B) amostrados em cada microambiente (20 clareiras e 20 áreas de dossel fechado) em FES, Uberlândia, MG. O círculo representa os valores extremos e o diamante os outliers dos dados.

Essa diferença entre as espécies pode ser explicada pelo ciclo de vida de cada uma delas. *S. guianensis* comprehende arvoretas de rápido crescimento e fecham o seu ciclo de vida enquanto as clareiras ainda estão abertas, portanto são beneficiadas por esses microambientes. Já *I. sessilis* comprehende árvores que atingem até 25 metros de altura e 60 cm de diâmetro (Carvalho, 2006) e, portanto, apresentam um crescimento mais lento e completam seu ciclo de vida após o fechamento das clareiras, sendo assim, as plântulas e juvenis dessa espécie mais beneficiadas pelas clareiras.

Foi encontrada uma maior densidade de indivíduos de *S. guianensis* nas menores classes de tamanho, decrescendo com o aumento da amplitude em altura dos indivíduos (Figura 3-A), tanto nas áreas de clareiras quanto nas de dossel fechado. Este padrão também foi observado para *I. sessilis* (Figura 3-B). Deste modo, ambas as espécies apresentaram a curva de distribuição em altura (H) em forma de J reverso ou J invertido. Esse tipo de distribuição, onde os indivíduos das menores classes de tamanho representam a maior parte da população, é comum em espécies vegetais de florestas tropicais e típica de populações auto-regenerativas (Felfili, 1997), indicando a existência de recrutamento de novos indivíduos.

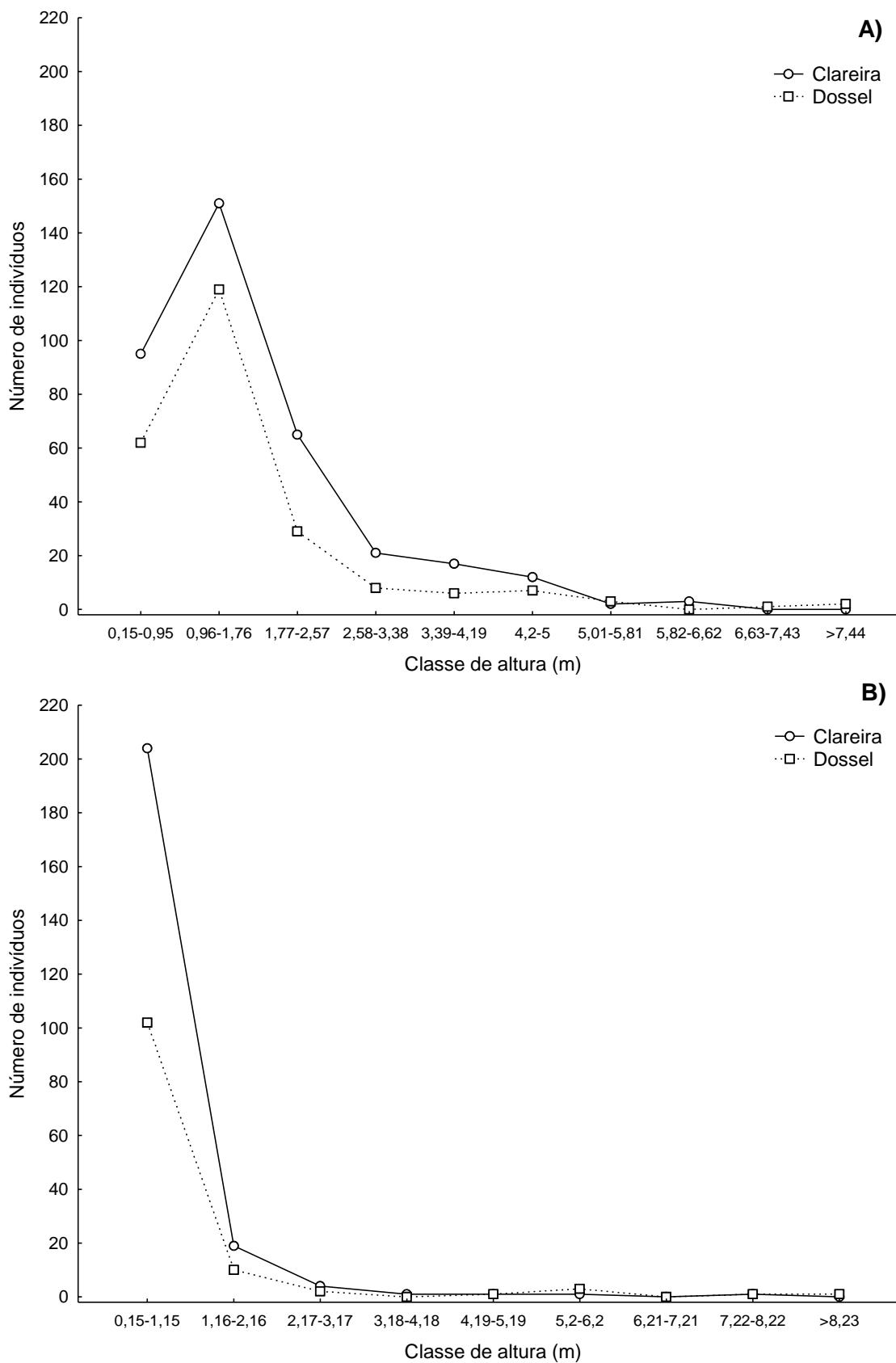


Figura 3. Distribuição em altura (H) dos indivíduos de *Siparuna guianensis* (A) e *Inga sessilis* (B) em dois microambientes em um remanescente de FES, Uberlândia, MG.

A maioria das clareiras documentadas neste estudo apresentou tamanho pequeno a médio (até 500 m²), com área média de 473,2 m², variando entre 56,6 m², formada por uma árvore morta em pé, a 1696,0 m², formada pela quebra de um tronco. Nascimento et al., (2012) encontraram, na mesma floresta, tamanhos semelhantes de clareiras, com área média de 573,0 m², porém com uma maior amplitude (52,6m² a 3468,0 m²).

A densidade de indivíduos de *S. guianensis* nas clareiras apresentou correlação significativa negativa com o aumento da área destas ($r = -0,482$; $p < 0,05$). Sendo assim, *S. guianensis* também apresentou correlação significativa negativa com a abertura do dossel, a radiação total e os parâmetros de qualidade de luz, que foram positivamente correlacionados com a área das clareiras. Portanto, os resultados de densidade dessa espécie nas áreas selecionadas indicam que as condições ambientais de dossel fechado podem ser limitantes para o seu estabelecimento, apresentando as menores clareiras as melhores condições para a regeneração de *S. guianensis*. Em clareiras maiores, a incidência de radiação provavelmente excede o ideal e compromete a sobrevivência desta espécie. Esse resultado corrobora com Tabarelli (2000), que encontrou uma maior diversidade de espécies e densidade de indivíduos em clareiras pequenas, concluindo que as características estruturais das clareiras determinam parte do padrão de colonização e da composição de espécies encontradas nas mesmas.

O tamanho ou área da clareira é normalmente relacionado com alterações dos níveis e qualidade espectral da luz e condições microclimáticas em seu interior (Chazdon e Fletcher, 1984; Barton et al., 1989), sendo considerada uma característica muito importante para o processo de colonização destas áreas (Denslow, 1980). Assim, alguns autores propõem que as espécies arbóreas teriam, em virtude de diferenças no grau de tolerância ao sol e à sombra, suas distribuições relacionadas a determinados tamanhos de clareiras (Denslow, 1980), como observado para *S. guianensis* no presente estudo. Todavia, essa teoria vem sendo fortemente debatida por autores que apontam evidências de espécies que apresentam ampla sobreposição de distribuição ao longo do gradiente formado desde o sub-bosque até clareiras de diferentes tamanhos, compondo guildas de espécies generalistas (Barton, 1984; Hubbell e Foster,

1986; Lieberman et al., 1989, 1995; Tabarelli, 1994; Tabarelli e Mantovani, 1997, Tabarelli e Mantovani, 2000).

Inga sessilis, por exemplo, não apresentou correlação entre a densidade de indivíduos e a área das clareiras ($rs = 0,299$; $p > 0,05$), o que corrobora também com Carvalho et al. (2000), que afirmam que a maioria das espécies tropicais não mostram uma preferência clara por tamanhos particulares de clareiras de dossel. Como anteriormente sugerido por Hubbell e Foster (1986) a diversidade de espécies de árvores nas florestas tropicais envolve uma ampla sobreposição de nichos e um grande número de espécies generalistas, que podem se desenvolver em diferentes tipos de *habitats* que compõem a heterogeneidade deste tipo de sistema.

S. guianensis é classificada, em trabalhos anteriores, como secundária (Souza et al., 2006), a clímax exigente de luz (Davide et al., 1995; Ressel et al., 2004) e tolerante à sombra (Nunes et al., 2003; Pinto et al., 2005). Já *I. sessilis* pode ser classificada como pioneira (Silva et al., 2003; Durigan e Nogueira, 1990), ou secundária inicial (Durigan e Nogueira, 1990). Em estudo realizado por Costa e Mantovani (1992), *I. sessilis* ocorreu apenas em clareiras de pequeno tamanho ($< 60m^2$).

Segundo a classificação de Budowski (1965, 1970), que relaciona espécies vegetais considerando seus padrões de distribuição no processo sucessional, e os resultados encontrados e as observações de campo realizadas nesse trabalho, *S. guianensis* poderia ser considerada uma espécie pioneira ou secundária inicial. Por outro lado, *I. sessilis* estaria mais próxima de secundária inicial a tardia. A ocorrência de espécies pioneiras e secundárias iniciais é limitada pela presença de aberturas no dossel ou clareiras, enquanto as secundárias tardias são mais tolerantes ao sombreamento, sendo, portanto, menos responsivas às clareiras, e podem, se desenvolver no sub-bosque.

Entre as variáveis ambientais e biofísicas a área basal, a radiação total, os parâmetros de qualidade de luz (ISF, DSF e TSF) e a espessura da serapilheira apresentaram diferenças estatísticas significativas (Tabela 3). Os menores valores de área basal nas clareiras se devem às mortes de árvores que as originam, diminuindo assim as estimativas de área basal e aumentando a

disponibilidade de luz (Hartshorn, 1978; Brokaw, 1985; Brown, 1993). A menor espessura da serapilheira em clareiras se deve ao menor número de árvores adultas nesses microambientes, resultando em uma menor deposição de material vegetal.

Os valores encontrados para abertura do dossel e IAF (Tabela 3) são descritores da fitofisionomia e época do ano em que o estudo foi realizado, FES durante a estação seca. Essas variáveis nas áreas de dossel fechado apresentaram estimativas bem próximas às das áreas de clareira, possivelmente, diminuindo as diferenças microclimáticas entre esses microambientes. O grau de deciduidade da floresta interfere no recrutamento de espécies, uma vez que o nível de luminosidade que chega ao chão da floresta é um dado importante para esse processo (Gandolfi et al., 1995).

A Análise de Componentes Principais separou as áreas de clareira do dossel fechado, explicando, os dois primeiros eixos 68,57% da variação dos dados. Apenas o primeiro eixo (componente) explicou mais de 50% da variação (Tabela 4). Trabalhando com alometria de *Copaifera langsdorffii* em diferentes fitofisionomias, Costa et al. (2012) mencionam estimativas de 45,42% da variação para o primeiro eixo da PCA, com valores significativos ($p<0,001$).

Observando a ordenação (Figura 4), as áreas de dossel fechado foram relacionadas com as maiores estimativas de área basal (G), e as áreas de clareira foram fortemente relacionadas com os parâmetros de radiação (qualidade e quantidade de luz), maiores nessas áreas. Por outro lado, a cobertura do solo não variou entre as áreas de clareira e dossel fechado, sendo um fator que foi relacionado com a presença da regeneração, independente do microambiente. A declividade do terreno e altura do dossel foram semelhantes nos dois microambientes e, portanto, não foram significativos na análise.

Tabela 3. Variáveis ambientais e biofísicas (valores médios, e erro padrão entre parênteses) em dois microambientes (dossel fechado e clareira) em FES, Uberlândia, MG. NS = Não significativa e * = Diferença significativa com $p < 0,001$ pelo teste t. IAF = Índice de área foliar; DSF = Fator de sítio direto; ISF = Fator de sítio direto; TSF = Fator de sítio total.

Variável	Microambiente	
	Dossel	Clareira
Abertura (%)	25,33 ($\pm 1,46$)	27,24 ($\pm 1,56$) NS
IAF (m^2/m^2)	1,47 ($\pm 0,07$)	1,40 ($\pm 0,07$) NS
Radiação direta (mol/ m^2 /dia)	10,8 ($\pm 0,59$)	17,92 ($\pm 1,21$)*
Radiação difusa (mol/ m^2 /dia)	1,60 ($\pm 0,08$)	2,26 ($\pm 0,14$)*
Radiação total (mol/ m^2 /dia)	12,40 ($\pm 0,67$)	20,18 ($\pm 1,35$)*
DSF	0,26 ($\pm 0,02$)	0,44 ($\pm 0,03$)*
ISF	0,26 ($\pm 0,01$)	0,37 ($\pm 0,02$)*
TSF	0,26 ($\pm 0,01$)	0,43 ($\pm 0,03$)*
Declividade (%)	8,85 ($\pm 0,59$)	8,83 ($\pm 0,41$) NS
Área basal (m^2/ha)	37,15 ($\pm 2,20$)	23,85 ($\pm 2,01$)*
Cobertura do solo (%)	26,2 ($\pm 3,29$)	29,25 ($\pm 3,65$) NS
Altura do dossel (m)	13,5 ($\pm 0,43$)	12,95 ($\pm 0,36$) NS
Espessura serrapilheira (cm)	2,53 ($\pm 0,25$)	1,1 ($\pm 0,23$)*

Tabela 4. Resultados da Análise de Componentes Principais para os dados ambientais e biofísicos em dois microambientes de FES, Uberlândia, MG.

Eixo	Autovalor	Variância (%)	Variância acumulada	Valor de P
I	2,829	50,97	50,97	0,001
II	1,829	17,59	68,57	0,001
III	1,329	10,18	78,59	0,001

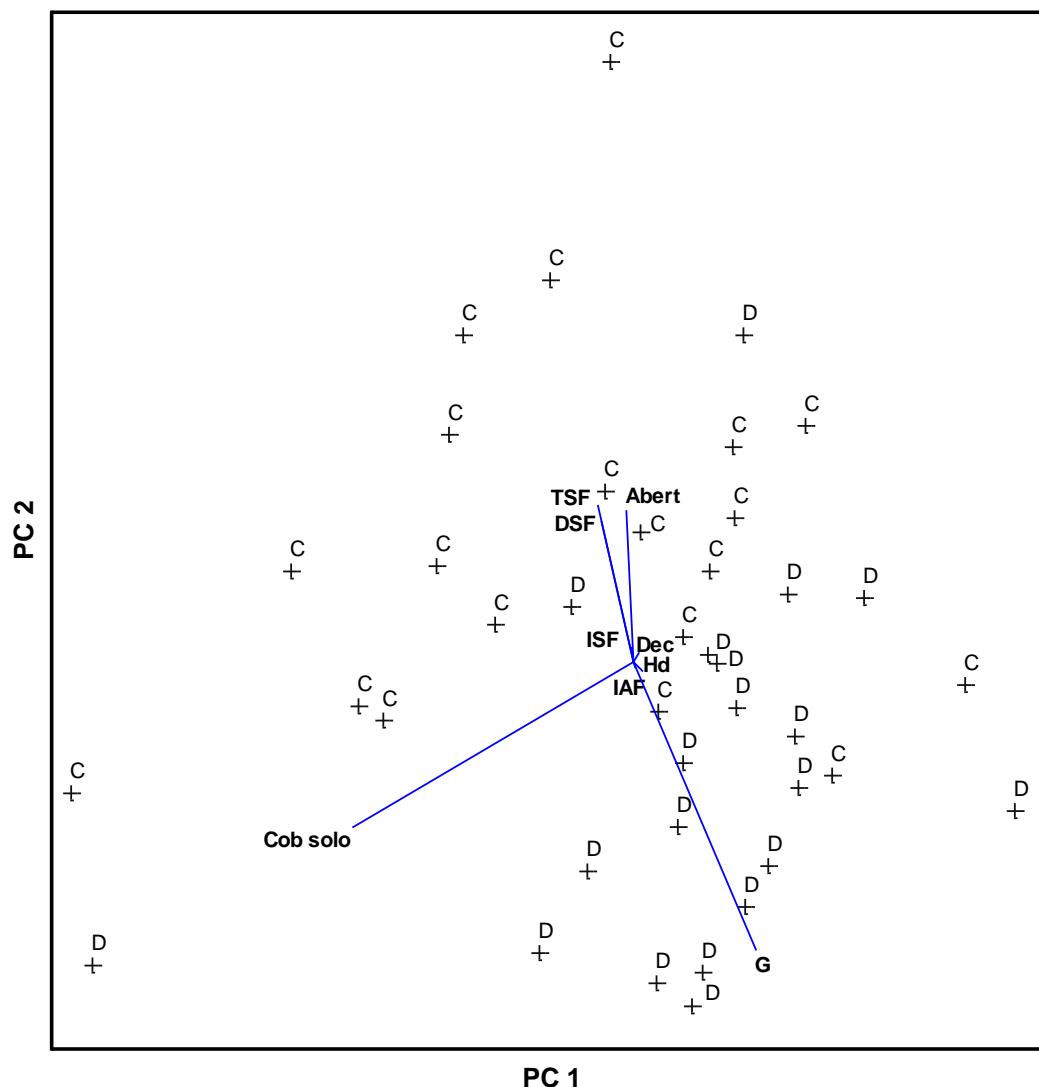


Figura 4. Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando os dados ambientais e biofísicos dos dois microambientes (clareira e dossel fechado) em condições de FES, Uberlândia, MG. Na Figura estão representadas as 20 áreas de dossel fechado e as 20 áreas de clareiras naturais. C: Clareira; D: Dossel.

4. Conclusões

Siparuna guianensis e *Inga sessilis* apresentaram indivíduos amostrados nos dois microambientes, com maiores estimativas nas áreas de clareiras para *S. guianensis*, uma evidência de que este microambiente pode estar facilitando a regeneração natural dessa espécie. Entretanto, as menores clareiras, possivelmente proporcionaram as melhores condições ambientais para o estabelecimento desta espécie, uma vez que a densidade de *S. guianensis* foi negativamente correlacionada com o aumento da área das clareiras selecionadas nesse remanescente de FES.

Enquanto isso, a densidade de *Inga sessilis* não apresentou diferença entre os microambientes nem correlação com a área das clareiras selecionadas, não ocorrendo, portanto, preferência clara por tamanho de clareira. Assim, essa espécie, mostrou possuir um hábito mais generalista, com uma ampla sobreposição de distribuição ao longo do contínuo clareira-dossel fechado de condições ambientais nesse remanescente de FES.

A formação de clareiras no dossel gera alterações ambientais na floresta, as clareiras em questão apresentaram diferentes valores para algumas das variáveis ambientais e biofísicas medidas em referência às áreas sob dossel fechado. Exibiram menores estimativas de área basal e espessura da serrapilheira, resultantes do menor número de árvores adultas neste microambiente, e uma maior quantidade e qualidade de luz. A radiação total e os parâmetros de qualidade de luz também foram positivamente correlacionados com a área das clareiras, o que pode ser, portanto, um importante fator para explicar a diferença na ocorrência de indivíduos de *S. guianensis* nas clareiras de diferentes tamanhos.

Tais informações obtidas nesse capítulo, sobre a regeneração natural de *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis*, nos possibilita que sejam feitas estimativas de parâmetros populacionais que podem auxiliar na elaboração de planos de manejo florestal. Além disso, nos fornece conhecimentos acerca da ecologia dessas espécies, sobre as melhores condições ambientais para o estabelecimento delas na natureza, que são importantes informações para

conduzir a utilização dessas espécies na recuperação de áreas degradadas ou enriquecimento de formações secundárias de FES.

5. Referências bibliográficas

- Ab'sáber, A.N., 2012. Os domínios de natureza no Brasil: Potencialidades Paisagísticas Brasileiras. São Paulo: Ateliê Editorial. 160p.
- Abe, S., Masaki, T., Nakashizuka, T., 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120: 21-32.
- Ackerly, D.D., 1996. Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees. In: Mulkey, S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. London: Chapman and Hall. p.619–658.
- Aguiar, O.T., Pastore, J.A., Rocha, F.T., Baitello, J. B., 2001. Flora fanerogâmica de um trecho da floresta densa secundária no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Cunha/Indaiá – Cunha (SP). *Revista do Instituto Florestal* 13: 1-18.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711-728.
- Alves, L.F., Metzger, J.P., 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6: 1-26.
- Barton, A.M., 1984. Neotropical pioneer and shade-tolerant tree species: do they partition treefall gaps? *Tropical Ecology* 25: 196-202.
- Barton, A.M., Fetcher, N., Redhead, S., 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5: 437-439.
- Bazzaz, F.A., Wayne, P.M., 1994. Coping with environmental heterogeneity: The physiological ecology of tree seeding regeneration across the gap-understory continuum. In: Caldwell, M., Pearcy, R. (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above- and Belowground*. New York: Academic Press. p.349-390.
- Bongers, F., Popma, J., 1988. Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest. species differentiation in relation to gap-associated environmental heterogeneity. *Dissertação de pós-doutorado*. University of Utrecht, Utrecht. 185p.
- Brokaw, N.V.L., 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160.
- Brokaw, N.V.L., 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682–687.
- Brown, N., 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 153-168.

- Budowski, G., 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. *Turrialba* 15: 40-42.
- Budowski, G., 1970. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland forests. *Tropical Ecology*. 11: 44-48.
- Bullock, J., 1996. Plants. In: Sutherland, W.J. (Ed.). *Ecological census techniques - a handbook*. Cambridge: University Press. p.111-138.
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A., White, P.S., 1990. Light regimes beneath canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.
- Carvalho, L.M.T., Fontes, M.A.L., Oliveira-Filho, A.T., 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 149: 9-22.
- Carvalho, P.E.R., 2006. Circular Técnica 123. Disponível em: <<http://www.cnpf.embrapa.br/publica/circtec/edicoes/circ-tec123.pdf>> Acesso em: 1 de abril de 2015.
- Chazdon, R. L., Fletcher, N., 1984. Light environments of tropical forests. In: Medina, E., Mooney, H.A., Vázquez-Yáñez C. (Eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. p.27-36.
- Costa, M.P., Mantovani, W., 1992. Composição e estrutura de clareiras em mata mesófila na Bacia de São Paulo-SP. *Revista do Instituto Florestal* 4: 178-183.
- Costa, M.P.C., Pereira, J.A.A., Benicio, M.H.M., Souza, H., Fontes, M.A.L., Garcia, P.O., 2012. Alometria e arquitetura de *Copaifera langsdorffii* (Desf.) Kuntze (Fabaceae) em fitofisionomias neotropicais no sul de Minas Gerais. *Ciência Florestal* 22: 223-240.
- Davide, A.C., Faria, J.M.R., Botelho, S.A., 1995. Propagação de espécies florestais. Belo Horizonte: CEMIG/UFLA/FAEPE. 40p.
- Denslow, J.S., 1980. Gap partitioning among tropical rain Forest trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- Denslow, J.S., Gomez-Díaz, A.E., 1990. Seed rain to treefall gaps in a neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 642-648.
- Denslow, J.S., Hartshorn, G.S., 1994. Treefall Gap Environments and Forest Dynamic Process. In: McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespenheide, H.A., Hartshorn, G.S. (Eds.). *LA SELVA – Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago: University of Chicago Press. p.120-128.
- Durigan, G., Nogueira, J.C.B., 1990. Recomposição de matas ciliares. São Paulo: Instituto Florestal. 14p.
- Felfili, J.M., 1997. Diameter and height distributions of a gallery forest community and some of its main species in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Revista Brasileira de Botânica* 20: 155-162.

- Ferreira, A.V., 2008. Remoção de sementes por formigas, aves e roedores em área de Cerrado e seu efeito sobre o recrutamento de plântulas jovens. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 43p.
- Gama, J.R.V., Botelho, S.A., Bentes-Gama, M.M., Scolforo, J.R.S., 2003. Estrutura e potencial futuro de utilização da regeneração natural de Floresta de Várzea Alta no município de Afuá, estado do Pará. Ciência Florestal 13: 71-82.
- Gandolfi, S., Leitão Filho, H.F., Bezerra, C.L.E., 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: 753-767.
- Garcia, C.C., Reis, M.G.F., Reis, G.G., Pezzopane, J.E.M., Lopes, H.N.S., Ramos, D.C., 2011. Regeneração natural de espécies arbóreas em fragmento de Floresta Estacional Semideciduosa Montana, no domínio da Mata Atlântica, em Viçosa, MG. Ciência Florestal 21: 677-688.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Reviews 52: 107–145.
- Haridasan, M.; Araújo, G.M., 2005. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. Revista Brasileira de Botânica 28: 295-303.
- Hartshorn, G.S., 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P.B., Zimmerman, M.H. (Eds.). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge: University Press. p.617–637.
- Hu, L., Zhu, J., 2009. Determination of the tridimensional shape of canopy gaps using two hemispherical photographs. Agricultural and Forest Meteorology 149: 862–872.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M.J. (Ed.). Plant Ecology. Oxford: Blackwell Scientific. p.77-96.
- IBGE, 2012. Classificação da vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE – Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 124p.
- Jangoux, J., 1991. Novas espécies de Monimiaceae (*Bracteanthus* e *Siparuna*) do Brasil e das regiões limítrofes da Bolívia, da Colômbia e do Peru. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi 7: 115-52.
- Kuhlmann, M., 1975. Adenda alimentar dos bugios. Silvicultura em São Paulo 9: 57-62.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Peralta, R., 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. Ecology 70: 550-552.

- Lieberman, M., Lieberman, D., Peralta, R., Hartshorn, G. S., 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11: 161–178.
- Lima, R.A.F., 2005. Estrutura e regeneração de clareiras em Florestas Pluviais Tropicais. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 651-670.
- Martínez-Ramos, M., Soto-Castro, A., 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain Forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318.
- McCune, B., Mefford, M.J., 2006. PC-ORD, version 5.10, Multivariate analysis of ecological data. Glaneden Beach: MjM Software Desing. 40p.
- Mitchel, P.L., Whitmore, T.C., 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology. Oxford: Oxford Forest Institute. 40p.
- Nascimento, A.R.T., Araújo, G.M., Giroldo, A.B., Silva, P.P.F., 2012. Gap area and tree community regeneration in a Tropical Semideciduous Forest, Tropical Forests. In: Sudarshana, P., Nageswara-Rao, M., Soneji, J.R. (Eds.). *Tropical Forests*. Rijeka: In Tech. p.139-154.
- Nascimento, A.R.T., Scariot, A., Silva, J.A., Sevilha, A.C., 2004. Estimativas de área basal e uso do Relascópio de Bitterlich em amostragem de Floresta Estacional Decidual. *Ciência Florestal* 14: 169-176.
- Nobis, M., Hunziker, U., 2005. Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology* 128: 243-250.
- Nunes, Y.R.F., Mendonça, A.V.R., Botezelli, L., Machado, E.L.M., Oliveira-Filho, A.T., 2003. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. *Acta Botanica Brasílica* 17: 213-229.
- Oldeman, R.A.A., 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledoneous trees in forest. In: Tomlinson, Z. (Ed.). *Tropical trees as living systems*. London: Cambridge University Press. p.535-560.
- Oldeman, R.A.A.O., 1990. *Elements of sylvology*. Berlin: Springer Verlag. 624p.
- Oliveira, R.E., 1997. Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba – SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba. 80p.
- Pezzopane, J.E.M., Reis, G.G., Reis, M.G.F., Higuchi, P., Polli, H.Q., 2002. Aspectos ecofisiológicos de algumas espécies arbóreas em uma floresta estacional semidecidual secundária. *Revista Brasileira de Agrometeorologia* 10: 273-281.
- Pickett, S., Collins, S., Armesto, J., 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53: 335–371.
- Pinto, L.V.A., Botelho, S.A., Oliveira-Filho, A.T., Davide, A.C., 2005. Estudo da vegetação como subsídios para propostas de recuperação das nascentes da

- bacia hidrográfica do Ribeirão Santa Cruz, Lavras, MG. Revista Árvore 29: 775-793.
- Renner, S.S., Hausner, G., 2005. Monograph of Siparunaceae. Flora Neotropica 9: 1-256.
- Ressel, K., Guilherme, F.A.G., Schiavini, I., Oliveira, P.E., 2004. Ecologia morfológica de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. Revista Brasileira de Botânica 27: 311-323.
- Rich, P.M., Clark, D.B., Clark, D.A., Oberbauer, S.F., 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology. 65: 107-127.
- Rodrigues, A.S.L. et al., 2004. Effectiveness of the global protected-area network in representing species diversity. Nature 428: 640–643.
- Silva, A.F., Oliveira, R.V., Santos, N.R.L., Paula, A., 2003. Composição florística e grupos ecológicos das espécies de um trecho de floresta semidecídua submontana da Fazenda São Geraldo, Viçosa-MG. Revista Árvore 27: 311-319.
- Simas, N.K., Ferrari, S.F., Pereira, S.N., Leitão, G.G., 2001. Chemical ecological characteristics of herbivory of *Siparuna guianensis* seeds by buffy-headed marmosets (*Callithrix flaviceps*) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. Journal of Chemical Ecology 27: 93-107.
- Souto, J.J.P., 1984. Deserto, uma ameaça? Estudos dos núcleos de desertificação na fronteira sudoeste do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: Secretaria da Agricultura - Departamento de Recursos Naturais Renováveis. 169p.
- Souza, P.A., Venturin, N., Griffith, J.J., Martins, S.V., 2006. Avaliação do banco de sementes contido na serapilheira de um fragmento florestal visando recuperação de áreas degradadas. Revista Cerne 12: 56-67.
- Spiegel, M.R., 1976. Estatística. São Paulo: McGraw-Hill. 357p.
- SPSS Advanced Models. Chicago: SPSS Inc.
- Steege ter, H., 1997. Winphot 5: a program to analyze vegetation indices, light and light quality from hemispherical photographs. Utrecht: Tropenbos-Guyana Programme. 50p.
- Swaine, M.D., Hall, J.B., 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. Journal of Ecology 71: 601-627.
- Tabarelli, M., 1994. Clareiras naturais e dinâmica sucessional de um trecho de floresta na Serra da Cantareira, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 142p.
- Tabarelli, M., 2000. Dois Irmãos: o desafio da conservação biológica em um fragmento de floresta tropical. In: Machado, I.C., Lopes, A.V., Pôrto, K.C. (Eds.). Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um Remanescente de

Mata Atlântica em Área Urbana (Recife, Pernambuco, Brasil). Recife: Editora Universitária – SECTMA. p.311-323.

Tabarelli, M., Mantovani, W., 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 57-66.

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.

Valentin, J.L., 2000. Ecologia numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos. Rio de Janeiro: Interciênciac. 118p.

Valentini, C.M.A., Ortíz, C.E.R., Coelho, M.F.B., Almeida, J.D., 2008. Aspectos botânicos e etnobotânica da espécie medicinal *Siparuna guianensis* Aublet, no Cerrado de Mato-Grosso. Disponível em: <www.cpac.embrapa.br/download/609/t> Acesso em: 1 de abril de 2015.

Vasconcelos, L.E.M., Aguiar, O.T., 1982. A alimentação de *Alouatta fusca* Geof. (Primates, Cebidae). *Silvicultura em São Paulo* 16-A: 1727-1730.

Vieira, D.L.M., Scariot, A., 2006. Principles of natural regeneration of Tropical Dry Forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.

Vieira, F.R., Alves, R.B.N., 2003. Desafios para a conservação de recursos genéticos de plantas medicinais e aromáticas no Brasil. In: Coelho, M.F.B., Costa-Junior, P., Dombroski, J.L.D. (Orgs.). *Diversos Olhares em Etnobiologia, Etnoecologia e Plantas Medicinais*. Cuiabá: Unicen Publicações. p.157-181.

Whitmore, T.C., 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, Z. (Ed.). *Tropical trees as living systems*. London: Cambridge University Press. p.639-655.

Whitmore, T.C., 1990. An introduction to tropical rain forests. Oxford: Oxford University Press. 226p.

Whitmore, T.C., Brown, N.D., Swaine, M.D., Kennedy, D., Goodwin-Bailey, C.I., Gong, W.K., 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation total in a Borneo tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 131-151.

Yamamoto, S., 1992. The gap theory in forest dynamics. *Botanical Magazine* 105: 375-383.

Zar, J.H., 1999. Biostatistical analysis. New Jersey: Prentice Hall. 633p.

CAPÍTULO 2

**HERBIVORIA FOLIAR E TEOR NUTRICIONAL EM *SIPARUNA GUIANENSIS*
AUBLET. E *INGA SESSILIS* (VELL.) MART EM CLAREIRAS NATURAIS E
DOSSEL FECHADO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

Uberlândia, MG

Fevereiro – 2015

Resumo

A herbivoria pode afetar o crescimento, a reprodução e a capacidade de competição das plantas, influenciando as populações e modificando a estrutura das comunidades. As diferentes condições ambientais em uma clareira podem modificar a qualidade das folhas de uma mesma espécie quando comparadas com as de indivíduos estabelecidos sob dossel fechado. Neste capítulo foram mensuradas e comparadas a área foliar e as taxas de herbivoria em indivíduos de *Siparuna guianensis* Aublet. e *Inga sessilis* Vell. (Mart.) estabelecidos em clareiras naturais e dossel fechado. Para isso, foram analisadas, através do shareware ImageJ, 96 folhas de *S. guianensis* e 72 de *I. sessilis* para cada microambiente. Além disso, foram estimadas e comparadas a concentração de macro e micronutrientes presentes nas folhas desses mesmos indivíduos. Não foram encontradas diferenças na área foliar de indivíduos de clareira e dossel fechado, para as duas espécies. Provavelmente, devido à estrutura do dossel que apresentou várias frestas que possivelmente minimizaram a diferença na entrada de luz, entre os microambientes. Uma maior área foliar significaria, também, uma maior disponibilidade de alimento para os herbívoros. Os indivíduos de *S. guianensis* estabelecidos nas clareiras foram os únicos que apresentaram uma maior taxa de herbivoria. Isso se deve, provavelmente, a maior densidade de indivíduos desta espécie neste microambiente, uma vez que, as folhas de *S. guianensis* deste microambiente não apresentaram uma maior qualidade nutricional (maiores concentrações de N e P). O maior número de indivíduos de *S. guianensis* nas clareiras significa uma maior disponibilidade de recursos para herbívoros. Adicionalmente, a maior disponibilidade de recurso permite que os consumidores localizem o alimento mais facilmente, corroborando a teoria do forrageamento ótimo. A concentração de certos nutrientes nas folhas de *S. guianensis* e *I. sessilis* variaram entre os ambientes e entre as espécies, refletindo, assim, a heterogeneidade na disponibilidade de nutrientes.

Palavras-chave: Heterogeneidade de recurso, capacidade suporte, folhas de sol/sombra.

Abstract

The herbivory can affect the development, reproduction and the competitive ability of plants, producing effects on populations and modifying the community structure. The distinct environmental conditions in a canopy gap can change the leaves quality within a species, when compared to individuals established in closed canopy. In this chapter, we compare the leaf area and herbivory rates in *Siparuna guianensis* Aublet. and *Inga sessilis* Vell. (Mart.) individuals established in natural gaps and closed canopy areas. For this purpose, we analyzed 96 leaves of *S. guianensis* and 72 of *I. sessilis* for each microenvironment by using ImageJ shareware. Furthermore, we compared and estimate the concentration of macro and micronutrients found in the leaves of these individuals. We did not find any difference between leaf area of gap and closed canopy individuals for both species, probably, due to canopy structure, which showed many openings, minimizing the light input difference between both microenvironments. A large leaf area could also imply a higher availability of food for herbivores. *S. guianensis* individuals established in canopy gaps were the only ones who showed higher herbivory rate. This fact is probably due to a higher density of these individuals in this microenvironment, since *S. guianensis* leaves in canopy gaps did not show a higher nutritional availability (higher concentrations of N and P). The higher number of *S. guianensis* individuals in canopy gaps implies a higher resources availability for herbivores. In addition, this higher resources availability, allows the herbivores to find them with less effort, corroborating the optimal foraging theory. The concentration of certain nutrients in *S. guianensis* and *I. sessilis* leaves vary between environments and species reflecting, thus, the heterogeneity of these nutrients availability.

Keywords: Resource heterogeneity, supportability, Light/shade leaves.

1. Introdução

Os herbívoros influenciam a forma como os ecossistemas funcionam (Weisser e Siemann, 2004; Prather et al., 2013) e muitos são os fatores conhecidos por influenciar as taxas de herbivoria: a qualidade (White, 1984; Huberty e Denno, 2004) e disponibilidade (Lawton, 1983; Lewinsohn et al., 2005) de alimentos, a intensidade da competição (Bonser e Reader, 1995), e a força da pressão tipo *top-down* (Siemann et al., 1998). Todos estes fatores podem interagir um com o outro, e cada um deles pode ser alterado por perturbações, tais como o surgimento de aberturas no dossel da floresta.

A abertura de clareiras em florestas tropicais gera importantes mudanças nas características bióticas e abióticas do ambiente (Martínez-Ramos et al., 1994), como o aumento da disponibilidade de luz, espaço e nutrientes (Denslow, 1987). Nessas áreas, espécies de plantas com estratégias adaptativas diferentes coexistem e alocam os recursos disponíveis de formas variadas, podendo modificar a qualidade de suas folhas e, assim, influenciar suas interações com os herbívoros (Lowman, 1992). Além da distribuição, abundância e comportamento destes, uma vez que esses fatores podem ser alterados pelas características das plantas hospedeiras, como propriedades estruturais e fitoquímicas (Basset, 1991).

A qualidade e quantidade de nutrientes foliares podem variar entre diferentes espécies de plantas, em uma mesma espécie e até mesmo em um único indivíduo, já que a distribuição de micro e macronutrientes varia conforme fatores internos e externos à planta, resultando em um componente heterogêneo para os herbívoros com relação à disponibilidade de recursos alimentares para o forrageamento desses organismos (Herrera e Pellmyr, 2002). As características do solo é um dos principais fatores moduladores da quantidade de nutrientes disponíveis para a absorção das plantas e, consequentemente, determinante do teor nutricional de suas folhas (Cornelissen et al., 2003).

Quando os herbívoros são capazes de detectar as diferenças que as plantas representam no ambiente podem optar pelas que fornecem a maior quantidade e qualidade de recursos, de forma a melhor suprir suas

necessidades nutricionais (Herrera e Pellmyr, 2002). Portanto, a seleção de alimentos pode ser entendida como um fator evolucionário que maximiza o ganho de energia líquida por unidade de tempo gasto na alimentação, princípio da teoria do forrageamento ótimo (MacArthur e Pianka, 1966; Emlen, 1966). Segundo Griffiths (1975), a otimização das dietas pode acontecer de duas formas: através do consumo de alimentos mais abundantes (maximizadores de número) ou através do consumo de alimentos mais energéticos (maximizadores de energia).

As diferentes condições ambientais também podem modificar a resposta das plantas à herbivoria a fim de minimizar os efeitos negativos da redução foliar (Ritchie, 2000) já que a perda de área foliar implica em uma menor alocação de recursos energéticos para o crescimento e reprodução das plantas atacadas (Braker e Chazdon, 1993). Por esse motivo, os vegetais desenvolveram, ao longo do tempo evolutivo, inúmeras estratégias para proteger-se contra os herbívoros, e a relação entre fatores bióticos e abióticos parece influenciar também o balanço entre essas estratégias de defesas das plantas (Rother, 2007).

A hipótese da disponibilidade de recurso prediz que plantas estabelecidas em ambientes com baixa quantidade de nutrientes, luz e água investem mais em defesa, uma vez que o gasto energético para a reposição de tecidos danificados é alto (Coley et al., 1985; Coley e Barone, 1996). Desta forma, para plantas em ambientes com maior disponibilidade de recursos seria menos custoso investir na reposição de estruturas removidas pelos herbívoros e em crescimento e, portanto, estas alocariam menos recursos para a produção de defesas estruturais e químicas sendo, assim, mais palatáveis aos herbívoros (Coley, 1983).

A quantidade de energia gasta na defesa contra herbívoros normalmente varia também de acordo com a história de vida da espécie (Coley 1983), de modo que espécies de início de sucessão, que apresentam rápido crescimento e alta taxa de troca de folhas, investem menos em defesas físicas e químicas e são, portanto, mais suscetíveis à herbivoria (Peñaloza e Farji-Brener 2003). Logo, como a herbivoria é maior em folhas jovens e em espécies de início de

sucessão, a atuação de herbívoros em clareiras provavelmente também é maior (Denslow e Hartshorn, 1994; Dalling e Hubbell, 2002; Peñaloza e Farji-Brener, 2003). Adicionalmente, as maiores temperaturas e intensidades luminosas em clareiras podem gerar maiores taxas de herbivoria à medida que favorecem o desenvolvimento de herbívoros (Harrison, 1987), principalmente invertebrados.

Neste sentido, o presente capítulo apresentou como objetivos (a) mensurar e comparar a área foliar e as taxas de herbivoria em *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* em condições de clareira e dossel fechado e (b) mensurar e comparar os teores de micro e macronutrientes presentes nas folhas de indivíduos de *S. guianensis* e *I. sessilis* localizados em dois microambientes de um remanescente de FES em Uberlândia, MG.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo

Os estudos foram conduzidos na Fazenda do Glória ($18^{\circ}57' S$ e $48^{\circ}12' W$), localizada na região de Uberlândia, a sudoeste do estado de Minas Gerais e sudeste do Brasil. A vegetação desta área é classificada como Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012). A área estudada foi descrita em detalhe no Capítulo 1.

2.2. Mensuração da área foliar e herbivoria

A partir das 40 áreas selecionadas para a primeira parte do trabalho (Capítulo 1) foram escolhidas 16, oito clareiras e oito áreas de dossel fechado. Em cada uma delas foram selecionados três indivíduos de cada espécie com aproximadamente 1,5 m de altura, os quais foram marcados e numerados. Dos indivíduos de *S. guianensis* foram coletadas quatro folhas e das de *I. sessilis* três folhas localizadas na porção central dos ramos intermediários e voltados para todos os lados das plantas. Essas folhas foram fotografadas e analisadas no shareware ImageJ (Schneider et al., 2012), através do qual foram obtidos os valores da área foliar com herbivoria, sendo as partes consumidas posteriormente preenchidas no programa, e então obtidos os valores da área foliar total (Figura 1).

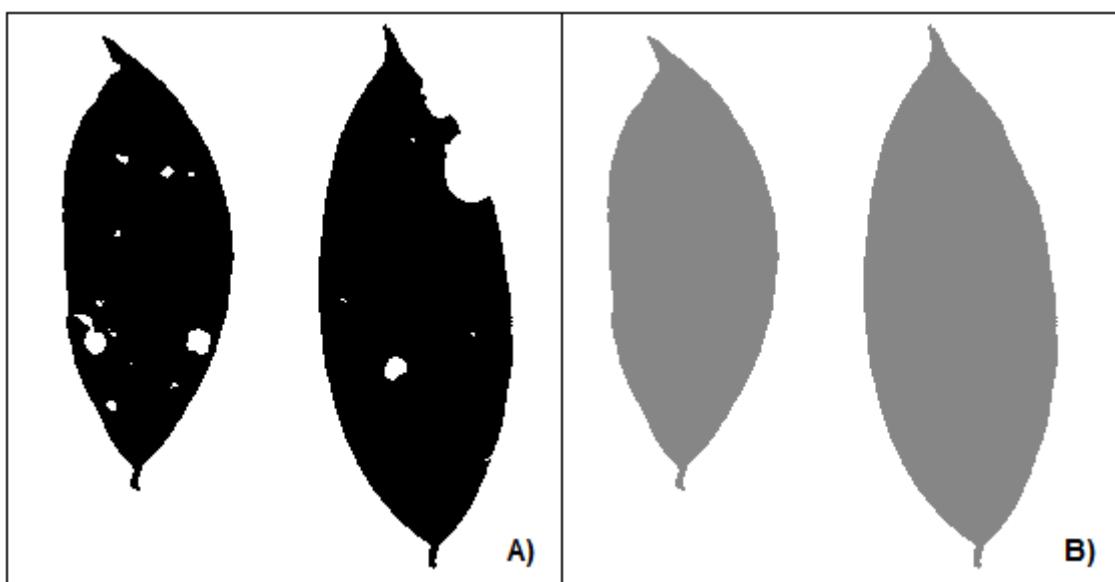


Figura 1. Folhas de *Siparuna guianensis*, no shareware ImageJ, ainda com a presença das porções consumidas pelos herbívoros (área foliar com herbivoria) (A) e, em seguida, com estas preenchidas, resultando na área foliar total (B).

Os valores da área foliar consumida pelos herbívoros foram obtidos através da subtração entre a área foliar total e a área foliar com herbivoria. Os resultados das subtrações foram divididos pela área foliar total correspondente a cada folha e multiplicados por 100, a fim de obter a porcentagem da área foliar total consumida por herbívoros. Posteriormente, cada folha foi enquadrada em uma das seis categorias de dano foliar propostas por Dirzo e Dominguez (1995).

2.3. Mensuração dos macro e micronutrientes

Dos mesmos indivíduos selecionados para mensuração da área foliar e herbivoria foram coletadas cerca de 6-7 folhas de *Siparuna guianensis* e 3-4 de *Inga sessilis*. Essas folhas foram levadas para o Laboratório de Análises de Solos (LABAS) do Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Uberlândia (UFU), onde foram lavadas seguindo a seguinte sequência: água, água com detergente biodegradável neutro 0,1%, água destilada, água com 1 ml de HCl 0,1 N e água destilada. Em seguida as folhas foram colocadas em sacos de papel (tipo pão) e postas para secar em estufa a 60°C por aproximadamente 72 horas. Posteriormente as folhas secas foram moídas em um micromoinho modelo MA048 e armazenadas em sacos de papel manteiga.

Realizou-se a digestão nitroperclórica de 0,5 g do material moído de cada amostra, e a partir dos extratos obtidos foram determinados os teores de cálcio (Ca), magnésio (Mg), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn) e zinco (Zn) por espectrofotometria de absorção atômica; de potássio (K) por fotometria de chama; de fósforo (P) por colorimetria a 420 nm; e de enxofre (S) através do método turbidimétrico. O boro (B) foi analisado após digestão de 0,25 g das amostras por via seca (calcinação em mufla a 550°C) durante 3h30, e determinado por colorimetria pelo método de Azometrina-H. Para a quantificação do nitrogênio (N), 0,2 g de cada amostra foi submetida à digestão sulfúrica, o extrato obtido foi posteriormente destilado e titulado. Todas as análises foram realizadas com base na metodologia proposta pela EMBRAPA (2009).

Os valores brutos obtidos nas análises foliares foram posteriormente inseridos no software Ceres para a geração dos laudos dos macro e micronutrientes em $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ e $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$.

2.5. Análise dos dados

Todos os dados foram, inicialmente, testados para normalidade e homogeneidade de variâncias através de análises gráficas. Posteriormente, os dados de área foliar de *Siparuna guianensis* foram transformados em log e submetidos ao teste t de Student enquanto os de *Inga sessilis* e os valores de herbivoria de ambas as espécies foram comparados entre os microambientes utilizando o teste de Mann Whitney (U). Foi aplicado também o teste t de Student para comparar os conteúdos nutricionais das folhas dos indivíduos de *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* estabelecidos nas áreas de clareira e dossel fechado, todos com nível de significância de 0,05, disponível no software Systat® 10 (SPSS Inc., USA).

3. Resultados e Discussão

A área foliar (log) de *Siparuna guianensis* e a área foliar de *Inga sessilis* (Tabela 1) não apresentaram diferenças entre os microambientes ($t = 0,853$; $gl = 178$; $p = 0,395$ e $U = 1830$; $p = 0,316$, respectivamente). Tais resultados observados talvez possam ser explicados pela própria estrutura do fragmento, cujas árvores que formam o dossel propiciavam a formação de várias frestas, por onde passava luz solar, o que parece minimizar a diferença microclimática, relativa à incidência de luz, que se esperaria encontrar entre os microambientes de clareiras naturais e dossel fechado. Isso fica evidente nos resultados encontrados para a abertura do dossel e índice de área foliar das áreas de clareira e dossel fechado (Capítulo 1), os quais não apresentaram diferenças significativas. Essa condição provavelmente é causada pelo período do ano em que os dados foram coletados, durante a estação seca, quando parte das árvores que formam o dossel se encontram sem folhas.

Apesar da quantidade e qualidade da radiação que chega ao sub-bosque nas áreas de dossel fechado serem menores que das clareiras naturais (Capítulo 1), elas parecem serem suficientes para suprir a necessidade fotossintética dos indivíduos ali estabelecidos e, assim, a adaptação do aumento da área foliar para maior captação de luz que é normalmente observada em plantas localizadas em ambientes menos iluminados não foi desenvolvida por esses indivíduos. Uma maior área foliar significaria uma maior disponibilidade de alimento para os herbívoros, portanto, nesse aspecto, não houve diferença entre os microambientes.

A taxa de herbivoria apresentou diferença entre os microambientes para *Siparuna guianensis* ($U = 4747$; $p = 0,045$) e não para *Inga sessilis* ($U = 1862$; $p = 0,395$). As estimativas da porcentagem da área foliar total consumida por herbívoros nas clareiras e nas áreas de dossel fechado para ambas as espécies encontram-se na Tabela 1.

Tabela 1. Área foliar total (valores médios) e porcentagem consumida por herbívoros (erro padrão entre parênteses) em indivíduos de *S. guianensis* e *I. sessilis* amostrados em dois microambientes de FES, Uberlândia, MG. NS = Não significativa e * = Diferença significativa com $p < 0,05$.

Espécie	Clareira		Dossel	
	Área (cm ²)	Herbivoria (%)	Área (cm ²)	Herbivoria (%)
<i>S. guianensis</i>	89,49 ($\pm 3,32$) NS	4,1 ($\pm 0,8$)*	84,06 ($\pm 2,67$) NS	2 ($\pm 0,4$)*
<i>I. sessilis</i>	138,12 ($\pm 8,36$) NS	4,88 (± 1) NS	157,34 ($\pm 10,96$) NS	4,97 ($\pm 0,6$) NS

A Figura 2 nos auxilia a melhor visualizar os resultados encontrados para a herbivoria. Ela mostra a distribuição do dano foliar dividido em categorias adotadas por Dirzo e Domínguez (1995) ao comparar as taxas de herbivoria entre uma floresta decídua e uma floresta de galeria. Enquanto as folhas de *Inga sessilis* dos diferentes microambientes são representadas de forma similar em todas as categorias de dano, quase 67% das folhas de dossel fechado de *S. guianensis* apresentam menos de 1% de sua área foliar total consumida, e nenhuma mais de 25%, refletindo a baixa porcentagem média de herbivoria nessa espécie nesse microambiente (Tabela 1). Uma possível explicação para essa diferença pode estar na qualidade nutricional dessas folhas.

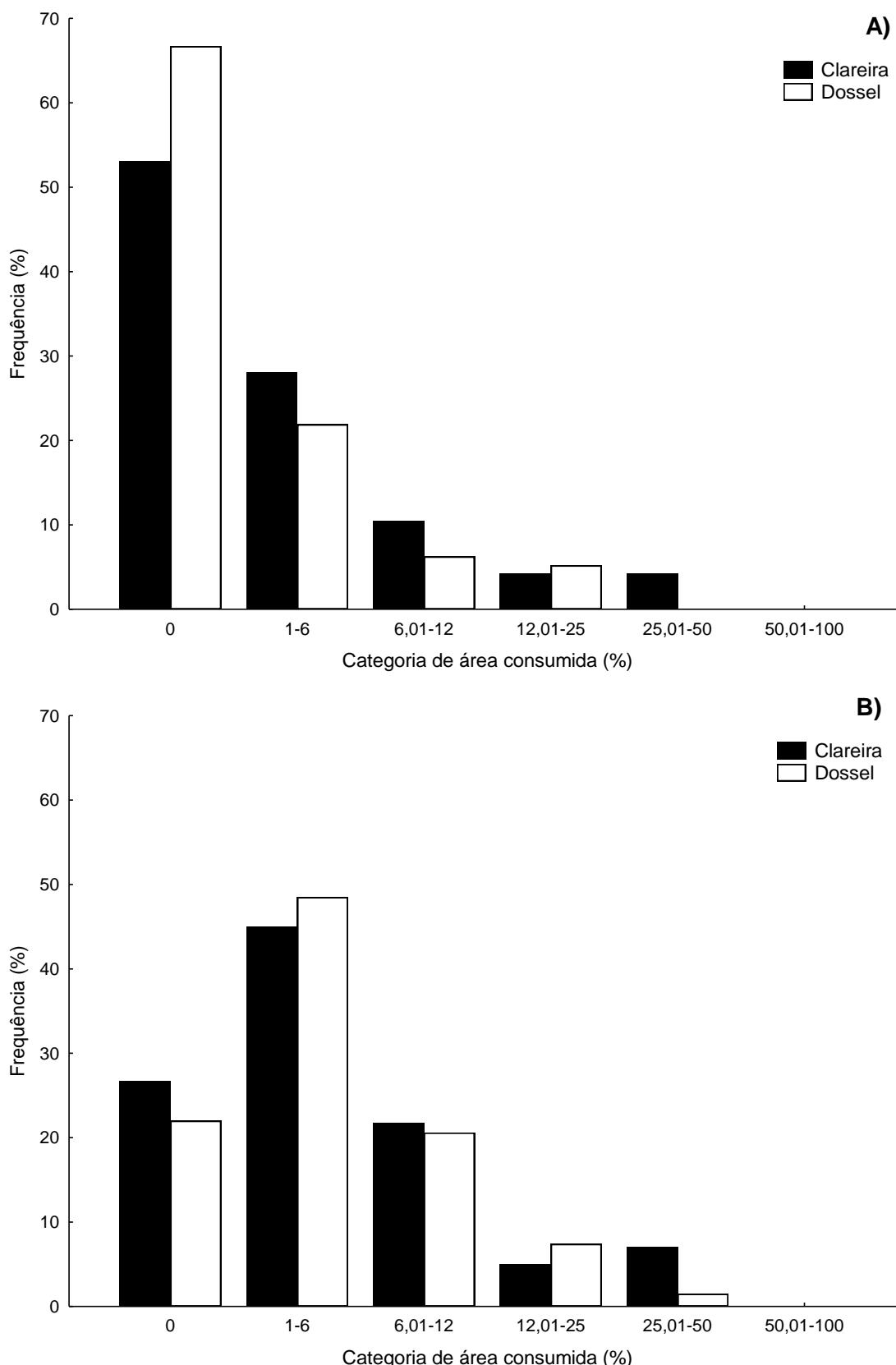


Figura 2. Distribuição de frequência dos danos em folhas de indivíduos de *Siparuna guianensis* (A) e *Inga sessilis* (B) localizados em clareiras e áreas de dossel fechado em FES, Uberlândia, MG.

Os teores médios dos nutrientes foliares encontram-se na Figura 3. Segundo Haridasan e Araújo (2005), esses dados permitem avaliar as diferenças nas concentrações de nutrientes foliares das espécies entre os diferentes microambientes e também entre as espécies no mesmo microambiente. No primeiro caso, as diferenças observadas nas concentrações foliares podem ser atribuídas diretamente às diferenças ambientais em que estes indivíduos estão estabelecidos, diferenças estas ligadas principalmente a fatores relacionados ao solo, eliminando as diferenças intraespecíficas. No segundo caso, uma comparação entre as espécies pode apontar diferenças entre as populações, quanto à adaptação e à ocorrência, densidade e distribuição das espécies nas clareiras e nas áreas sob dossel fechado. Adicionalmente, é possível constatar e compreender melhor as diferenças presentes entre os dois microambientes em relação à ciclagem de nutrientes e, consequentemente, à nutrição mineral das plantas que neles se encontram.

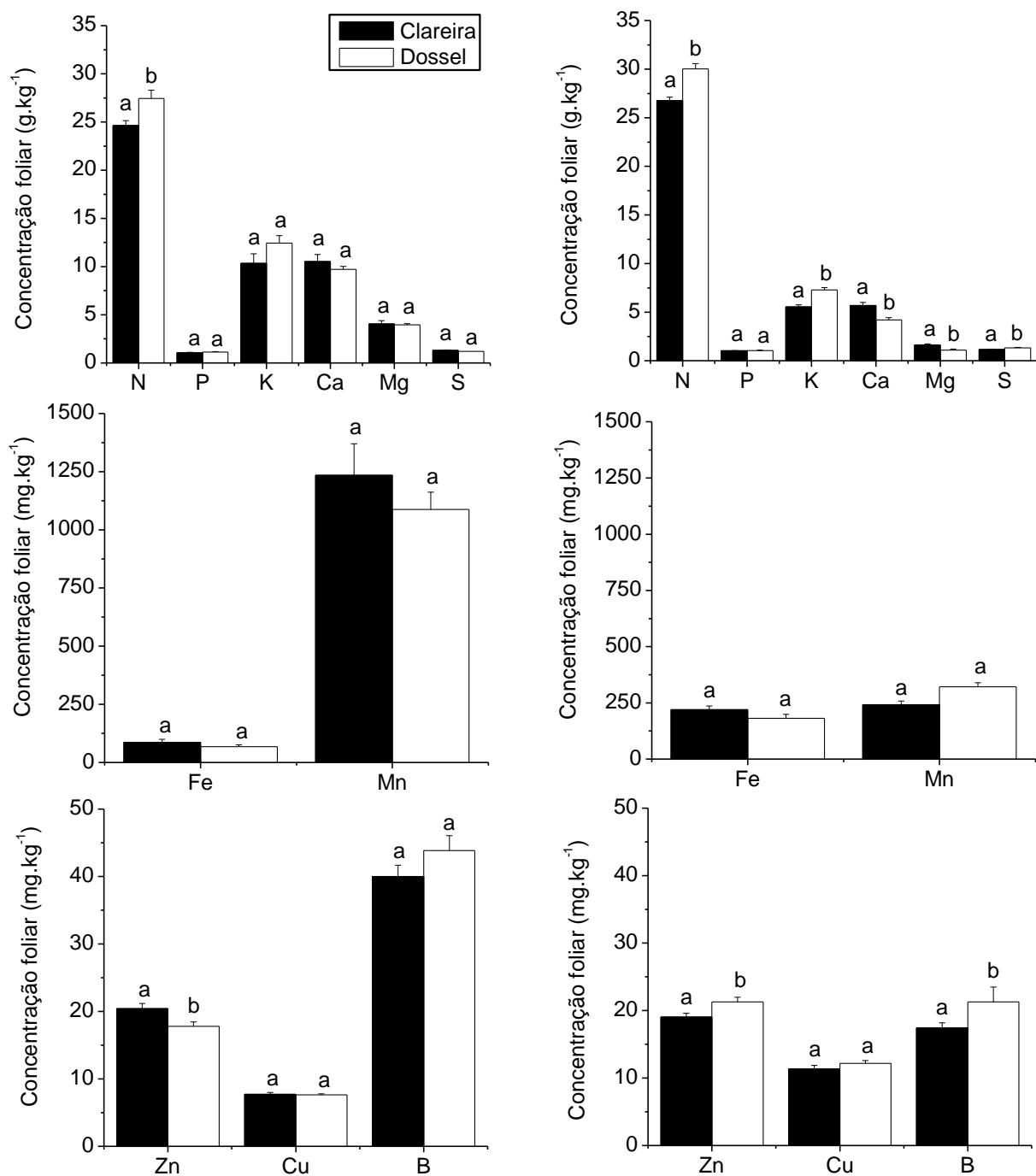


Figura 3. Concentrações foliares de nutrientes (média ± erro padrão) em indivíduos de *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) estabelecidos em áreas de clareira e sob dossel fechado em FES, Uberlândia, MG. Médias para o mesmo nutriente com mesma letra não diferem entre si pelo teste t com $p < 0,05$.

Entre os nutrientes foliares estimados, para *Siparuna guianensis* apenas o nitrogênio e o zinco apresentaram diferenças significativas entre os microambientes (Figura 3). Já para *Inga sessilis* foi encontrada diferença em sete dos 11 nutrientes analisados, sendo eles, nitrogênio, potássio, cálcio, magnésio, enxofre, zinco e boro (Figura 3). Desse modo, *I. sessilis* parece ser mais sensível às variações na disponibilidade de nutrientes entre os solo de clareira e dossel fechado, uma vez que os teores de nutrientes foliares das espécies podem refletir a disponibilidade de nutrientes e as características dos solos sobre os quais elas se encontram (Haridasan e Araújo, 1988; Haridasan, 2001).

Haridasan e Araújo (2005) determinaram a disponibilidade de nutrientes no solo e a concentração destes nas folhas de espécies nativas lenhosas na floresta semidecídua do presente estudo. Eles encontraram teores de micro e macronutrientes foliares semelhantes aos estimados para as espécies deste trabalho e que refletiram a disponibilidade de nutrientes encontrada no solo da área em questão.

Os indivíduos de *Siparuna guianensis* localizados sob dossel fechado apresentaram um maior teor de nitrogênio em suas folhas (Figura 3), logo, a maior taxa de herbivoria nas clareiras para essa espécie deve ser explicada por outros fatores que não o conteúdo nutricional de suas folhas, já que a qualidade nutricional foliar, em geral, está associada à maior disponibilidade de N e P (Aerts e Chapin, 2000; Vitousek, 2004; Cornelissen e Sti-Ling, 2006), e para este último não houve diferença significativa entre as folhas de *Siparuna* dos diferentes microambientes.

A explicação mais provável, analisando os resultados encontrados para as duas espécies, seria devido a maior densidade de indivíduos de *S. guianensis* nas clareiras (Capítulo 1), o que significa uma maior disponibilidade de alimento para os herbívoros dessa espécie, logo, um maior número de herbívoros e uma maior taxa de herbivoria nesse microambiente. Segundo o conceito da capacidade de suporte, um ambiente com maior disponibilidade de recursos é capaz de manter um maior número de indivíduos, no caso, herbívoros.

A maior disponibilidade do recurso também permite que os consumidores localizem o alimento mais facilmente (Gurevitch et al., 2006; Ricklefs, 2010). Deste modo, o tempo, e consequentemente o gasto energético, despendido pelos herbívoros de *S. guianensis* em sua busca é reduzido nas áreas de clareira, minimizando o custo para obtenção do recurso e maximizando, portanto, a quantidade de energia ganha, corroborando a teoria do forrageamento ótimo. Assim, a probabilidade de uma planta ser herbivorada pode ser maior quando esta se encontra próxima a um indivíduo já atacado (Karban et al., 2003; Rousset e Leport, 2003).

A hipótese da disponibilidade de recurso (Coley et al., 1985) seria menos possível, uma vez que teríamos que ter encontrado uma maior taxa de herbivoria também nos indivíduos de *I. sessilis* estabelecidos em áreas de clareira, já que as folhas analisadas de ambas as espécies foram coletadas de indivíduos localizados nas mesmas áreas, e que estão, assim, sob as mesmas condições ambientais.

Como visto na Figura 3, os teores médios de nutrientes presentes nas folhas de *S. guianensis* e *I. sessilis* não seguiram um padrão entre os microambientes. Alguns nutrientes estiveram presentes em maior concentração nas folhas de indivíduos de clareiras e outros nas folhas de indivíduos localizados nas áreas sob dossel fechado e ainda há aqueles que não diferiram entre os microambientes. Esses dados refletem a heterogeneidade existente entre os dois microambientes e entre as espécies estudadas com relação à concentração de nutrientes foliares destas, uma vez que elas, estando localizadas nas mesmas áreas, apresentaram diferenças na concentração de um mesmo nutriente. A produção de serrapilheira, que alimenta as camadas superficiais do solo, mais acessíveis as plantas em ínicio de crescimento, é menor nas áreas de clareira, uma vez que o número de árvores adultas (área basal) é menor nesses microambientes (Capítulo 1). Talvez, por esse motivo, a maioria dos nutrientes mensurados foi encontrada em maior concentração nas folhas de indivíduos estabelecidos nas áreas de dossel fechado.

4. Conclusões

Os indivíduos de *Siparuna guianensis* estabelecidos nas clareiras apresentaram uma maior taxa de herbivoria, enquanto, para *Inga sessilis* não foi observada diferença entre os microambientes. Estes resultados não puderam ser explicados pela qualidade nutricional das folhas dessas espécies, uma vez que esta está associada à maior disponibilidade de N e P, tendo em vista que foi encontrada uma maior concentração de N nas folhas dos indivíduos de *Siparuna* estabelecidos no dossel fechado, enquanto para o P não houve diferença entre os microambientes.

Além da qualidade, a disponibilidade de recursos é outro fator que também influencia as taxas de herbivoria. A área foliar de *S. guianensis* e *I. sessilis* não diferiu entre os microambientes, provavelmente, devido à estrutura do fragmento, cujo dossel apresentava várias frestas por onde passava luz solar, minimizando as diferenças entre os microambientes. Uma maior área foliar significaria uma maior disponibilidade de alimento para os herbívoros, entretanto, neste aspecto, não foi observada diferença entre clareira e dossel fechado. Porém, foi observada uma maior densidade de indivíduos de *S. guianensis* nas clareiras (Capítulo 1), o que pode justificar a maior taxa de herbivoria nesta espécie nestas áreas.

A maior disponibilidade de recursos é capaz de manter um maior número de indivíduos, no caso, herbívoros. Além disso, permite que os consumidores localizem o alimento mais facilmente, reduzindo, deste modo, o tempo de busca, minimizando o gasto energético despendido para obtenção do recurso e maximizando, portanto, a quantidade de energia ganha. Estes são preceitos do conceito da capacidade de suporte do ambiente e da teoria do forrageamento ótimo, respectivamente, que subsidiam os resultados aqui encontrados.

Por fim, a variação nos teores de nutrientes encontrados nas folhas de *S. guianensis* e *I. sessilis* refletiram a heterogeneidade existente na disponibilidade de nutrientes e de serrapilheira nas áreas de clareira e dossel fechado, e entre as espécies estudadas quanto a concentração de nutrientes foliar destas. *I. sessilis* respondeu de forma mais abrangente às variações na disponibilidade de nutrientes nos dois microambientes, demonstrando uma maior plasticidade, com

a concentração de sete dos 11 nutrientes medidos diferindo entre as folhas dos indivíduos de clareira e dossel fechado contra apenas os teores de N e Zn diferindo entre as folhas de *Siparuna guianensis* dos diferentes microambientes.

5. Referências bibliográficas

- Aerts, R.E., Chapin, F.S., 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: re-evaluation of processes and patterns. In: Filter, A.H., Raffaelli, D.G. (Eds.). *Advances in Ecological Research*. San Diego: Academic Press. p.1-67.
- Basset, Y., 1991. The spatial distribution of herbivory, mines and galls within an Australian rain forest tree. *Biotropica* 23: 271-281.
- Bonser, S.P., Reader, R.J., 1995. Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology* 76: 2176-2183.
- Brack, P., Grings, M., Kinupp, V., Lisboa, G., Barros, I., 2011. Espécies arbóreas de uso estratégico para agricultura familiar. Disponível em: <<http://www.ufrrgs.br/viveiroscomunitarios/publicacoes/ESPECIES%20ARBOREA%20DE%20USO%20ESTRATEGICO%20PARA%20AGRICULTURA%20FAMILIAR%20.pdf>> Acesso em: 1 de abril de 2015.
- Braker, E., Chazdon, R.L., 1993. Ecological, behavioural and nutritional factors influencing use of palms as host plants by a neotropical forest grasshopper. *Journal of Tropical Ecology* 9: 183-195
- Coley, P.D., 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Coley, P.D., Barone, J.A., 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S., 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standarised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornelissen, T.G., Stiling, P., 2006. Does low nutritional quality act as a plant defence? An experimental test of the slow-growth, high-mortality hypothesis. *Ecological Entomology* 31: 32-40.
- Dalling, J.W., Hubbell, S.P., 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.
- Denslow, J.S., 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Denslow, J.S., Hartshorn, G.S., 1994. Treefall Gap Environments and Forest Dynamic Process. In: McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespenheide, H.A., Hartshorn, G.S. (Eds.). *LA SELVA – Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago: The University of Chicago Press. p.120-128.

- Dirzo, R., Domínguez, C.A., 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. In: Bullock, S.H., Money, A.H., Medina, E. (Eds.). Seasonally dry tropical forests. New York: Cambridge University Press. p.304-325.
- EMBRAPA, 2009. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. Brasília: Embrapa informações tecnológicas. 627p.
- Emlen, J.M., 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist* 100: 611-617.
- Griffiths, D., 1975. Prey availability and food of predators. *Ecology* 56: 1209-1214.
- Gurevitch, J., Scheiner, S., Fox., J., 2006. The ecology of plants. Massachusetts: Sinauer Associates Incorporation. 518p.
- Haridasan, M., 2001. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil. In: McClain, M.E., Victoria, R.L., Richey, J.E., (Eds.). Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world. New York: Oxford University Press. p.68-83.
- Haridasan, M., Araújo, G.M., 1988. Aluminium-accumulating species in two forest communities in the cerrado region of central Brazil. *Forest Ecology and Management* 24: 15-26.
- Haridasan, M., Araújo, G.M., 2005. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 295-303.
- Harrison, S., 1987. Treefall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical forest shrub. *Oecologia* 72: 65-68.
- Herrera, M.C., Pellmyr, O. 2002. Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science Ltd. 328p.
- Huberty A.F., Denno R.F., 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85: 1383–1398.
- IBGE, 2012. Classificação da vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE – Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 124p.
- Karban, R., Maron, J., Felton, G.W., Ervin, G., Eichenseer, H., 2003. Herbivore damage to sagebrush induces resistance in wild tobacco: evidence for eavesdropping between plants. *Oikos* 100: 325-330.
- Lawton, J.H., 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-29.
- Lewinsohn, T.M., Freitas, A.V.L., Prado, P.I., 2005. Conservação de Invertebrados terrestres e seus habitats no Brasil. *Megadiversidade* 1: 62-69.
- Lowman, M. D., 1992. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain Forest canopy trees. *Journal of Ecology* 80: 433-447.

- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- Martínez-Ramos, M., 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Peñaloza, C., Farji-Brener, A.G., 2003. The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *Journal of Tropical Ecology* 19: 603-605.
- Prather C.M. et al., 2013. Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews* 88: 327–348.
- Rickfles, R.E., 2010. A economia da natureza. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 546p.
- Ritchie, M.E., 2000. Nitrogen limitation and trophic vs abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology* 81: 1601–1612.
- Rother, D.C., 2007. Disponibilidade de luz e herbivoria em *Henriettea* sp. (Melastomataceae) na Amazônia Central. Disponível em: <http://pdbff.inpa.gov.br/cursos/efa/livro/2007/pdf/km41/final_debora.pdf> Acesso em: 23 de abril de 2015.
- Rousset, O., Leport, J., 2003. Neighbourhood effects on the risk of an unpalatable plant being grazed. *Plant Ecology* 165: 197-206.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9: 671-675.
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist* 152: 738-750.
- SPSS Advanced Models. Chicago: SPSS Inc.
- Vitousek, P.M., 2004. Nutrient Cycling and Limitation: Hawai'i as a Model System. Princeton: Princeton University Press. 223p.
- Weisser W.W., Siemann, E., 2004. The various effects of insects on ecosystem functioning. In: Weisser, W.W., Siemann, E. (Eds). *Insects and Ecosystem Function*. Ecological Studies Series. Berlin: Springer Verlag. p.3-24
- White, T.C.R., 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 90-105.

CAPÍTULO 3

**RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS DE *SIPARUNA GUIANENSIS* AUBLET. E
INGA SESSILIS (VELL.) MART EM DISTINTAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS
EM FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

Uberlândia, MG

Fevereiro – 2015

Resumo

A luz é um recurso crítico para as plantas, que pode, quando em níveis muito baixos ou muito altos limitar a produtividade destes organismos. A radiação, em uma floresta, varia no espaço e no tempo e as propriedades fotossintéticas das folhas fornecem informações importantes sobre as adaptações das plantas a esses diferentes ambientes luminosos. Altos níveis de radiação acompanhados com uma baixa disponibilidade de água podem ser prejudiciais para as plantas, podendo até mesmo danificar o aparato fotossintético destas. Neste capítulo foram medidas, ao longo do dia, as taxas de fluorescência da clorofila e as trocas gasosas de folhas de 24 indivíduos de *Siparuna guianensis* e 24 de *Inga sessilis* na estação seca. Os mesmos foram selecionados em três clareiras e três áreas de dossel fechado, sendo mensurados 4 indivíduos de cada espécie em cada área selecionada. As medidas foram realizadas utilizando um medidor de fluorescência modulada (Mini-PAM) e um analisador de gás infravermelho (IRGA). Além disso, foram estimadas as concentrações de clorofila *a* e *b* nas folhas dos indivíduos com o auxílio de um medidor de clorofila Falker. As espécies apresentaram menor rendimento quântico potencial (F_v/F_m) e efetivo ($\Delta F/F_m'$), e maior taxa de transporte de elétrons (TTE) nas clareiras, devido aos maiores níveis de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) nessas áreas. Esses resultados demonstram a alta adaptação e a regulação fotossintética de *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* às condições ambientais predominantes. Além disso, os indivíduos estabelecidos nas áreas de clareira apresentaram um melhor rendimento fotossintético, maior eficiência de carboxilação (A/c_i) e maior eficiência no uso da água (A/E). Isto se deve, provavelmente, a própria ecologia das espécies, que são secundárias iniciais e, portanto, favoráveis ao estabelecimento em clareiras naturais. Os teores de clorofila *a* e *b*, nas folhas de ambas as espécies, não diferiram entre os microambientes, provavelmente em razão dos altos níveis de RFA registrados também nas áreas de dossel fechado durante a estação seca.

Palavras-chave: Fotossíntese, fotoinibição, ambientes de luz.

Abstract

The light is a critical resource for plants, which in very high or low levels can limit the productivity of these organisms. The radiation in a forest varies in space and time and the photosynthetic properties of leaves provide important information on plants adaptations to these distinct light environments. High radiation rates followed by low water availability can be harmful to plants development and even damage their photosynthetic apparatus. In this chapter, we measured throughout the day, the fluorescence rates of chlorophyll and gas exchange in leaves of 24 *Siparuna guianensis* and 24 *Inga sessilis* individuals during the dry season. The individuals were selected in three canopy gaps and in three closed canopy areas. Four individuals of each species were measured in each area. The measures were taken by using a modulated fluorometer measuring (Mini-PAM) and an infrared gas analyzer (IRGA). Furthermore, we estimate the concentration of chlorophyll *a* and *b* in the leaves of individuals by using a Falker chlorophyll measuring. The species showed a lower potential (F_v/F_m) and effective ($\Delta F/F_m'$) quantum yield, and a higher electron transport rate (ETR) in gaps, due to a higher level of photosynthetically active radiation (PAR) in these areas. These results point out the high adaptation and photosynthetic regulation of *Siparuna guianensis* and *Inga sessilis* to the prevailing environmental conditions. In addition, the individuals established in gap areas show a better photosynthetic yield, a higher carboxylation efficiency (A/ci) and a higher water use efficiency (A/E). It is probably due to species ecology, which are early successional species therefore, prone to establish in natural canopy gap areas. The levels of chlorophyll *a* and *b* in the leaves of both species did not differ between the microenvironments, probably due to the high PAR also recorded in the closed canopy areas during the dry season.

Keywords: Photosynthesis, Photoinhibition, Light environments.

1. Introdução

As florestas tropicais exibem contrastes espaciais em temperatura, umidade e quantidade e qualidade de radiação, que se formam tanto horizontalmente, ao longo do contínuo entre clareira e sub-bosque, como verticalmente, desde o chão da floresta até a copa das árvores (Chazdon et al., 1996). Esta heterogeneidade opera também em escalas temporais (Lee, 1987).

Mudanças diárias na radiação incidente nas clareiras estão relacionadas à posição do sol, à altura do dossel e ao padrão de cobertura de nuvens (Lee, 1987), enquanto que no sub-bosque as alterações são devidas a fachos de luz de alta densidade que pontuam o chão da floresta em um curto espaço de tempo, denominados *sunflecks* (Chazdon, 1988; Chazdon et al., 1996).

A ocorrência de um *sunflecks* depende de diferentes fatores que atuam, muitas vezes, de forma integrada: a coincidência do percurso solar com uma abertura de dossel, a ocorrência de nuvens que encobrem ou revelam o sol, e o movimento induzido pelo vento nas folhagens e galhos da copa das árvores do dossel ou das próprias plantas de sub-bosque (Chazdon e Pearcy, 1991).

Dependendo do tamanho da abertura e da profundidade do dossel da floresta esses fachos de luz podem ser extremamente localizados, por vezes iluminando apenas uma pequena área da superfície de uma única folha (Chazdon, 1988; Pearcy, 1987). Quando as aberturas do dossel são bastante grandes, como no caso de florestas xéricas abertas ou clareiras causadas pela queda de ramos ou árvores em florestas mistas, grandes manchas, de até dezenas de metros quadrados, de sub-bosque podem ser iluminadas por um único *sunfleck*, ou, na terminologia de Smith et al. (1989), um *sunpatch*. Assim, plantas que habitam estes distintos mosaicos de luz apresentam um conjunto de características fisiológicas que as tornam aptas a sobreviverem nesses ambientes (Chazdon et al., 1996).

Os altos níveis de radiação solar destacam-se entre os fatores que limitam a produtividade das plantas. O aumento excessivo da luz acima da capacidade de utilização pelas plantas pode induzir a fotoinibição da fotossíntese (Barber e Anderson, 1992; Taiz e Zeiger, 2012), uma condição de

estresse que pode resultar em danos significativos em plantas não aclimatadas (Long et al., 1994). A alta intensidade de luz pode, em condições aeróbicas, catalisar a geração de espécies reativas de oxigênio, altamente danosas à integridade e funcionalidade celular (Barber e Andersson, 1992; Oliveira et al., 2002). Uma forma eficiente de monitorar danos fotooxidativos tem sido o uso de medidas da fluorescência da clorofila *a* associada ao fotossistema 2 (PS2) (Baker, 1993; Newton e McBeath, 1996; Rosenqvist e Einhorn, 2004; Azevedo e Marenco, 2012), que é um indicador muito sensível de estresse em plantas (Ball et al., 1994).

Altos níveis de radiação combinados com uma baixa disponibilidade de água no solo pode causar uma significativa redução na eficiência fotossintética. O déficit hídrico diminui a condutância estomática e aumenta a resistência difusiva ao vapor d'água, mediante o fechamento dos estômatos, reduzindo a transpiração e, em consequência, a concentração intercelular de CO₂, gerando decréscimos na assimilação do CO₂ e no rendimento quântico do PS2 (Baker, 1993).

De acordo com Baker (1993), plantas sujeitas a estresse hídrico moderado não apresentam decréscimo na atividade potencial do PS2. Entretanto, sob estresse hídrico severo, além das restrições estomáticas no suprimento de CO₂, as plantas frequentemente apresentam um marcante efeito fotoinibitório, podendo ocorrer danos nos centros de reação desse fotossistema (Angelopoulos et al., 1996).

Tendo em vista tais considerações, o presente estudo objetivou (a) analisar as variações diurnas nos parâmetros de fluorescência da clorofila e nas trocas gasosas de *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* em dois microambientes, clareira e dossel fechado, durante a estação seca e (b) avaliar e comparar a razão entre clorofila *a* e *b* presente nas folhas de *S. guianensis* e *I. sessilis* entre os diferentes microambientes de um remanescente de FES em Uberlândia, MG.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido na Fazenda do Glória (18°57' S e 48°12' W), localizada na região de Uberlândia, a sudoeste do Estado de Minas Gerais e sudeste do Brasil. A vegetação desta área é classificada como Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012). A área estudada foi descrita em detalhe no Capítulo 1.

2.2. Seleção das áreas e indivíduos

Foram selecionadas três clareiras e três áreas de dossel fechado respectivas a cada clareira (denominados Clareira 1, 2 e 3; e Dossel 1, 2 e 3). As áreas de dossel fechado estavam localizadas nas proximidades da clareira correspondente e foram estabelecidas da seguinte forma: caminhando para um dos lados da clareira a área mais próxima encontrada que apresentasse, a sua volta, o dossel mais contínuo. As seleções das áreas foram feitas dessa maneira para possibilitar o uso dos aparelhos utilizados para as medidas fotossintéticas, que são de difícil transporte.

Em cada área foram escolhidos quatro indivíduos, com cerca de 1,5m de altura, de cada espécie, *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis*, que foram marcados e numerados.

2.3. Mensuração das variáveis ambientais

No decorrer do dia, em intervalos de aproximadamente duas horas, foi feita a leitura da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) em três pontos de cada área, próximos aos indivíduos selecionados. Foram tomados 10 valores de RFA em cada ponto utilizando um sensor quântico LICOR – LI190. Mediu-se também, nos mesmos horários, a temperatura e a umidade relativa do ar posicionando um termo-higrômetro digital 7663 – Incoterm no centro das áreas de clareira e em um ponto equidistante dos indivíduos escolhidos nas áreas de dossel fechado.

2.4. Medidas de fluorescência da clorofila e trocas gasosas

As medidas do rendimento quântico potencial (F_v/F_m) do fotossistema 2 (PS2) foram obtidas utilizando um medidor de fluorescência modulada (Mini-PAM, *Heinz Walz*, Effeltrich, Germany). A máxima fluorescência (F_m) e a fluorescência inicial (F_0), foram determinadas após 30 minutos de adaptação das folhas ao escuro para compor os dados da razão $(F_m - F_0)/F_m = F_v/F_m$. Normalmente, valores inferiores a 0,8, dependendo da espécie, é indicativo de fotoinibição do aparato fotossintético (Krause et al., 2001).

O rendimento quântico efetivo do PS2 foi determinado conforme Genty et al. (1989) como $(F_m' - F)/F_m' = \Delta F/F_m'$, onde F_m' é a máxima fluorescência e F a fluorescência da clorofila no estado adaptado à luz. A taxa de transporte de elétrons (TTE) foi calculada através da equação: $TTE = (\Delta F/F_m') \cdot 0,5 \cdot 0,84 \cdot RFA$, onde 0,5 é um fator de multiplicação que assume que o transporte de um único elétron requer a absorção de 2 quanta e 0,84 é o fator de absorbância de fôtons na superfície da folha para comprimentos de onda na faixa de 400-700 nm (RFA) (White e Critchley, 1999).

As medidas de trocas gasosas foram realizadas utilizando um analisador de gás infravermelho (IRGA LCPro-SD, *Analytical Development Co.*, Hoddesdon, UK). Esse aparelho apresenta uma câmara transparente que envolve o tecido fotossinteticamente ativo. O ar entra na câmara a uma taxa de fluxo contínua e específica. A folha muda a concentração de CO_2 e H_2O dentro da câmara. Através da diferença da concentração de CO_2 e H_2O entre o ar que entra e o ar oriundo da câmara foliar foram determinadas a taxa assimilatória líquida de carbono (A), a taxa de transpiração (E), a condutância estomática (g_s), e a concentração de carbono subestomática (C_i). A partir desses dados foram calculadas a eficiência instantânea do uso da água (A/E) e a eficiência de carboxilação (A/C_i). Cada medida foi tomada após a estabilização das leituras de CO_2 , usualmente após 2 minutos.

As medições foram feitas em uma folha de cada indivíduo selecionado, com o Mini-PAM foi realizada uma medida por folha durante os dias 02 e 10 de julho e 07 de agosto, e com o IRGA, três, nos dias 03 e 24 de julho e 14 de agosto. Elas foram obtidas ao longo de cada dia, em intervalos de

aproximadamente duas horas e meia, entre as 08h00 e 16h00, totalizando quatro medidas por aparelho por área. Tais medidas foram efetuadas em folhas saudáveis e maduras, totalmente expandidas, dispostas em posições semelhantes em relação à planta e à incidência de radiação solar.

2.5. Mensuração da clorofila a/b

Foram avaliadas os teores de clorofila a e b nos indivíduos selecionados utilizando o clorofilômetro clorofiLOG (CFL1030, *Falker*, Porto Alegre, Brasil). Para cada indivíduo foi selecionada uma folha totalmente desenvolvida, na qual foram realizadas 3 medidas, constituindo um total de 12 repetições por espécie por área. Os clorofilômetros são instrumentos que fornecem, de forma indireta e não destrutiva, os teores de clorofila, baseando-se nas propriedades ópticas das folhas (Argenta et al., 2001). O clorofiLOG possui fotodiodos emissores em três comprimentos de onda, sendo dois nas regiões de atividade das clorofilas e o outro no infravermelho (Junior et al., 2012).

As plantas utilizam a RFA, que está compreendida entre 400 e 700 nm, a chamada luz visível. As clorofilas *a* e *b* apresentam picos de absorção de luz diferentes, os comprimentos de onda onde a absorção é máxima para esses pigmentos são de 420 e 660 nm e de 435 e 643 nm, respectivamente (Taiz e Zeiger, 2012).

A partir desses dados, o clorofiLOG fornece valores chamados Índice de Clorofila *Falker* (ICF), proporcionais à absorbância das clorofilas. Todas as medidas foram realizadas no período seco, durante os meses de julho e agosto de 2014.

2.6. Análise dos dados

Foram obtidas as médias e erros padrão dos dados de RFA, temperatura e umidade das 6 áreas selecionadas. O mesmo foi feito com os dados fornecidos pelos aparelhos Mini-PAM e IRGA e elaboradas curvas do curso diário da atividade fotossintética de *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* em cada área.

Foi calculada a razão entre as clorofitas *a* e *b* presente nas folhas de *S. guianensis* e *I. sessilis* nos diferentes microambientes. Esses dados foram testados para a normalidade e homogeneidade de variância através de análises gráficas, e, em seguida, foram submetidos a testes de comparação de médias (teste *t* de *student*) a 0,05 de significância.

3. Resultados e Discussão

Os valores de RFA, temperatura e umidade do ar registrados ao longo do dia descrevem as áreas de clareira e dossel fechado selecionadas e nos auxiliam na interpretação das curvas da atividade fotossintética de *S. guianensis* e *I. sessilis* nesses microambientes. Esses fatores são bastante influenciados pela hora do dia, a localização das áreas selecionadas dentro do fragmento e pelas características físicas e estruturais destas, além das condições climáticas dos dias em que tais medidas foram tomadas. Os valores de RFA registrados foram maiores nas clareiras, já a temperatura e a umidade do ar variaram entre os microambientes (Tabela 1). Cabe ressaltar que as estimativas encontradas para essas variáveis refletem também a época do ano em que elas foram medidas, durante a estação seca. Por se tratar de uma FES, e parte das árvores estarem desfolhadas, havia frestas no dossel que permitiam uma maior entrada de luz no sub-bosque, o que diminuiu as diferenças ambientais que esperavam ser encontradas entre as áreas de clareira e dossel fechado.

Tabela 1. Valor diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura (T) e umidade do ar em três áreas de clareira e dossel fechado em FES, Uberlândia, MG. Medidas foram realizadas em 02 de julho (Clareira e Dossel 1), 10 de julho (Clareira e Dossel 2) e 07 de agosto (Clareira e Dossel 3) de 2014.

Área	Variável	08:00-09:00	10:00-11:00	12:00-13:00	14:00-15:00
Clareira 1	RFA	10,81±0,14	44,03±7,64	34,21±2,8	168,27±28,96
	T (°C)	16,6	23,7	26,6	27,6
	Umidade (%)	46	46	32	26
Dossel 1	RFA	5,68±0,11	53,65±10,5	12,92±0,35	14,29±1,13
	T (°C)	18,4	24,6	26,9	27,5
	Umidade (%)	51	38	36	40
Clareira 2	RFA	39,54±1,36	122,33±2,04	87,31±5,02	73,97±1,96
	T (°C)	16,6	21	23,8	23,7
	Umidade (%)	44	50	41	39
Dossel 2	RFA	12,64±0,08	24,04±0,39	20,72±0,37	25,45±0,4
	T (°C)	15,5	20,4	23,3	23,2
	Umidade (%)	51	49	42	42
Clareira 3	RFA	20,22±0,47	86,62±14,54	218,83±44,35	74,61±4,08
	T (°C)	17,9	24,3	28,4	29,4
	Umidade (%)	41	45	25	22
Dossel 3	RFA	10,2±0,26	21,06±0,99	37,26±6,63	40,34±0,7
	T (°C)	17,8	24,8	28	28
	Umidade (%)	47	44	25	25

Os indivíduos, de ambas as espécies, crescendo nas maiores irradiações, ou seja, nas áreas de clareira, apresentaram as menores razões de Fv/Fm, com exceção das plantas de *I. sessilis* da Clareira e Dossel 2 (Figura 1). Foram registrados valores menores que 0,8 tanto para *S. guianensis* quanto para *I. sessilis*, em ambos os microambientes (clareira e dossel fechado), caracterizando, portanto, a ocorrência de fotoinibição. Entretanto, trata-se de uma foto-inibição dinâmica, já que esses valores foram registrados apenas em alguns horários das medições, apresentando, ambas as espécies em todas as áreas também valores médios de Fv/Fm iguais ou maiores a 0,8 ao longo do dia (Figura 1).

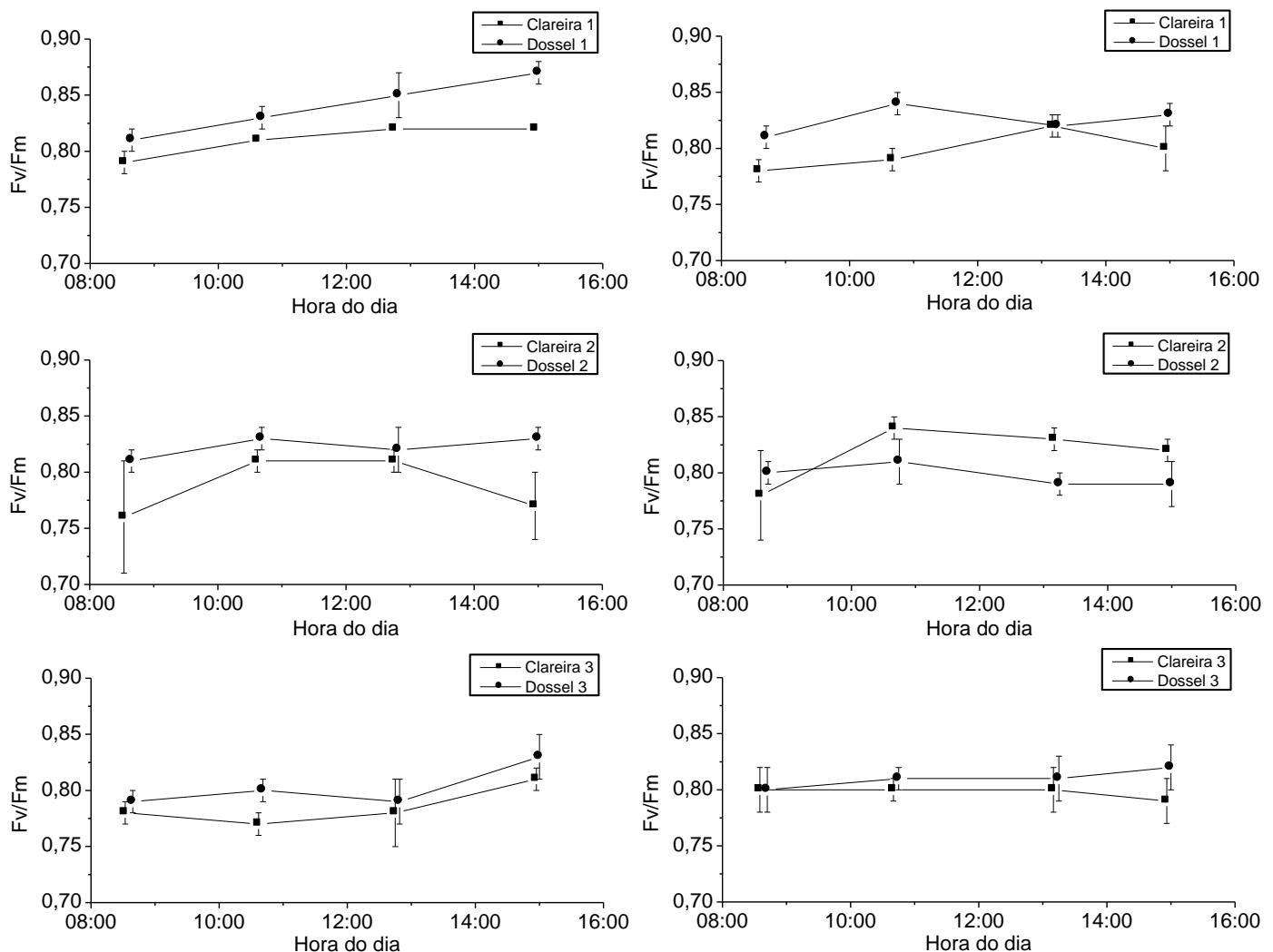


Figura 1. Mudanças diárias no rendimento quântico potencial (Fv/Fm) de *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita), durante estação seca, em três áreas de clareiras naturais e dossel fechado em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

A fotoinibição dinâmica é considerada como a capacidade das plantas de se ajustarem fotossinteticamente às condições ambientes prevalecentes, e não implica em danos ao aparato fotossintético (Hurner et al., 1996). Ela é causada pelo desvio da energia luminosa absorvida para a dissipação de calor, causando um decréscimo passageiro na eficiência quântica sem alterar a taxa fotossintética máxima (Taiz e Zeiger, 2012). Já a fotoinibição crônica, tem duração relativamente longa, persistindo por semanas ou meses, e está associada ao dano do centro de reação do PS2, diminuindo a eficiência quântica e a taxa fotossintética máxima (Taiz e Zeiger, 2012).

Foi observada uma relação negativa entre o rendimento quântico efetivo ($\Delta F/Fm'$) dos indivíduos selecionados e a RFA que incidia sobre o plano da folha destes. Apresentando, portanto, de modo geral, as plantas localizadas nas clareiras, um menor $\Delta F/Fm'$. Algumas exceções foram observadas, em razão da variação na RFA causadas por *sunflecks* nas áreas de dossel fechado, o que aumentou as estimativas de RFA e diminui os valores de $\Delta F/Fm'$ para esse microambiente em determinados horários em algumas das áreas selecionadas, como no caso de *Siparuna guianensis* no Dossel 3 (Figura 4) e um dos horários de medição em todas as áreas de dossel para *Inga sessilis* (Figuras 2, 3 e 4).

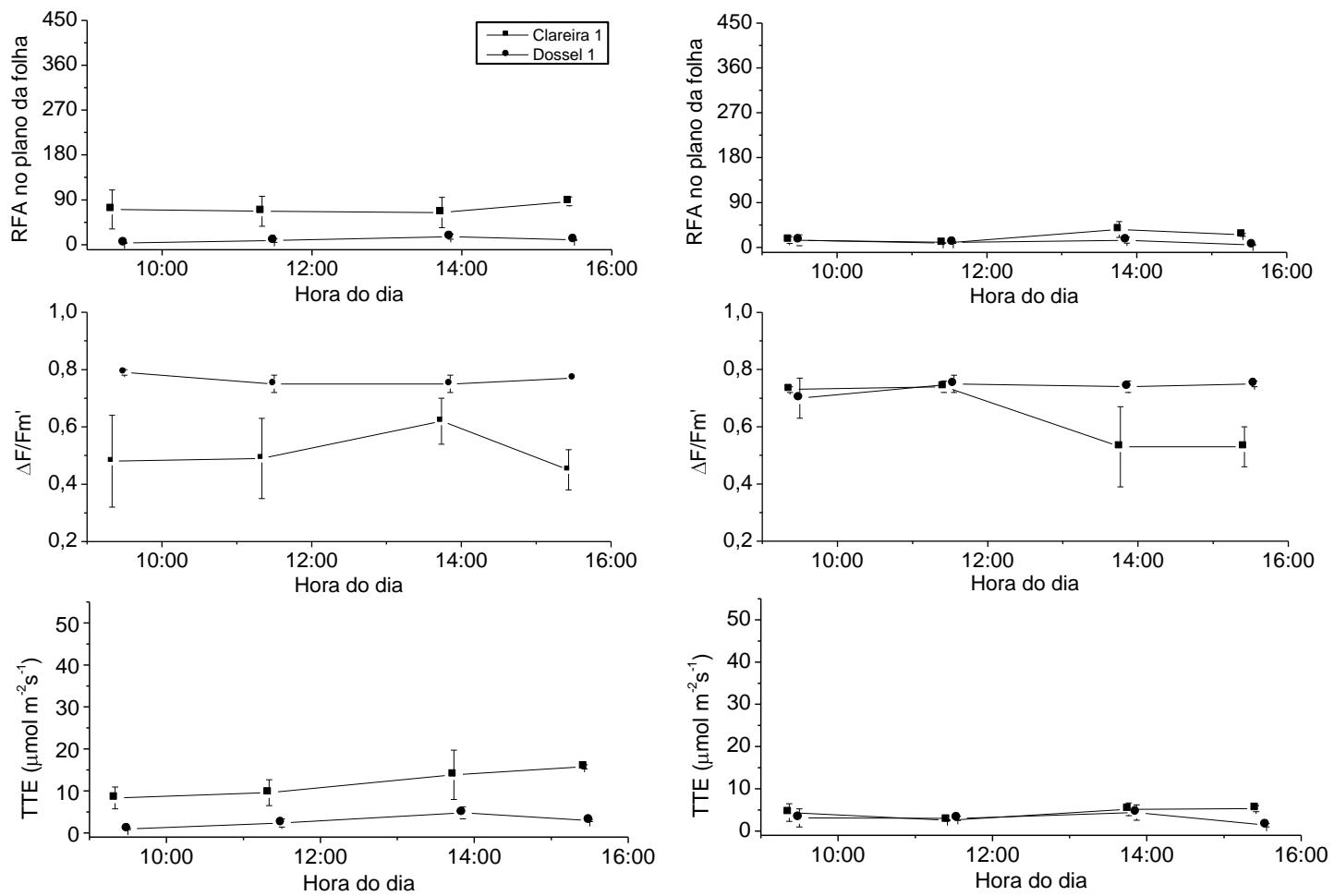


Figura 2. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, rendimento quântico efetivo do PS2 ($\Delta F/F_m'$), e taxa de transporte de elétrons (TTE) para *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 1, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

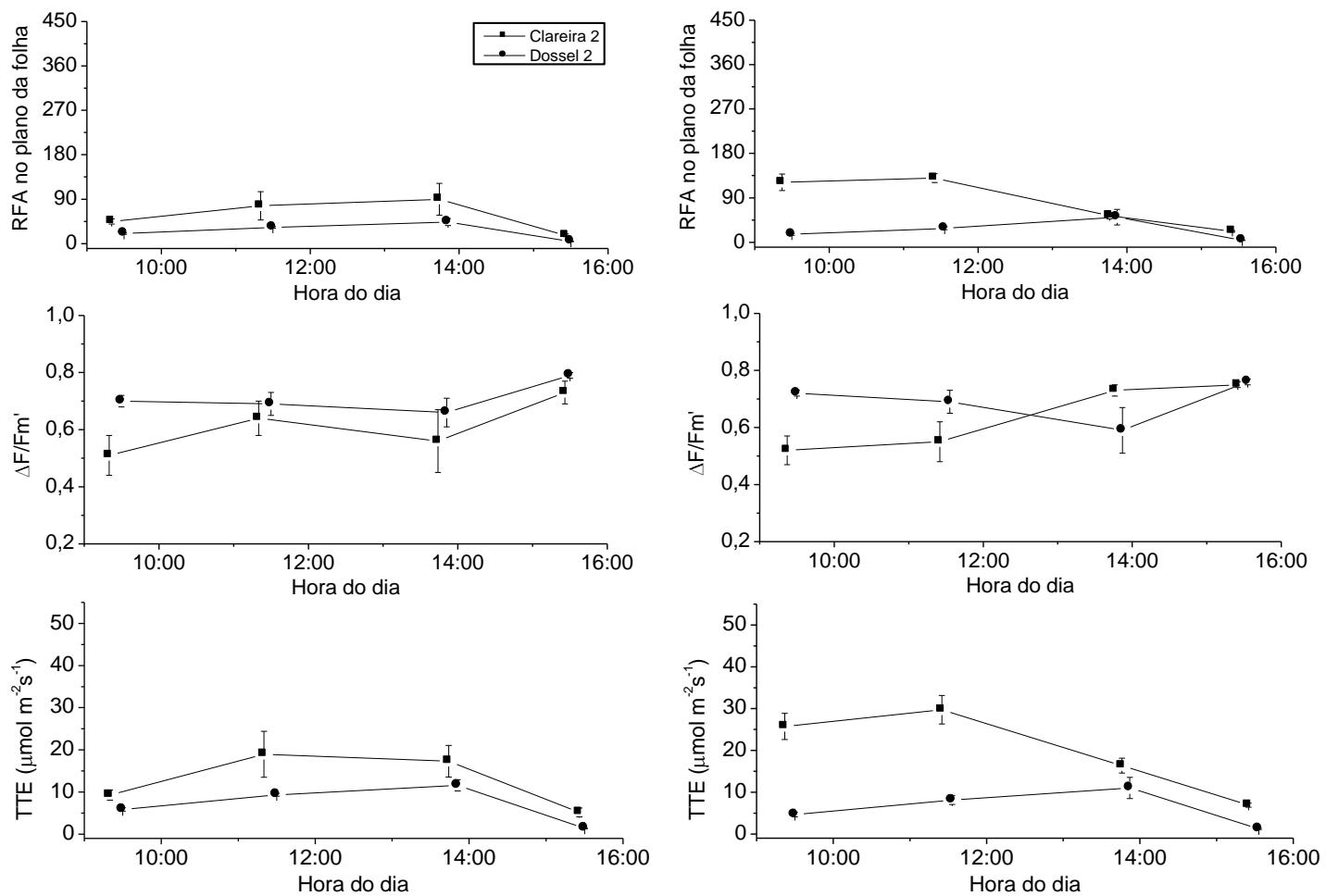


Figura 3. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, rendimento quântico efetivo do PS2 ($\Delta F/F_m'$), e taxa de transporte de elétrons (TTE) para *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 2, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

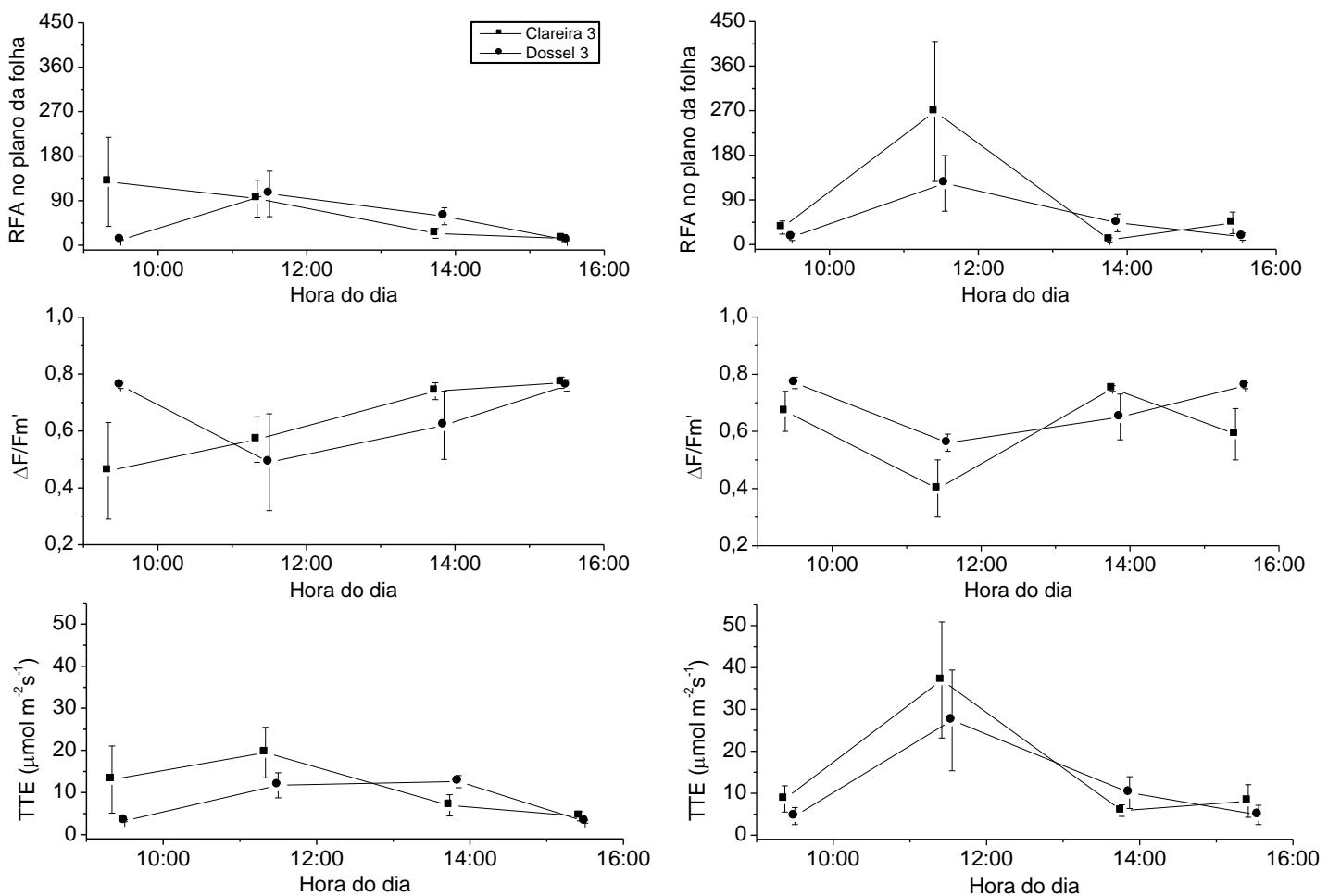


Figura 4. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, rendimento quântico efetivo do PS2 ($\Delta F/F_m'$), e taxa de transporte de elétrons (TTE) para *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 3, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

O decréscimo do $\Delta F/F_m'$ pode ser considerado um ajustamento às condições ambientais prevalecentes, refletindo a redução da fração da energia absorvida pela clorofila associada ao PS2 que é utilizada no trabalho fotoquímico (Maxwell e Johnson, 2000). As plantas se ajustam às mudanças nos níveis prevalecentes de radiação, numa tentativa de otimizar e preservar o funcionamento do seu aparato fotossintético. Um balanço preciso entre o uso da luz absorvida utilizada para a fotossíntese e a dissipação do excesso, potencialmente prejudicial, de energia luminosa (Franco e Lütge, 2002). Sendo assim, os indivíduos sob maior RFA estavam dissipando, em forma de calor, uma maior proporção da energia luminosa absorvida por eles. Isso é

demonstrado pelos menores valores tanto de Fv/Fm quanto de Δ Fv/Fm' registrados nos indivíduos sob essas condições.

Os menores valores de Δ F/Fm' foram acompanhados pelas maiores estimativas de TTE, uma vez que estes ocorreram nas situações em que a RFA se encontrava mais alta (Figura 2, 3 e 4). Sendo, portanto os valores de TTE fortemente influenciados pela RFA, mais que pelo Δ F/Fm'. Quando a TTE diminui em paralelo com a redução do Δ F/Fm' é, provavelmente, um indicativo de fotoinibição e de baixa regulação da fotossíntese (Krause et al., 1995). Portanto, os valores registrados confirmam a alta adaptabilidade fotossintética dessas espécies às condições ambientais vigentes. Apesar da queda no rendimento quântico e efetivo da fotossíntese os indivíduos mantiveram sua capacidade de transporte de elétrons, um indicativo de grande potencial de aclimatação e tolerância ao excesso de luz (Königer et al., 1995; Chazdon et al., 1996). Isso sugere um desvio de fluxo de elétrons para outros processos que não diretamente associados com a assimilação de carbono, como a fotorrespiração. (Lambers et al., 2008; Sanches e Válio, 2008; Franco e Luttge, 2002).

As estimativas de A (taxa fotossintética líquida), foram maiores nos indivíduos de clareira, provavelmente, porque as RFA registradas pelo micro sensor quântico do IRGA, nos dois microambientes, foram bastante elevadas (Figura 4, 5 e 6). Com exceção da Clareira e Dossel 1, onde as estimativas de A para ambas as espécies foram, em alguns momentos, maiores nos indivíduos de dossel fechado (Figura 4), e dos indivíduos de *Siparuna* na Clareira e Dossel 3 (Figura 6).

As estimativas de g_s (condutância estomática) e E (taxa de transpiração) apresentaram o mesmo padrão de A, valores maiores para os indivíduos de clareira com exceção dos indivíduos das áreas citadas acima (Figura 4, 5 e 6). Os valores de g_s foram, em sua maioria, próximos a zero, algumas vezes chegando a zero, indicando que os estômatos encontravam-se fechado para reduzir a perca de água para o meio e evitar a desidratação dos tecidos. Foram observados apenas três valores de $g_s \geq 0,5$, todos eles registrados no início da manhã ou final da tarde.

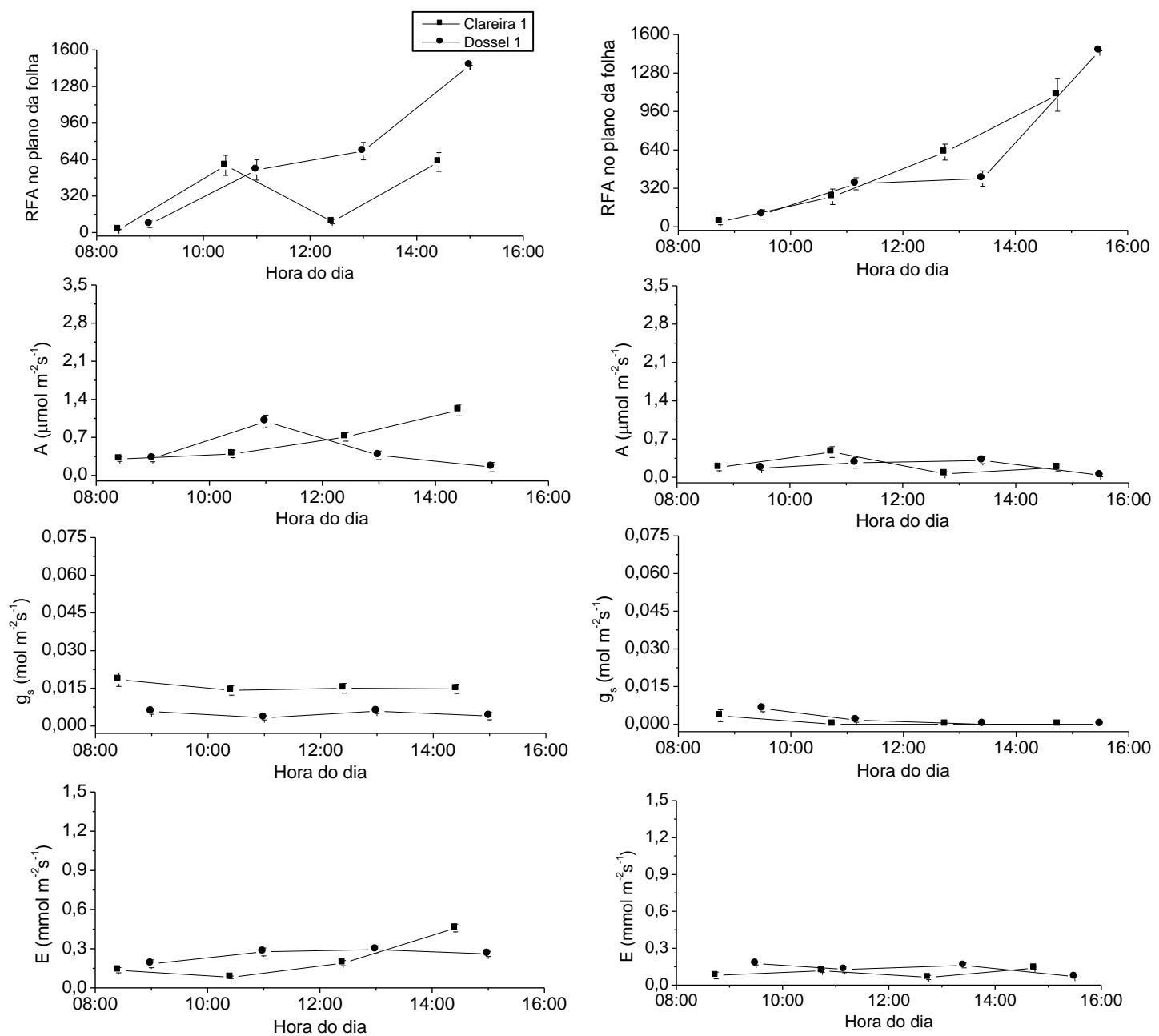


Figura 5. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E) para *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 1, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média ± erro padrão.

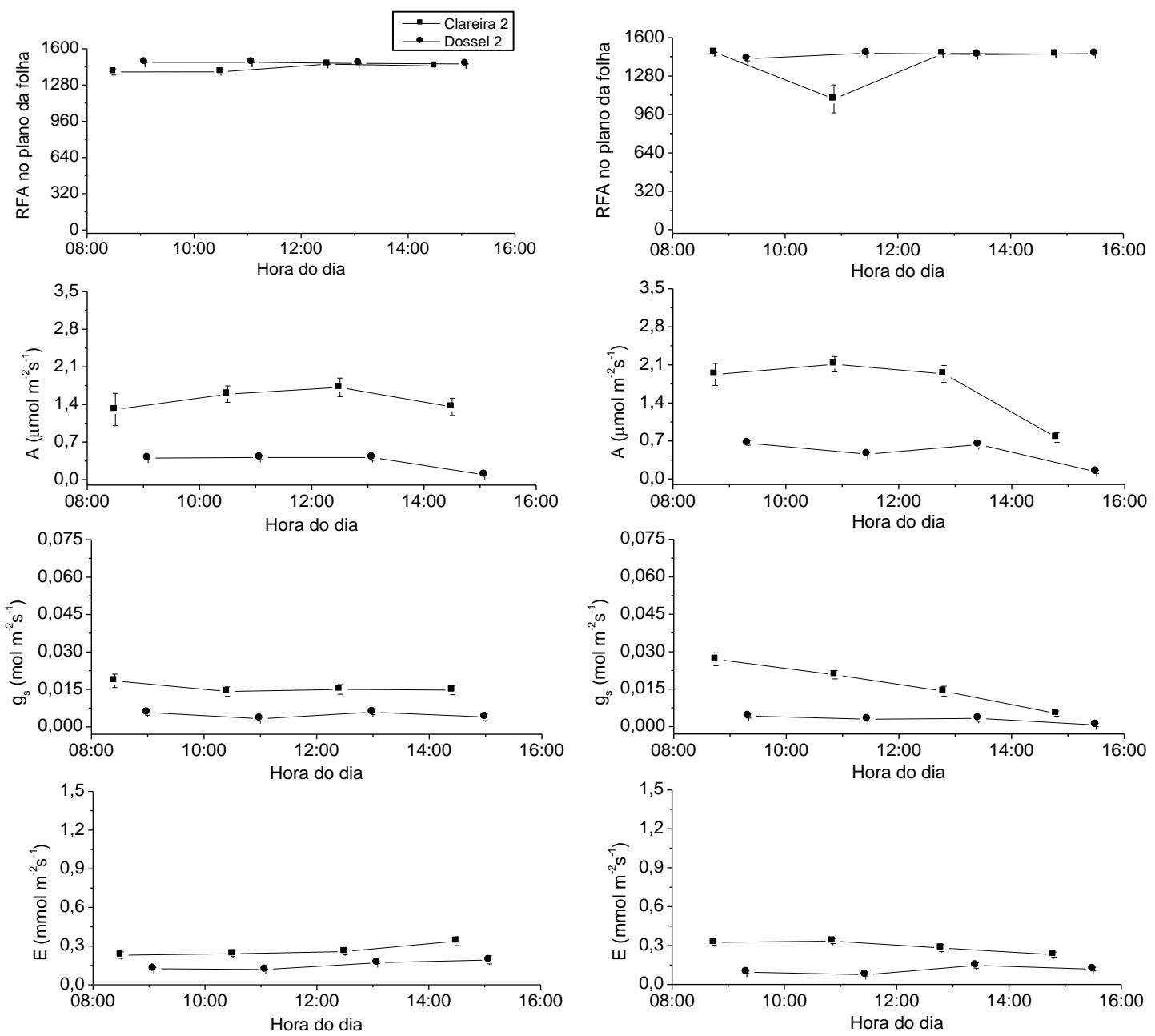


Figura 6. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E) para *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 2, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média ± erro padrão.

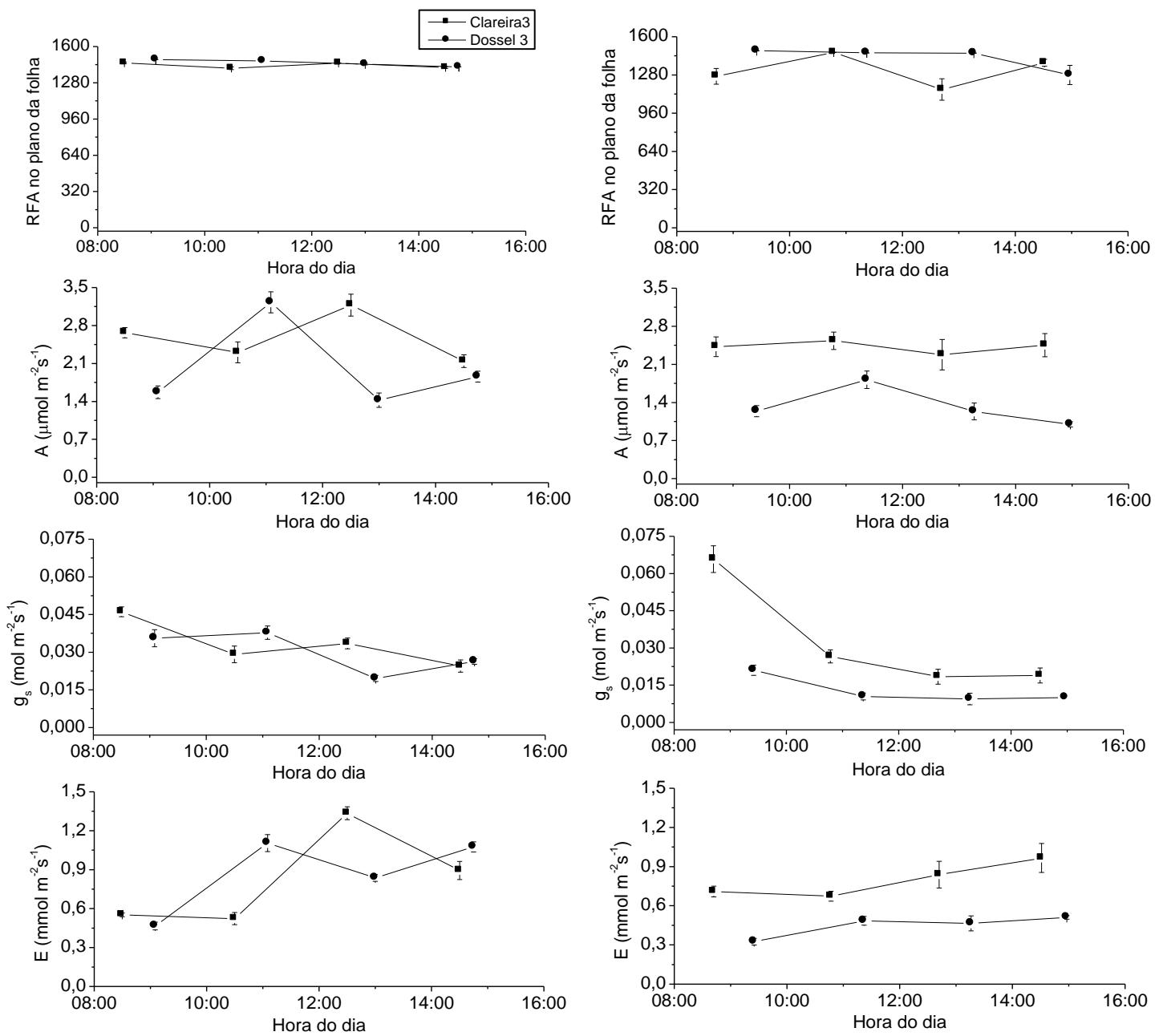


Figura 7. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no plano da folha, assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E) para *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 3, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

Os valores registrados para as trocas gasosas de *S. guianensis* e *I. sessilis* foram baixos em comparação com os comumente encontrados para espécies pioneiras (Hölscher, 2004; Juhrbandt et al., 2004; Nogueira et al., 2004; Ribeiro et al., 2005), provavelmente, devido à baixa disponibilidade de água, já

que as medidas foram realizadas na estação seca. Assim, as respostas das trocas gasosas às limitações de água têm um papel importante na aclimatação dessas espécies sob altas irradâncias, indicando uma tendência a um padrão conservador do uso da água (Domingues et al., 2007). A manutenção de altos valores de trocas gasosas é comum em árvores maiores que apresentam grande capacidade de armazenar água em seus caules (Goldstein et al., 1998), o que não era o caso dos indivíduos estudados, regenerantes com cerca de 1,5m de altura e hastes de fina espessura.

Os valores de trocas gasosas registrados nos indivíduos estabelecidos sob clareiras indicam que estes respondem melhor aos altos níveis de RFA, provavelmente, por estarem aclimatados a esta condição e apresentarem características estruturais e bioquímicas que conferem uma maior taxa de assimilação (Lambers et al., 2008). Entretanto, as variações observadas, com alguns indivíduos de dossel fechado apresentando maiores valores de A, E e g_s , demonstra que esses também respondem de forma eficiente à disponibilidade de luz, o que permite, que essas espécies explorem os diferentes microambientes.

A A/ci (eficiência da carboxilação) e A/E (eficiência do uso da água), também foi, de modo geral, maior nos indivíduos estabelecidos sob as clareiras (Figura 7, 8 e 9), apresentando, estes indivíduos melhor regulação da fotossíntese, provavelmente por se tratar de espécies de início de sucessão, adaptadas às condições desse microambiente. Essa pode ser uma das razões de haver um maior número de *S. guianensis* e *I. sessilis* nas clareiras (diferença significativa apenas para *S. guianensis* – Capítulo 1).

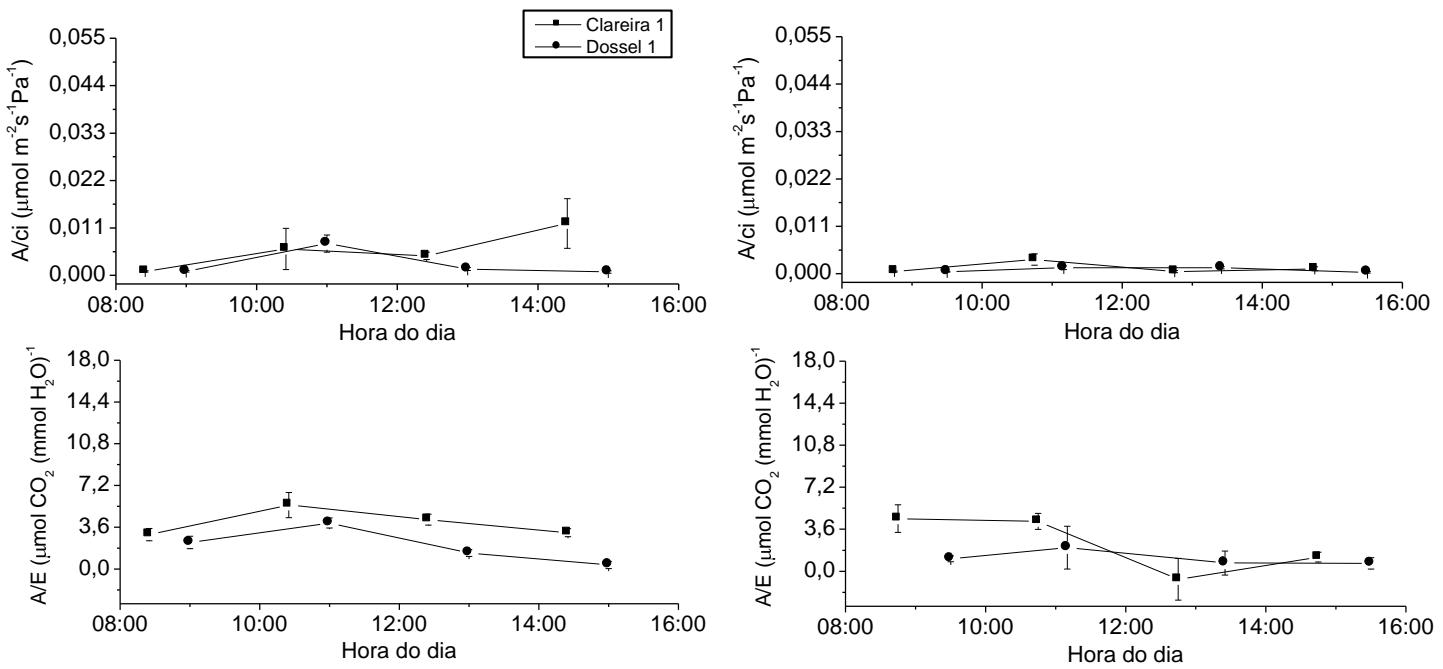


Figura 8. Eficiência da carboxilação (A/ci) e do uso da água (A/E), ao longo do dia, em indivíduos de *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 1, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

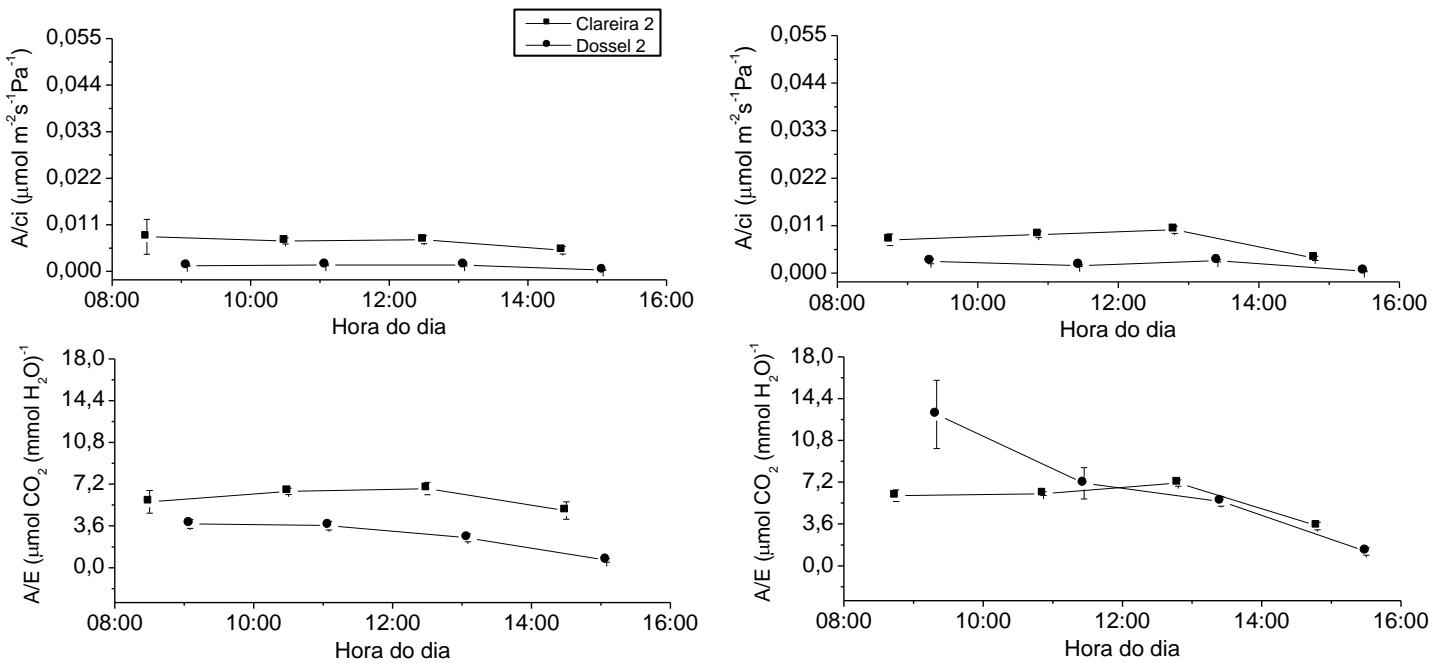


Figura 9. Eficiência da carboxilação (A/ci) e do uso da água (A/E), ao longo do dia, em indivíduos de *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 2, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

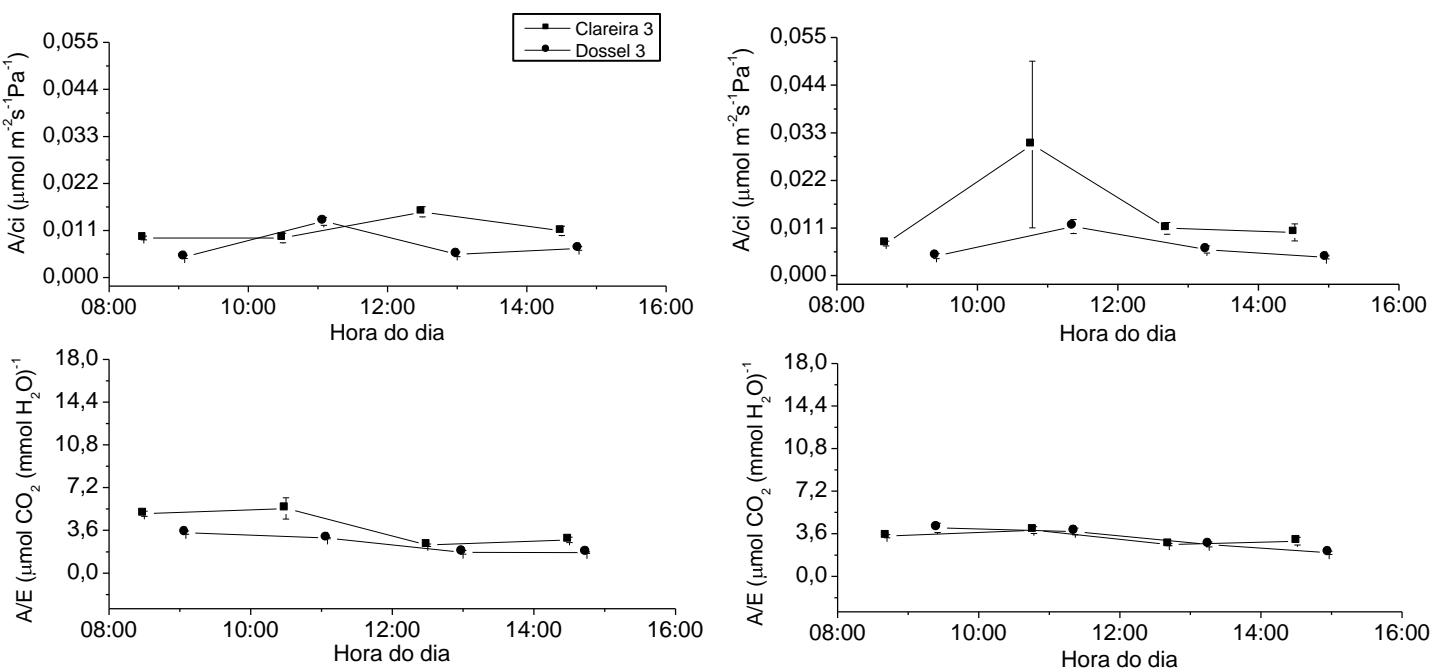


Figura 10. Eficiência da carboxilação (A/ci) e do uso da água (A/E), ao longo do dia, em indivíduos de *Siparuna guianensis* (coluna à esquerda) e *Inga sessilis* (coluna à direita) na Clareira e Dossel 3, em FES, Uberlândia, MG. Cada símbolo representa a média \pm erro padrão.

Não foram observadas diferenças significativas na razão clorofila a/b (Tabela 1) entre os microambientes para *Siparuna guianensis* ($t = -1,634$, $gl = 22$, $p = 0,116$) e *Inga sessilis* ($t = -0,250$, $gl = 22$, $p = 0,805$).

Tabela 2. Valores médios para o Índice de Clorofila Falker (erro padrão entre parênteses) em indivíduos de *S. guianensis* e *I. sessilis* em áreas de clareiras naturais e dossel fechado em FES, Uberlândia, MG. NS = Não significativa, com $p > 0,05$ pelo teste t.

Espécie	Clareira			Dossel		
	Clorofila a	Clorofila b	Razão a/b	Clorofila a	Clorofila b	Razão a/b
<i>Siparuna guianensis</i>	37,58 ($\pm 0,66$)	20,32 ($\pm 0,85$)	1,88 ($\pm 0,07$)NS	37,12 ($\pm 0,66$)	18,32 ($\pm 0,68$)	2,05 ($\pm 0,08$)NS
<i>Inga sessilis</i>	33,52 ($\pm 0,78$)	12,24 ($\pm 0,92$)	2,85 ($\pm 0,14$)NS	32,86 ($\pm 0,98$)	11,87 ($\pm 0,96$)	2,9 ($\pm 0,15$)NS

O aumento da proporção de clorofila *b* é uma característica das plantas que estão em ambientes mais sombreados uma vez que esta capta energia de outros comprimentos de onda e a transfere para a clorofila *a* que efetivamente atua nas reações fotoquímicas da fotossíntese (Scalon et al., 2003). Ampliando, assim, o espectro de ação da fotossíntese (Mitchell, 1979).

Entretanto, não foi observado um maior teor de clorofila *b* nas folhas dos indivíduos localizados sob dossel fechado quando comparadas com as plantas das clareiras. Provavelmente, isso se deve aos altos níveis de RFA registrados também nas áreas de dossel fechado devido a época do ano em que os dados foram coletados (seca), em que parte das árvores perdem suas folhas formando mais frestas, e de maiores tamanhos, no dossel da floresta, aumentando a incidência luminosa no sub-bosque.

4. Conclusões

As duas espécies comprovaram ter uma grande plasticidade ambiental e ecológica. Os valores registrados de F_v/F_m , $\Delta F/F_m'$ e TTR em ambas, nos dois microambientes (clareira e dossel fechado), acompanharam as condições de RFA vigentes. Foi encontrado um menor F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ nas condições de maiores radiações, o que representa a dissipação, em forma de calor, de uma maior proporção da energia absorvida por esses indivíduos. Esta é uma adaptação para preservar o aparato fotossintético e evitar a fotoinibição crônica e quedas nas taxas fotossintéticas. Nessa situação, os indivíduos mantiveram sua capacidade de transporte de elétrons, indicativo do grande potencial de aclimatação e tolerância ao excesso de luz dessas plantas.

As taxas de assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E) foram baixas provavelmente devido ao déficit hídrico na qual se encontravam esses indivíduos, uma vez que as medidas foram realizadas durante a estação seca. Esses valores demonstram regulação das taxas fotossintéticas e um padrão conservador no uso da água, o que também evita danos à maquinaria fotossintética dessas plantas. Além disso, os valores registrados para as trocas gasosas dessas espécies foram, de modo geral, maiores nos indivíduos de clareira, com algumas exceções, sugerindo que esses respondem melhor aos altos níveis de RFA, entretanto, os maiores valores por hora registrados nas plantas sob dossel fechado indicam que essas também respondem de forma eficiente à disponibilidade de luz, permitindo as duas espécies explorarem os diferentes microambientes.

Os indivíduos estabelecidos sob clareira apresentaram um maior rendimento fotossintético, maior eficiência de carboxilação (A/ci) e de uso da água (A/E), que se deve, possivelmente, ao grupo ecológico ao qual *Siparuna guianensis* e *Inga sessilis* pertencem, espécies secundárias iniciais adaptadas, portanto, ao ambiente encontrado nessas áreas. A maior regulação da fotossíntese nas clareiras pode ser um dos responsáveis pela maior densidade de indivíduos regenerantes dessas espécies (diferença significativa apenas para *S. guianensis*) nessas áreas.

A razão clorofila *a/b* presente nas folhas de *S. guianensis* e *I. sessilis* não diferiu entre os microambientes, provavelmente devido aos altos níveis de RFA registrados também nas áreas de dossel fechado, uma vez que o aumento no teor de clorofila *b* é geralmente observado em plantas que estão em ambientes sombreados a fim de otimizar a absorção de luz e, assim, as taxas fotossintéticas.

5. Referências bibliográficas

- Angelopoulos, K., Dichio, B., Xiloyannis, C., 1996. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewetting. *Journal of Experimental Botany* 47: 1093-1100.
- Argenta, G., Silva, P.R.F., Bortolini, C.G., 2001. Clorofila na folha como indicador do nível de nitrogênio em cereais. *Ciência Rural* 31: 715-722.
- Azevedo, G.F.C., Marenco, R.A., 2012. Growth and physiological changes in saplings of *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* during acclimation to full sunlight. *Photosynthetica* 50: 86–94.
- Baker, N.R., 1993. Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In: Smith, J.A.C., Griffiths, H. (Eds.). *Water deficits plant responses from cell to community*. Oxford: BIOS Scientific Publisher. p.221-235.
- Ball, M.C., Butterworth, J.A., Roden, J.S., Christian, R., Egerton, J.J.G., 1994. Application of chlorophyll fluorescence to Forest ecology. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 311–319.
- Barber, J., Andersson, B., 1992. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Sciences* 17: 61–66.
- Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bioscience* 41: 760–766.
- Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., Lee, D.W., Fetcher, N., 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon R.L., Smith, A.P. (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. New York: Chapman and Hall. p.5-55.
- Chazdon, R., 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18:1–63.
- Domingues, T.F., Martinelli, L.A., Ehleringer, J.R., 2007. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazonia, Brazil. *Plant Ecology* 193: 101-112.
- Einhorn, K.S., Rosenqvist, E., Leverenz, J.W., 2004. Photoinhibition in seedlings of *Fraxinus* and *Fagus* under natural light conditions: implications for forest regeneration. *Oecologia* 140: 141-151.
- Franco, A.C., Lüttge, U., 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990: 87–92.

- Goldstein, G., Andrade, J.L., Meinzer, F.C., Holbrook, N.M., Cavelier, J., Jackson, P., Celis, A., 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* 21: 397-406.
- Hölscher, D., 2004. Leaf traits and photosynthetic parameters of saplings and adult trees of co-existing species in a temperate broad-leave forest. *Basic and Applied Ecology* 5: 163-172.
- Hurner, N.P.A., Maxwell, D.P., Gray, G.R., Savitch, L.V., Krol, M., Ivanov, A.G., Falks, S., 1996. Sensing environmental temperature change through imbalances between energy supply and energy consumption: redox state of photosystem II. *Physiologia Plantarum* 98: 358-364.
- IBGE, 2012. Classificação da vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE – Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 124p.
- Juhrbandt, J., Leuschner, C., Holscher, D., 2004. The relationship between maximal stomatal conductance and leaf traits in eight Southeast Asian early successional tree species. *Forest Ecology and Management* 202: 245-256.
- Junior, E.B., Rossiello, R.O.P., Silva, R.V.M.M., Ribeiro, R.C., Morenz, M.J.F. Um novo clorofilômetro para estimar os teores de clorofila em folhas do capim Tifton 85. *Ciência Rural* 12: 2242-2245.
- Königer, M., Harris, G.C., Virgo, A. Winter, K., 1995. Xanthophyll-cycle pigments and photosynthetic capacity in tropical forest species: a comparative field study on canopy, gap and understorey plants. *Oecologia* 104: 280–290.
- Krause, G.H., Virgo, A., Winter, K., 1995. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. *Planta* 197: 583-591.
- Krause, G.H., Koroleva, O.Y., Dalling, J.W., Winter, K., 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment* 24: 1345-1352.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., 2008. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer Science. 604p.
- Lee, D. W., 1987. The spectral distribution of radiation in two neotropical forests. *Biotropica* 19: 161-166.
- Long, S.P., Humphries, S., Falkowski, P.G., 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 633–662.
- Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659–668.
- Mitchell, R.L., 1979. *Crop Growth and Culture*. Ames: The Iowa State University Press. 349p.

- Newton, A.C., McBeath, C., 1996. The impact of desiccation on chlorophyll fluorescence in detached leaves of six tropical tree species. *Photosynthetica* 32: 491-501.
- Nogueira, A., Martinez, C.A., Ferreira, L.L., Prado, C.H.B.A., 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica* 42: 351-356.
- Oliveira, J., Alves, P.L.C.A., Magalhaes, A.C., 2002. The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings: The protective action of chloroplastid pigments. *Brazilian Journal Plant Physiology* 14: 95-104.
- Pearcy, R.W., 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory microenvironments. *Functional Ecology* 1: 169–178.
- Ribeiro, R.V., Souza, G.M., Oliveira, R.F., Machado, E.C., 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 149-161.
- Sanches, M.C., Válio, I.F.M., 2008. Photosynthetic response of two tropical liana species grown under different irradiances. *Photosynthetica* 46: 557-566
- Scalon, S.P.Q., Mussury, R.M., Rigoni, M.R., Scalon-Filho, H., 2003. Crescimento inicial de mudas de *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns sob condição de sombreamento. *Revista Árvore* 27: 753-758.
- Smith, W.K., Knapp, A.K., Reiners, W.A., 1989. Penumbral effects on sunlight penetration in plant communities. *Ecology* 70: 1603-1609.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2012. *Fisiologia Vegetal*. Porto Alegre: Artmed Editora. 954p.
- White, A.J., Critchley, C., 1999. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research* 59: 63-72.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As clareiras naturais, com menor área basal e espessura da serapilheira e maior quantidade e qualidade de radiação, beneficiaram a regeneração natural de *Siparuna guianensis*, demonstrando a importância desse microambiente para as populações desta espécie. Já os indivíduos de *Inga sessilis* ocorreram de forma mais homogênea entre as áreas de clareiras e dossel fechado, indicando ser, portanto, uma espécie de hábito ecológico mais generalista.

Entre as variáveis ambientais e biofísicas a disponibilidade de luz (quantidade e qualidade), a área basal e cobertura do solo foram significativas na PCA e separaram os dois microambientes no fragmento. Desta forma, essas variáveis são importantes e, possivelmente, podem afetar de forma substancial a regeneração natural das duas espécies.

Os indivíduos de *I. sessilis*, responderam de forma mais ampla às diferenças na disponibilidade de nutrientes entre os microambientes, apresentando uma maior variação na qualidade nutricional de suas folhas entre os indivíduos estabelecidos nas áreas de clareira e dossel fechado. Entretanto, a intensidade de herbivoria foliar nessa espécie e em *S. guianensis* pareceu estar mais relacionada com a quantidade de alimento disponível do que com a qualidade deste, uma vez que foi observada uma maior taxa de herbivoria apenas em *S. guianensis* nas áreas de clareira, microambiente que apresentava maior densidade de indivíduos desta espécie.

A área foliar e razão clorofila a/b de *S. guianensis* e *I. sessilis* não apresentaram diferença entre os microambientes, provavelmente devido a própria estrutura do fragmento, cujas árvores que formam o dossel propiciavam a formação de várias frestas na estrutura vertical, aumentando a incidência de luz solar no sub-bosque, uma vez que o trabalho foi realizado em um remanescente de FES durante a estação seca, época do ano em que parte das árvores estão sem folhas.

As respostas fotossintéticas mostraram que *S. guianensis* e *I. sessilis* apresentaram uma grande plasticidade ambiental, capacidade de aclimatação e tolerância a altas intensidades luminosas. Essas características permitem sugerir

a utilização destas espécies na recuperação de áreas degradadas, podendo ser inseridas tanto no inicio do plantio, suportando altos níveis de radiação, quanto em fases mais tardias, para enriquecimento, uma vez que elas se estabelecem também em condições de maior sombreamento, respondendo aos pulsos de luz (*sunflecks*) de forma eficiente, sendo, portanto, capazes de sobreviverem em ambientes heterogêneos de luz.