

# Alguns aspectos ecofisiológicos de floresta tropical úmida de terra firme(\*)

Pedro Nonato da Conceição (\*\*)

## Resumo

Neste trabalho, foram medidos os parâmetros ecofisiológicos de algumas espécies de mata tropical pluvial de terra firme. Os dados obtidos foram correlacionados com as descrições de tipos de solo de Falesi *et al.* (1969) e com o inventário da área de estudo feito por Prance *et al.* (1975). Os parâmetros considerados foram luz, ponto de compensação de luz, comportamento dos estômatos das espécies do estrato mais inferior da mata e em relação ao déficit de água e ao enrugamento e intumescimento dos troncos de algumas espécies da mata. A interceptação da luz pelo dossel da mata foi determinada em 98,63%, com penetração até o estrato mais inferior (medida a partir de 1,3m de altura distante do solo) de apenas 1,37% da luz disponível acima do dossel. O índice de área foliar foi determinado em 6,60 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>, dentro do limite esperado para este tipo de mata. Foi mostrado que plantas no estrato inferior (sombra) foram capazes de fotossintetizar com intensidades de luz baixas (85-575 lux). Os dados sobre os pontos de compensação de luz para as outras camadas do dossel e emergentes mostraram que, por essa razão, ocorrem fotossínteses a intensidades entre 1.900 e 3.000 lux. Isto mostrou também que os estômatos de plantas do estrato inferior estão abertos durante o dia inteiro ou a maior parte dele, e não exigem intensidade de luz alta para abrir. A perda de água e sua subida no tronco das espécies arbóreas também foram estudadas, e foi mostrado que a exposição à luz, o tamanho da copa e o diâmetro do tronco têm uma influência marcante nos resultados. Finalmente, o comportamento dos estômatos foi estudado, mostrando que as árvores emergentes têm alta resistência estomática contra a perda de água, enquanto as plantas à sombra possuem baixa resistência estomática. Também, foi observado que algumas plantas de sombras têm alta resistência estomática, quando os estômatos estão quase fechados.

## INTRODUÇÃO

A floresta tropical úmida, latifoliada, quando analisada, dentro do aspecto geral, apresen-

ta grande heterogeneidade florística por unidade de área: a densidade, o número de espécies, o solo, a topografia e as associações bióticas variam de sítio para sítio.

É curioso notar que os fatores limitantes da produtividade primária na região são os que menos variam se comparados com a floresta paucifoliada das zonas temperadas.

A Floresta Amazônica, que ocupa cerca de 3.000.000 de km<sup>2</sup> do território nacional, teve o seu solo recentemente formado no Pleistoceno e Holoceno (Sombroek, 1966). Existem áreas geologicamente antiquíssimas, com rochas graníticas em pequenas porcentagens, formadas no Arqueano. O projeto RADAM (1973 a 75) e outros levantamentos indicaram pequenas porcentagens de bons solos (600.000 km<sup>2</sup>); o pH varia de 7,8 (Sioli, 1967) a 3,7 (Williams *et al.*, 1972). De um modo geral os solos são pobres em nutrientes minerais. A prática de correção, mesmo pela adubação, não resolve o problema porque a textura do solo não retém os nutrientes por muito tempo, devido à alta precipitação pluviométrica (média de 2.000 mm anuais) e forte radiação solar, quando exposto (de 38.250 a 82.500 lux).

A floresta constitui desta maneira, a melhor adaptação; por isso, quando se pretender usar o solo como fator econômico de produção, deve-se, fazê-lo, usando cultivos perenes.

Este trabalho foi feito com a finalidade de estabelecer um paralelo com outras pesquisas realizadas em ecofisiologia de floresta tropical úmida. Sob vários aspectos, também, foi oportuno o Simpósio sobre ecofisiologia de cultivos tropicais, realizado em Manaus (1975), que tratou de definir e evidenciar as possibilidades que o solo da Amazônia tem como fator de produção agrícola. Poucas são as espécies de plantas cultivadas nos Trópicos com viabilidade

(\*) — Trabalho de Tese apresentado ao Curso de Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Fundação Universidade do Amazonas (FUA), para o grau de **Magister Scientiae**.

(\*\*) — Fundação Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá.

de econômica na Amazônia, principalmente para algumas regiões densamente mais populosas.

Assim, enfatizando estes aspectos, concluiu-se ser de máxima importância para a região obter maiores informações científicas das espécies arbóreas nativas que, em condições de manejo, darão mais riquezas ao homem. Para tal, considera-se, que todo um remanejamento silvicultural explorável para qualquer finalidade é possível quando se conhecem os comportamentos das espécies de uma comunidade através dos frutos das pesquisas integradas: em ecologia, genética, anatomia, evolução e fisiologia, ciências essas que se consideram básicas para o estudo da filogenia da população e o seu relacionamento dentro do ecossistema neotropical.

A Amazônia é periodicamente visitada por equipes de pesquisadores nacionais e estrangeiros. Visitaram-na expedições, como a Alpha Helix (Schmidt-Nielsen, 1969) e Sioli (1967), as quais, pela facilidade de acesso, realizaram pesquisas ao longo dos vales dos rios. Essas pesquisas permitiram-lhes formular hipóteses sobre a floresta tropical úmida.

Recentemente, Williams, Loomis & Alvim (1972) realizaram um trabalho sobre "Os meios ambientes de floresta pluvial perenifolia de baixo rio Negro, Brasil" e determinaram alguns parâmetros de produtividade primária como luz, água, solo e vegetação, no igapó e terra firme.

Mesmo assim as pesquisas nessa região são poucas, à exceção da Taxonomia, que ocupa vários grupos de botânicos. Em se tratando de floresta tropical úmida, alguns países, como a Tailândia, Costa Rica e Indonésia, têm equipes de cientistas, há alguns anos, pesquisando e manejando suas florestas. Os resultados servirão para uma melhor utilização dos recursos naturais.

A região amazônica tem alta produtividade primária, mesmo independente de alguns fatores limitantes bem conhecidos como baixo pH, dias neutros, solo pobre, alta precipitação e alta radiação solar.

O homem, ignorando os efeitos desses fatores, tenta usar o solo como fator de produção, introduzindo espécies não adaptadas aos tró-

picos; seu trabalho é malogrado ao deparar com o mesmo problema: baixo índice de produção.

No presente trabalho, que, especificamente, é válido para a região de Manaus, procurou-se, dentro do seu objetivo, medir alguns parâmetros ecológicos limitantes da produtividade primária, bem como o comportamento fisiológico de algumas espécies mais comuns da floresta. Os parâmetros medidos foram:

- 1.0 — Intensidade luminosa;
- 2.0 — Ponto de compensação de luz;
- 3.0 — Marcha horária do comportamento estomático de algumas espécies do piso da floresta;
- 4.0 — Desenvolvimento de tensão de água em algumas espécies da floresta;
- 5.0 — Resistência estomática em relação a "deficits" de água em algumas espécies da floresta.

#### ÁREA DE ESTUDO

A área de pesquisa, que tinha sido inventariada por Prance *et al.*, (1975), foi o ponto básico para a identificação das espécies estudadas. Serviram também como ajuda indispensável os recursos materiais e humanos do INPA, CEPLAC e da EMBRAPA.

A área de 1 ha de floresta de terra firme tem como substrato um solo classificado como *latossolo amarelo* de pH em torno de 4.8, segundo Falesi *et al.* (1969).

O estudo foi desenvolvido no campus de pesquisa da CEPLAC, no Km 30 da Rodovia Manaus-Itacoatiara (área de EMBRAPA), latitude de 3°08'S, longitude de 60°10'W e altitude de 45 metros.

Segundo Prance *et al.*, (1975), e confirmado pelo autor deste estudo, a floresta apresenta 5 níveis de alturas de copas assim discriminadas:

- Piso da floresta, abaixo de 4 metros;
- 3.º estrato, de 4 até 10 metros;
- 2.º estrato, de 10 até 15 metros;
- 1.º estrato, de 15 até 20 metros;
- Emergentes acima de 20 metros.

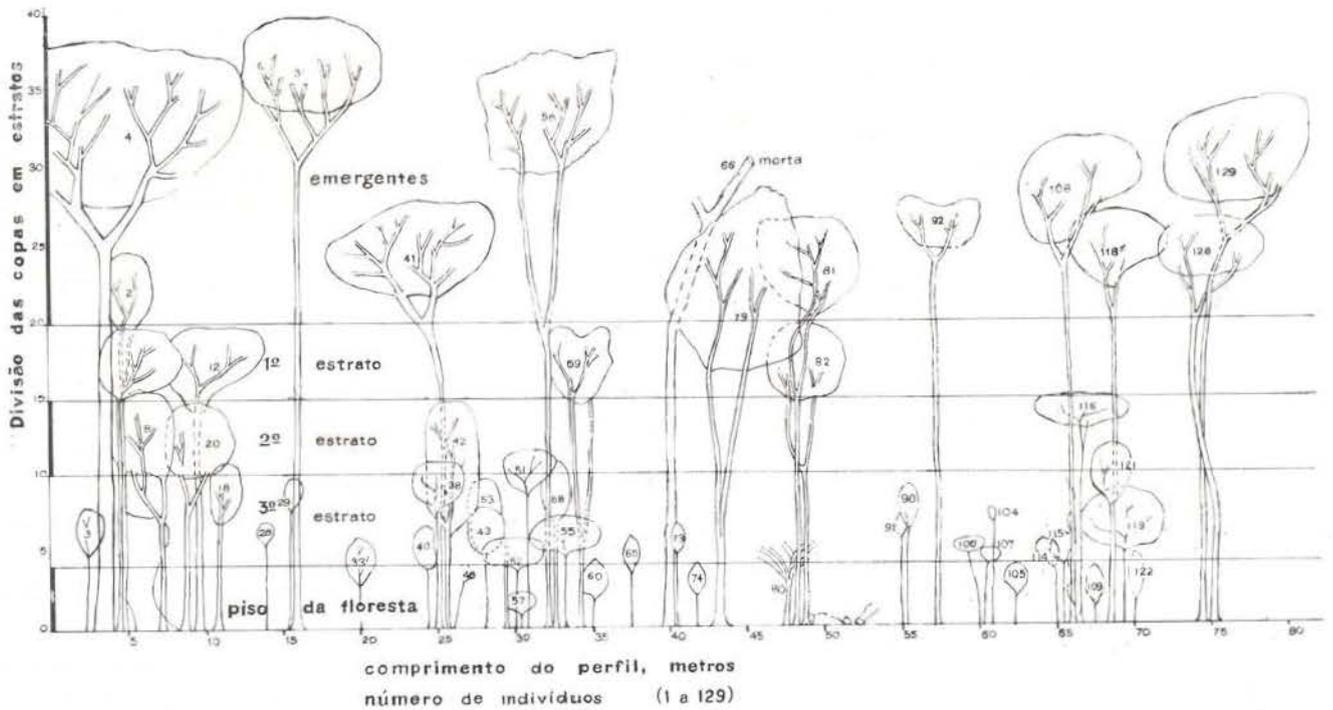


Fig. 1 — Perfil do levantamento da floresta estudada por Prance et al. (1975).

Um dos pontos importantes para a realização deste estudo foi a grande diversidade de espécies. Foram encontradas 179 espécies diferentes de árvores com mais de 15 cm de diâmetro. O total de indivíduos foi de 235 espécies lenhosas com diâmetro acima de 5 cm em 1 ha de floresta. O volume total de madeira aproveitável foi calculado em 286,3 m<sup>3</sup>.

A floresta estudada apresentou um número grande de espécies ricas em substâncias químicas tais como látex, resina, compostos fenólicos e terpênicos, que servem de defesa contra herbívoros, segundo Janzen (1970).

A análise do solo tirado em 16 locais diferentes apresentou baixos índices de nutrientes minerais, o que não representa um fator limitante, pois a floresta tem o ciclo de nutrientes fechado.

Boletim da CEPLAC (1973)

ppm		MEq/100 gr.					
P	Ca	Mg	K	Na	S	H	Al
2,3	0,0	0,5	0,05	0,06	0,58	4,8	1,3

Alguns aspectos...

1.0 — INTENSIDADE LUMINOSA

A radiação solar é o fator mais importante para a produtividade primária. No conceito moderno de produtividade primária, as plantas devem ser arquitetonicamente capazes de absorver as radiações solares disponíveis, usando toda a área foliar. O índice de área foliar é a área total das folhas tomadas numa só face por área do solo.

O estudo da floresta, que envolve a intensidade luminosa e a produtividade primária, requer a medição do índice de área foliar. O método mais indicado para esta medição foi desenvolvido por Odum *et al.* (1963), que correlacionaram as medidas de densidades óticas com medidas de célula solar de silicon; trata-se de uma medição indireta. Os autores apresentaram alguns inconvenientes teóricos e práticos para o uso do método, possíveis, porém, de serem evitados pela eficiência dos operadores. Mesmo assim, considera-se esse método o mais eficiente de todos (não foi empregado nesta pesquisa por falta de aparelhos), daí se optou pelo método de Monsi & Saeki (1953), aplicando a lei de Beer.

A intensidade luminosa influencia a formação das copas que procuram ocupar todos os espaços iluminados disponíveis, colocando as folhas na posição perpendicular ou inclinada aos raios solares. As plantas que têm as folhas inclinadas aos raios solares são mais eficientes fotossinteticamente, porque a mesma intensidade luminosa atinge as camadas foliares inferiores da mesma planta.

A comunidade florestal estudada acha-se em climax, suas espécies em equilíbrio se distribuem estrategicamente de acordo com as adaptações morfológicas. A radiação solar que atinge o topo das copas das árvores está bem próxima do infravermelho enquanto a que atinge o piso da floresta é muitas vezes menor em intensidade e qualidade, porque ela foi absorvida pelas clorofilas das folhas das plantas dos estratos superiores.

Federer & Tanner (1966) acharam que a variação de luz no piso da floresta depende do índice de área foliar dos estratos superiores.

A interceptação e a transmissão de luz pelas copas das árvores dos diferentes estratos da floresta são de importância fundamental para os processos de fotossíntese, de crescimento e, mesmo, morfogenéticos (Williams, *et al.*, 1972 e Johnson & Atwood, 1970). Da interceptação da luz solar depende, em última análise, a manutenção do processo fotossintético em um determinado estrato, e da transmissão depende a fotossíntese dos estratos que estão abaixo daquele (s).

De um modo geral, os métodos de medições de luz no interior de qualquer floresta apresenta uma série de dificuldades (Kubin, 1971) e quase nada existe em relação à interceptação de luz solar pelas florestas tropicais úmidas em comparação com as florestas de clima temperado. Williams *et al.* (1972), utilizando o método de impressão de papel ozalid, determinaram que uma floresta tropical úmida do baixo rio Negro transmite 1,1% da energia luminosa. Johnson & Atwood (1970), em Porto Rico, determinaram uma transmissão menor que 1,5%.

## 1.1 — MATERIAL E MÉTODOS

A interceptação e transmissão de luz no presente experimento foram feitas, utilizando-se o luxímetro Metrawatt A. G., modelo Metrux-K, no interior da floresta e a mais ou menos 1,30 m do solo, e o luxímetro Gossen, modelo Lunassix-3, em clareira contígua, previamente calibrados um contra o outro. Medidas simultâneas foram efetivadas em torno do meio dia de um dia ensolarado e de um dia nublado, de forma que as condições de nebulosidade eram as mais semelhantes possíveis, na clareira e no interior da floresta, conforme o recomendado por Desmarais & Helmuth (1970). Ainda que existam outros métodos de interceptação de energia luminosa bem mais precisos que o presentemente utilizado, como, por exemplo, o emprego de fotômetros integradores, as mensurações fotométricas instantâneas têm a seu favor a tomada de medidas em grande número, em diversos pontos do interior da floresta.

## 1.2 — RESULTADOS

A tabela 1 apresenta os valores absolutos dos dados tomados na clareira (que representa dados obtidos acima da floresta) e os dados tomados no interior da floresta, em dia ensolarado. Também são apresentados os dados de porcentagens de interceptação e de transmissão da energia luminosa incidente.

Durante os dois dias de mensurações foram registradas 400 medidas de luz. Os cálculos dos valores em lux foram obtidos pela equação  $y = 0,8746 (1,00581)^x$ , onde "y" é a leitura na escala do aparelho e "x" o valor correspondente em lux.

Depois destes, fez-se o cálculo da porcentagem total de luz transmitida pela copa ao piso da floresta, que é o  $\sum_i^n$  da % de luz transmitida.

$$\% = \frac{\text{Intensidade dentro da floresta.}}{\text{Intensidade fora da floresta}} \cdot 100$$

$$I_0 = 100\% \text{ e}$$

$$I = \frac{\sum_i^n \text{ das \% de luz transmitida}}{N \text{ (número de medidas)}}$$

Vê-se também que, como resultado médio final, em dia ensolarado, a floresta tropical úmida em estudo intercepta 98,92% da luz solar incidente e transmite 1,08%; esses dados naturalmente têm que ser corrigidos para a altura solar máxima (zênite), segundo Jordan (1966). Anderson (1971) apresenta a seguinte fórmula para a determinação da altura do sol:

$$\text{Sen}\beta = \text{sen } \lambda \text{ sen } \delta + \text{cos } \lambda \text{ cos } \delta \text{ cos } h \quad (1)$$

onde  $\beta$  : altura do sol  
 $\lambda$  : latitude do observador  
 $\delta$  : declinação do observador  
 $h$  : ângulo horário solar.

As tabelas meteorológicas corrigidas foram dadas pela Smithsonian Institution (1963).

Como as medidas foram tomadas em torno do meio dia, onde  $h = 0$ , a fórmula acima se transforma em:  $\beta = \lambda - \delta$  (2).

A declinação do observador para 02 de junho no hemisfério sul, fornecida pelas tabelas da Smithsonian Institution (1963), é de:  $\delta = -22^\circ 04'$ , e a latitude de Manaus  $\lambda = 3^\circ 08'S$ .

Aplicando-se estes dados na fórmula (2), encontra-se para a altura do sol,  $\beta = +25^\circ 12'$ , valor bastante aproximado das interpolações propostas pela Smithsonian Institution. Se o sol estivesse no zênite ( $\text{Cos } 0^\circ$ ) não haveria correção, pois a massa de ar atravessada pela energia luminosa seria igual a 1, Jordan (1966) e Kubin (1971). Para tomar a massa de ar atravessada igual a 1, faz-se a correção do valor obtido com o ângulo de incidência desviado de  $+25^\circ 12'$ . Na realidade, a transmissão de luz não seria de apenas 1,08%, mas do valor corrigido na fórmula abaixo.

$$\frac{\text{Valor observado}}{\text{Cos } \beta} = \text{valor corrigido} \quad (3)$$

Dando um resultado de 1,19% para a radiação luminosa incidente e 98,81% para a interceptação. As leituras fotométricas em dia nublado se encontram na tabela 1a. Os valores da declinação e de altura do sol para 18 de junho são:  $\delta = -23^\circ 23'$

$$\beta = +26^\circ 31'$$

Alguns aspectos...

Corrigindo-se a transmissão observada na tabela 1a. (de 1,37%), acha-se o valor de 1,53% para a transmissão e de 98,47% para a interceptação. Como se pode observar, a transmissão de luz é maior num dia nublado que num dia ensolarado, e, no caso presente, 28,6%. Segundo Jordan (1966), o fato se deve a que durante os dias nublados há maior penetração de luz difusa no interior da floresta e, conseqüentemente uma maior dispersão da luz. Para o cálculo final, pode-se tomar as médias de interceptação e de transmissão de luz dos dias ensolarados e nublados de 98,63% e 1,37%, respectivamente. Observa-se que, ao meio dia de um dia nublado, a iluminância mínima registrada está em torno de 30.000 lux, ainda assim a transmissão de 1,37%, que fornece 400 lux a 1,30m do nível do solo, é suficiente para a sobrevivência da maioria das plantas do piso da floresta.

TABELA 1. Luz transmitida e interceptada pelas copas das árvores da floresta em dia ensolarado (02-06-75).

Luz Interceptada	Luz Transmitida
98,92%	1,08%

TABELA 1a. Luz transmitida e interceptada pelas copas das árvores da floresta em dia encoberto (18-06-75).

Luz Interceptada	Luz Transmitida
98,63%	1,37%

### 1.3 — ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR

Os dados de interceptação e transmissão de luz permitem uma estimativa do índice de área foliar (L.). Com estes, Saeki (1963) deduziu que, ao atravessar a copa das plantas, a intensidade de luz é reduzida exponencialmente, desde que o número de estratos foliares seja considerado igual ao infinito e as folhas estejam dispostas horizontalmente. A luz, ao atravessar um estrato de área foliar igual à unidade

é atenuada em um valor correspondente ao coeficiente de extinção K. Matematicamente, o fenômeno é interpretado, usando a lei de Beer.

$$I = I_0 \cdot e^{-KL} \quad (4)$$

onde:

- $I_0$ : % da intensidade luminosa acima da floresta.
- $I$ : % da intensidade luminosa dentro da floresta.
- $K$ : coeficiente de extinção
- $L$ : índice de área foliar
- $e$ : igual a 2,71828

Desde que são já conhecidas as porcentagens da luz acima da floresta (100%) e da luz transmitida (1,37%), resta apenas que se tenha o coeficiente de extinção. Williams *et al.* (1972) para a floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia, encontraram para K um valor de 0,65, o que permite o seu uso neste trabalho. Alvim (1975), trabalhando em floresta artificial de cacau na Bahia, Brasil, determinou K igual a 0,67, quando o espaçamento entre árvores era de 2,0 x 2,0m, o que se aproxima muito do valor achado por Williams *et al.* (1972). Uma floresta artificial de cacau é bastante semelhante a uma floresta tropical úmida natural.

Segundo informações pessoais de Alvim, o grupo de Kira encontrou o mesmo valor de 0,65 para a floresta tropical úmida da Tailândia.

Neste trabalho, 0,65 foi tomado como coeficiente de extinção para a floresta em estudo, valor necessário para o cálculo do índice de área foliar (L).

Tomando a fórmula (4) de maneira logarítmica, tem-se:

$$\frac{\ln I_0 - \ln I}{K} = L$$

ou

$$\frac{\ln 100 - \ln 1,37}{0,65} = L,$$

cujo resultado dá um índice de área foliar igual a 6,60 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>,

valor médio também estimado por Jordan (1966) para floresta tropical úmida de terra firme em Porto Rico. Williams *et al.* (1972) estimaram ter um valor de 6,9 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> para L de uma floresta amazônica. O índice de área foliar estimado neste trabalho é, portanto, compatível com os dados constantes da literatura e significa que, para cada 1,0 m<sup>2</sup> de solo há 6,60 m<sup>2</sup> de folhas sobre si. Sugere-se então que o índice de área foliar para uma floresta tropical úmida de terra firme oscile entre 6,5 e 7,0. O índice de área foliar encontrado neste trabalho se aproximou muito do estimado por Kira *et al.* (1967), na Tailândia, que foi de 6,93 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>.

## 2.0 — DETERMINAÇÃO DO PONTO DE COMPENSAÇÃO DE LUZ

Dos vários trabalhos de pesquisa em ecofisiologia, este foi mais um teste para se comprovar as associações das espécies vegetais da floresta em "climax". Essas associações com adaptações morfológicas e comportamentos fisiológicos diferentes, podem apresentar, até mesmo dentro de uma espécie, uma faixa variável de adaptação relativamente grande.

A floresta tropical úmida, muito heterogênea, pode, às vezes, apresentar no piso pequenos agrupamentos homogêneos de espécies rasteiras, ao contrário se apresenta a floresta de climas frios, onde a fisionomia não é diferente, porém há sempre grande homogeneidade das espécies e das copas.

Na Escócia, por exemplo, Stephens (1969) observou que a distribuição vertical da folhagem em pinheiro vermelho (*Pinus sylvestris*) foi similar, mesmo considerando o tamanho, a idade, a densidade e a qualidade do sítio. Nos trópicos úmidos, notou-se uma grande heterogeneidade em espécies e nas copas. Isto foi comprovado em 1 ha de floresta inventariada por Prance *et al.* (1975). Aí, foram encontradas 179 espécies com diâmetro acima de 15 cm, mesmo assim, ainda existem exemplares com a arquitetura bem definida (Hallé & Oldeman, 1970). De um modo geral, as espécies latifoliadas têm as copas abobadas, que muitas

vezes são deformadas por outros fatores, incluindo os mecânicos, por exemplo: queda de árvores.

O dossel, aos níveis dos 1.º e 2.º estratos, formado de copas assimétricas, é densamente fechado em cima, formando maciços indiferenciáveis. Os estratos extremos (piso da floresta e estrato emergente) são bem diferenciáveis dos outros. Do ponto de vista prático e científico, é importante determinar os pontos de compensação de luz nos diferentes estratos de uma floresta, visando a informar comportamentos a respeito da sobrevivência de plantas nesses estratos.

O ponto de compensação fófico define a intensidade luminosa em que a fotossíntese real se iguala à respiração, isto é, a fotossíntese aparente é zero. É o ponto de equilíbrio entre as duas reações, onde não há acúmulo nem perda de matéria orgânica. Pode-se dizer também que a intensidade luminosa acima do ponto de compensação significa ganho de matéria orgânica e intensidade menores, que se traduz em perda.

## 2.1 — MATERIAL E MÉTODOS

Neste experimento para a determinação do ponto de compensação de luz, foram usadas folhas de várias espécies de plantas (tabela 2) dos vários estratos da floresta. O método utilizado foi descrito por Lieth & Ashton (1961), e se baseia na mudança da coloração de uma solução indicadora, produzida por variação do pH. A solução usada foi a de Kauko & Carlberg (1935) que consiste de 10 mg de vermelho cresol, 84 mg/l de  $\text{NaHCO}_3$  e 7,46g/l de KCL. Em ambiente hermeticamente fechado, há um equilíbrio entre  $\text{CO}_2$  da atmosfera e a solução indicadora. A retirada do  $\text{CO}_2$  da solução e elevação do pH, tornam-na mais avermelhada ou arroxeadada. A adição do  $\text{CO}_2$  pela respiração enriquece a atmosfera ambiente com este gás, havendo uma absorção pela solução, que se torna, menos avermelhada ou amarelada, tendo em vista o abaixamento do pH. A manutenção da coloração original indica o ponto de compensação de luz.

Alguns aspectos...

Das espécies utilizadas para o estudo, foram coletadas várias folhas; de cada folha foi tirada uma amostra de 4  $\text{cm}^2$ . As amostras foram conectadas em rolhas de borracha presas por estiletos de arames com as pontas curvadas para cima. O ambiente hermeticamente fechado foi obtido, vedando-se tubos de ensaio de 20 cm de altura por 1,5 de diâmetro, contendo dentro a solução indicadora, além das rolhas de borracha e as amostras das folhas. Os tubos foram colocados em 8 prateleiras, formando séries de 7 tubos cada; em cada série, 3 tubos foram usados para cada espécie de planta, ficando 1 tubo como testemunha. As 8 prateleiras foram colocadas numa câmara escura em distâncias variáveis da fonte de luz. Por jornadas, foram estudadas duas espécies, cujas amostras, (três de cada espécie) foram colocadas em todas as prateleiras (1 a 8). A fonte luminosa consistiu de um conjunto de quatro lâmpadas (Sylvania 40-w) fluorescentes. Diferentes intensidades luminosas foram obtidas, variando a distância das prateleiras que continham os tubos de ensaio a partir da fonte de luz. As intensidades de luz foram tomadas com um luxímetro *Metrawatt A. G.*, modelo *Metrux-K*, e medidas ao nível de cada prateleira. Deve-se ressaltar, de acordo com Lieth & Ashton (1961), que esta intensidade de luz deve ser maior que o ponto de compensação, uma vez que a luz procedente da fonte tem que atravessar as paredes do tubo de ensaio, o que reduz sua intensidade; portanto, conclui-se que naquela intensidade tomada por ponto de compensação, a planta já está fotossintetizando. Cada amostra de folha foi cuidadosamente colocada com a face ventral voltada para a fonte de luz sem contato com a solução.

## 2.2 — RESULTADOS

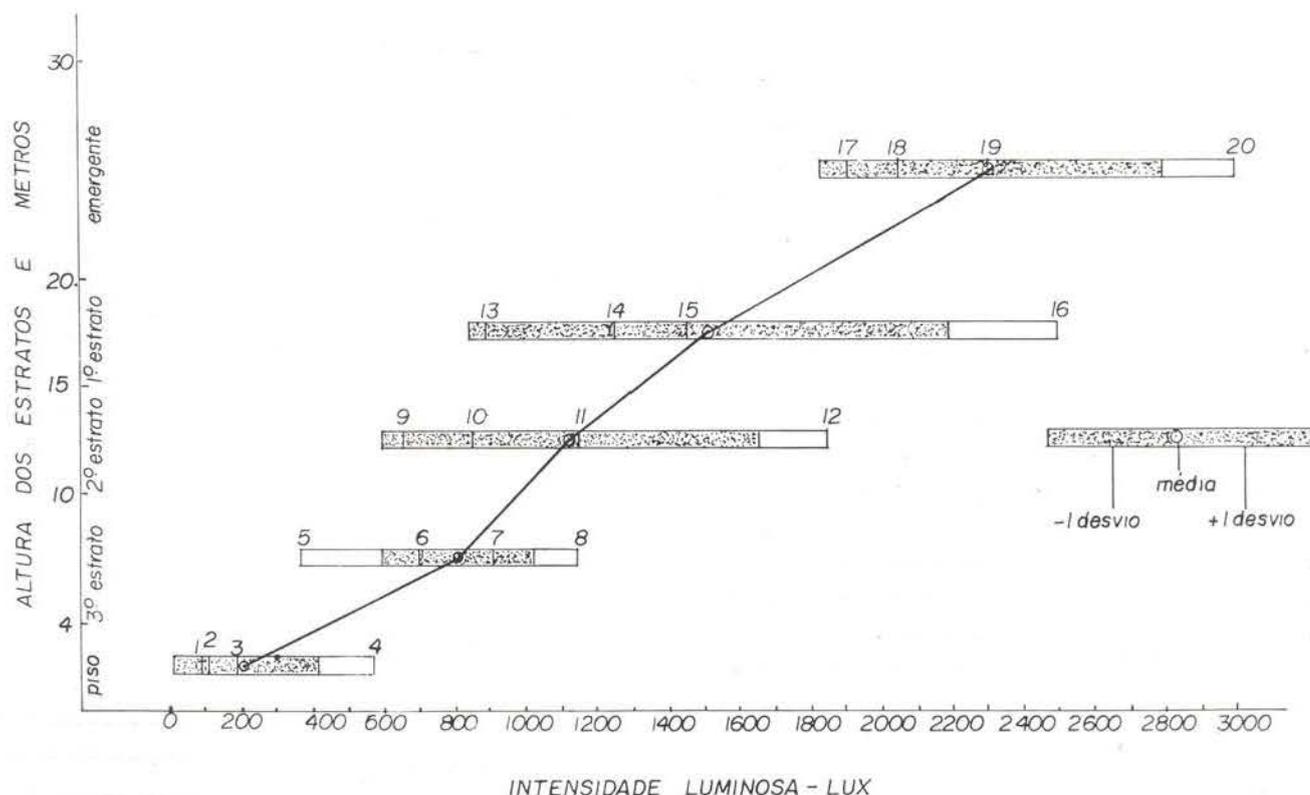
Segundo Prance *et al.* (1975) e o autor deste trabalho, o perfil do levantamento da flora estudada apresenta 5 estratos, que recebem diferentes intensidades luminosas (gráfico n.º 1). De cada nível, foram testadas 4 a 5 espécies mais comuns e não causou surpresa notar que o ponto de compensação de luz aumentou de valores simultaneamente com o aumento dos níveis de estratificação (Tabela 2 e Gráfico

1). Parece então haver uma maior correlação entre a altura dos estratos como um todo com a média do ponto de compensação de luz, do que entre a altura de plantas individuais, que compõem um determinado estrato, e o ponto de compensação. Do gráfico n.º 1, deduz-se que o fator mais importante na questão de relações fóticas para a sobrevivência das plantas dos estratos inferiores é o crescimento e manutenção do estrato como um todo e não de plantas individuais, que constituem aquele estrato. Mesmo assim, no mesmo estrato, diversas espécies apresentam pontos de compensação de luz semelhantes. Não ocorre igualmente em estratos diferentes, com exceção dos estratos 2.º e 3.º, onde as espécies 8 (*Richardella* e *Coussarea*) e 11 (*Miconia*) têm o mesmo p.c. de luz. Os exemplos demonstram a dificuldade

de serem delimitados perfeitamente os estratos em floresta tropical úmida. Há também a possibilidade de que estudos posteriores, baseados em maior número de espécies por estrato, aclarem mais o assunto. Em suma, estratos cada vez mais baixos necessitam de menores intensidades de luz para realização da fotossíntese. Os extremos, encontrados no presente trabalho, foram medidos em *Andira unifoliolata* Ducke, árvore emergente, cujo ponto de compensação é de 3.000 lux, e *Cephaelis* sp. com apenas 85 lux. Aparentemente, trata-se do ponto de compensação mais baixo já registrado na literatura. Outros pontos de compensação extremamente baixos foram registrados para plantas do piso da floresta: *Oenocarpus bacaba* Mart. e *Heliconia acuminata* A. Rich., ambas com 102 lux, e *Coussarea*

TABELA 2  
Ponto de compensação de luz em plantas de floresta tropical úmida

Nível da Copa	Espécies	P.C. de luz lux	Média do P.C. de luz lux
Emergente	20 <i>Andira unifoliolata</i> Ducke	3.000	2.310
	19 <i>Licania longistyla</i> (Hook.f.) Fritsch	2.300	
	18 <i>Licania</i> sp.	2.050	
	17 <i>Laetia procera</i> Eichl.	1.900	
1.º Estrato	16 <i>Buchenavia</i> sp.	2.500	1.510
	15 <i>Neea</i> cf. <i>altissima</i> P. & E.	1.450	
	14 <i>Swartzia reticulata</i> Ducke	1.250	
	13 <i>Paypayrola guianensis</i> Aubl.	880	
2.º Estrato	12 <i>Neoxythece</i> sp.	1.850	1.125
	11 <i>Miconia longispicata</i> Triana	1.150	
	10 <i>Sterculia</i> cf. <i>pruriens</i> K. Schum	850	
	9 <i>Pouteria</i> sp.	650	
3.º Estrato	8 <i>Richardella</i> cf. <i>macrophylla</i> (Lam.) Aubr.	1.150	805
	8 <i>Coussarea</i> sp.	1.150	
	7 <i>Naucleopsis caloneura</i> (Hub.) Ducke	920	
	6 <i>Coussarea</i> sp.	700	
	5 <i>Salacia impressifolia</i> (Miers) A.C. Smith	360	
Piso da Floresta	4 <i>Miconia</i> sp.	575	209
	3 <i>Coussarea</i> sp. (plântula)	183	
	2 <i>Heliconia acuminata</i> A. Rich	102	
	2 <i>Oenocarpus bacaba</i> Mart. (plântula)	102	
	1 <i>Cephaelis</i> sp. (plântula)	85	



**Gráfico n.º 1** — Pontos de compensação de espécies segundo sua distribuição no perfil de uma floresta tropical úmida de terra firme. Os retângulos abrangem a faixa de pontos de compensação no respectivo estrato, enquanto os pontos representam as médias dos estratos. As partes pontilhadas dos retângulos se referem a média  $\pm 1$  desvio. As linhas verticais se referem aos pontos de compensação de espécies individuais: 1 — *Cephaelis* sp., 2 — *Oenocarpus bacaba* Mart. (plântula) e *Heliconia acuminata* A. Rich., 3 — *Coussarea* sp. (plântula), 4 — *Miconia* sp. (arbusto), 5 — *Salacia impressifolia* (Miers) A. C. Smith, 6 — *Coussarea* sp., 7 — *Naucleopsis caloneura* (Hub.) Ducke, 8 — *Coussarea* sp. e *Richardella* cf. *macrophylla* (Lam.) Aubr., 9 — *Pouteria* sp., 10 — *Sterculia* cf. *pruriens* K. Schum., 11 — *Miconia longispicata* Triana., 12 — *Neoxythece* sp., 13 — *Paypayrola guianensis* Aubl., 14 — *Swartzia reticulata* Ducke, 15 — *Neea* cf. *altissima* P. & E., 16 — *Buchenavia* sp., 17 — *Laetia procera* Eichl., 18 — *Licania* sp., 19 — *Licania longistyla* (Hook. f.) Fritsch, 20 — *Andira unifoliolata* Ducke.

sp. (plântula) com 183 lux: esses valores muito baixos de ponto de compensação explicam a sobrevivência de espécies que estão permanentemente sob sombra em uma floresta. Para aferir o valor do método também foram estudados os pontos de compensação de plantas econômicas que, quando na floresta, são emergentes, como a castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.) com 2.200 lux, a seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell.) com 2.200 lux e uma espécie de sombra como o guaraná (*Paullinia cupana* H.B.K., var. *sorbilis* Ducke), com 600 lux.

(\*) (Plântula com 0,40-0,80m).

Outra observação interessante foi encontrar muitas plântulas de uma determinada espécie e de poucas plantas adultas da mesma espécie. A plântula nova(\*) de *Coussarea* sp. tem um ponto de compensação de 183 lux. A mesma espécie com 3,0 a 4,0 m de altura exibe 700 lux, e completamente adulta, 1150 lux. É provável que, por necessitar de menor intensidade de luz para a fotossíntese líquida, as plântulas jovens sejam mais abundantes, e que, à medida que a idade da planta avance, haja uma mudança ontogênica no tocante ao aparelho fotossintético ou respiratório.

### 3.0 — MARCHA HORÁRIA DO COMPORTAMENTO ESTOMÁTICO DE ALGUMAS ESPÉCIES DO PISO DA FLORESTA

O piso da floresta, formado por plantas herbáceas, arbustivas e plântulas de várias espécies de árvores, é um estrato adaptado à baixa intensidade luminosa.

As plantas do piso, que estão sob sombra permanente dos estratos superiores, realizam fotossíntese a intensidades luminosas extremamente baixas. A luz que chega ao nível do solo é mais do que suficiente para sobrevivência das espécies do piso da floresta.

Para a realização de fotossíntese, aquelas plantas devem manter os estômatos abertos ou parcialmente abertos durante o dia ou grande parte do dia, a fim de que se processem as trocas de gás carbônico e também de vapor d'água.

#### 3.1 — MATERIAL E MÉTODOS

O comportamento estomático horário da espécie do piso foi medido através da utilização do porômetro de resistência difusiva descrito por Turner *et al.* (1969). Basicamente, o sensor do porômetro é constituído de uma substância altamente higroscópica que absorve vapor d'água evaporado do estômato e da cutícula. Como a resistência que a cutícula oferece ao fluxo de vapor d'água é considerada infinita, praticamente o porômetro de difusão mede a resistência total estomática (resistência do poro estomático + resistência do mesófilo) à difusão do vapor d'água.

No presente trabalho, as resistências medidas se referem ao espaço de tempo necessário para que o ponteiro do galvanômetro oscile entre 4 e 9  $\mu\text{A}$ , sendo portanto relativos e não absolutos (Turner *et al.*, 1969). Uma outra característica que deve ser mencionada é que, quando a deflexão do ponteiro no intervalo 4 a 9  $\mu\text{A}$  for maior que 60 segundos, faz-se a leitura para intervalos menores, aplicando-se posteriormente fatores de correção para o intervalo completo.

As espécies estudadas foram plântulas de *Oenocarpus bacaba* Mart., plantas adultas de *Cephaelis* sp. (mais ou menos 0,40m) e uma

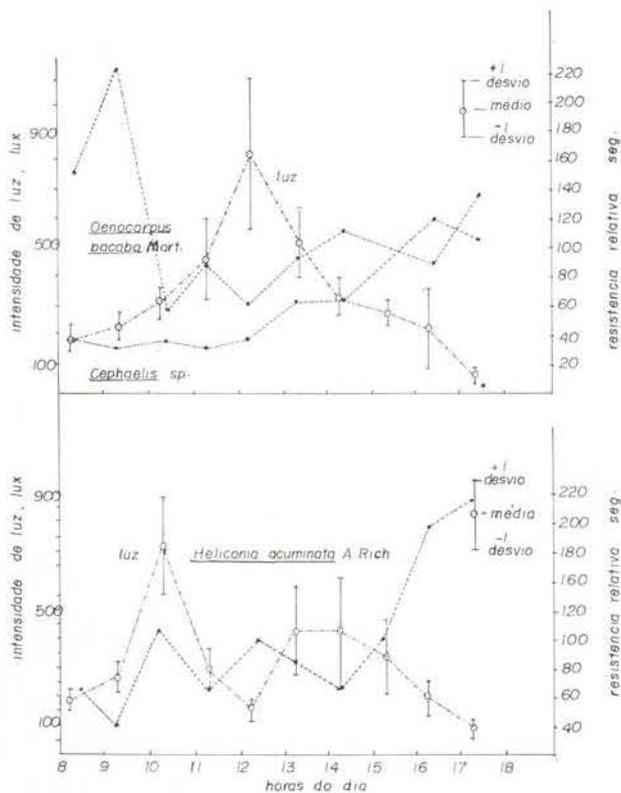
*Heliconia acuminata* A. Rich. de 0,30 a 0,50m de altura. A cada intervalo horário, eram tomadas cinco leituras de folhas diferentes de plantas diversas. Ao mesmo tempo, foram efetuadas dez leituras fotométricas, usando-se o fotômetro *Metrawatt A. G.*, modelo *Metrux-K*. Para testar a resistência difusiva máxima dos estômatos das espécies trabalhadas, foram realizadas três leituras em folhas de cada espécie, conservadas no escuro por três horas. Literalmente, não houve deflexão do ponteiro do galvanômetro, isto significa que a resistência estomática total tendia ao infinito.

Deduz-se, portanto, que, mesmo resistências muito grandes, expressam algum grau de abertura dos estômatos.

#### 3.2 — RESULTADOS

De um modo geral, o gráfico 2 mostra claramente que os estômatos das espécies estudadas estão abertos a intensidades luminosas bem baixas.

No caso de *Oenocarpus bacaba* Mart., houve um aparente aumento na resistência estomática logo após às 9:00 horas, caindo depois bruscamente; a resistência apresentada naquele momento foi bastante maior que a resistência observada às 17:00 horas, quando a intensidade de luz era bem menor. Talvez aquele aumento de resistência seja aleatório. Ainda que se considere aquela resistência como um resultado real, é bem possível que a planta esteja fotossintetizando, uma vez que os estômatos se encontram apenas parcialmente abertos. Como mostra o gráfico número 3, parece que tanto *Oenocarpus bacaba* Mart. quanto *Cephaelis* sp. passam a maior parte do dia com os estômatos abertos e só começam a fechar após às 16:00 horas, mesmo assim, vagarosamente. As medidas efetuadas às 17:00 horas, também mostram que a resistência estomática não foi excessivamente elevada, embora a intensidade luminosa tenha sido inferior a 100 lux. É bom lembrar que estas espécies possuem ponto de compensação de 102 lux e 85 lux respectivamente. Ainda no gráfico 2, abaixo, verifica-se que em *Heliconia acuminata* A. Rich., ocorre também o mesmo fenômeno.



**Gráfico n.º 2** — Marcha horária do comportamento estomático de espécies do piso da floresta (permanente-mente sombreadas), em relação à intensidade de luz. Resistências difusivas estimadas segundo Turner et al. (1969). Dados de *Oenocarpus bacaba* Mart. e *Cephaelis* sp. tomados a 12-06-75. Dados de *Heliconia acuminata* A. Rich., tomados a 13-06-75.

Interessante é que, durante o estudo com esta espécie, o dia tornou-se completamente nublado após às 10:00 horas e que, ao meio-dia, a intensidade luminosa caiu drasticamente para 150 lux, no entanto a resistência estomática permaneceu mais ou menos baixa. Os estômatos começam a fechar após às 15:00 horas, de maneira lenta. Deve-se lembrar também que, de acordo com o raciocínio anterior, mesmo às 17:00 horas, os estômatos não estão completamente fechados. Talvez nos dias ensolarados, os estômatos se fechem ainda mais tarde. O ponto de compensação desta espécie foi de 102 lux.

Concluindo, pode-se dizer que as espécies do piso da floresta tropical úmida de terra firme mantêm os estômatos completamente abertos durante todo o dia ou grande parte do dia;

para tanto necessitam de intensidades luminosas bem baixas. Daí a manutenção das espécies que estão permanentemente sob a sombra de todos os demais estratos.

É bem provável que a fotossíntese líquida se processe mesmo com os estômatos semi-abertos, a julgar pelos dados de ponto de compensação de luz e pelo gráfico 2.

#### 4.0 — DESENVOLVIMENTO DE TENSÃO DE ÁGUA EM ALGUMAS ESPÉCIES DA FLORESTA

A tensão da água nas plantas foi avaliada através do fitotensiômetro descrito por Alvim (1974). Trata-se de um aparelho simples, mas de grande sensibilidade.

Nesta pesquisa, foram determinadas as tensões de água em diferentes espécies florestais para analisar seus comportamentos durante o dia (período de 10 horas).

Na região amazônica, a estação seca é muito curta, e como não há falta de água no solo, espera-se que o fluxo seja contínuo o ano todo. Isto parece ser verdade uma vez que suas plantas mantêm os estômatos abertos durante todo o dia. Noutras regiões mais secas, com déficit de água no solo, as espécies mantêm os estômatos cerrados durante o período diário de maior insolação, ou derrubam todas as folhas, evitando perda de água por transpiração.

Analisando a floresta como um todo, nota-se que sempre existem plantas com folhas, as espécies emergentes derrubam-nas de uma só vez, mas as plantas de sombra as fazem parcialmente e isto é muito importante sob o ponto de vista da produtividade fotossintética e da transpiração total.

Possivelmente, as árvores dos estratos superiores desenvolvem ou suportam maiores tensões de água (menor potenciais hídricos) que as dos estratos inferiores, por sofrerem mais diretamente as variações dos fatores meteorológicos que as últimas. Aparentemente, as árvores dos estratos mais superiores formam uma espécie de "tampão" em relação aos estratos inferiores, no sentido de que amenizem as oscilações dos fatores meteorológi-

cos. Em árvores do ecossistema amazônico, Scholander & Oliveira Peres (1968) realizaram mensurações de tensão desenvolvida no xilema, fazendo, inclusive, comparação entre árvores de ambiente de terra firme, de plantas cultivadas e de plantas de igapó.

#### 4.1 — MATERIAL E MÉTODOS

O fitotensiômetro é um dispositivo que consta de um reservatório de natureza elástica, contendo um líquido colorido acoplado a um tubo de vidro, no qual o líquido permanece a um determinado nível. Afixa-se o aparelho à planta através de uma fita de alumínio que, bem ajustada, envolve o reservatório e o caule. Qualquer oscilação no diâmetro ou circunferência do tronco pressiona o reservatório, fazendo com que varie o nível do líquido na coluna de vidro. Paralelamente, também, são tomadas fitotensiômetros — testemunhas que, no caso, foram ajustados a tubos de plásticos, a fim de que o efeito de dilatação da fita, do líquido e de evaporação deste possam ser separados da contração ou dilatação do tronco. Kozłowski (1972), em recente revisão bastante compreensível, mostra que as variações de diâmetro ou circunferência do tronco reflete claramente o "status" de água na planta, o que avaliza perfeitamente o método utilizado.

Foram estudadas 6 espécies que, presumivelmente, pertenciam a estratos diferentes: *Stryphnodendron racemiferum* (Ducke) W. Rodr., emergente, *Swartzia reticulata* Ducke, 1.º estrato, *Buchenavia* sp., e *Eschweilera odora* (Poepp.) Miers, 2.º estrato, *Miconia pirifolia* Naud. e *Coussarea* sp., do piso da floresta. Foram feitas leituras horárias da altura das colunas das 8:00 horas às 18:00 horas durante um dia ensolarado e durante um dia nublado.

#### 4.2 — RESULTADOS

Os gráficos 3, 4 e 5 mostram as tensões internas desenvolvidas nas plantas, em forma de contração da circunferência dos troncos. Nota-se, claramente que, em dia ensolarado, as tensões internas desenvolvidas são bem maio-

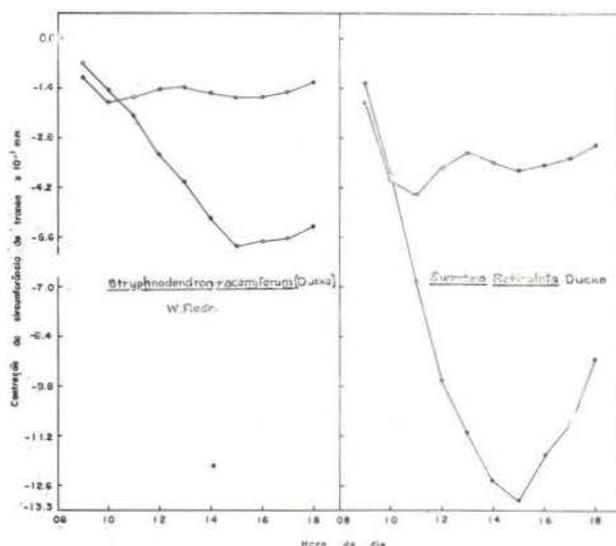


Gráfico n.º 3 — Marcha horária da tensão de água (hidratação da casca) tomada com o fitotensiômetro de Alvim (1974) e expressa em oscilação da circunferência do tronco, de *Stryphnodendron racemiferum* (Ducke) W. Rodr. e *Swartzia reticulata* Ducke, ambas do primeiro estrato de uma floresta tropical úmida. Postos cheios: dia ensolarado (12-06-75). Postos vazios: dia nublado (13-06-75).

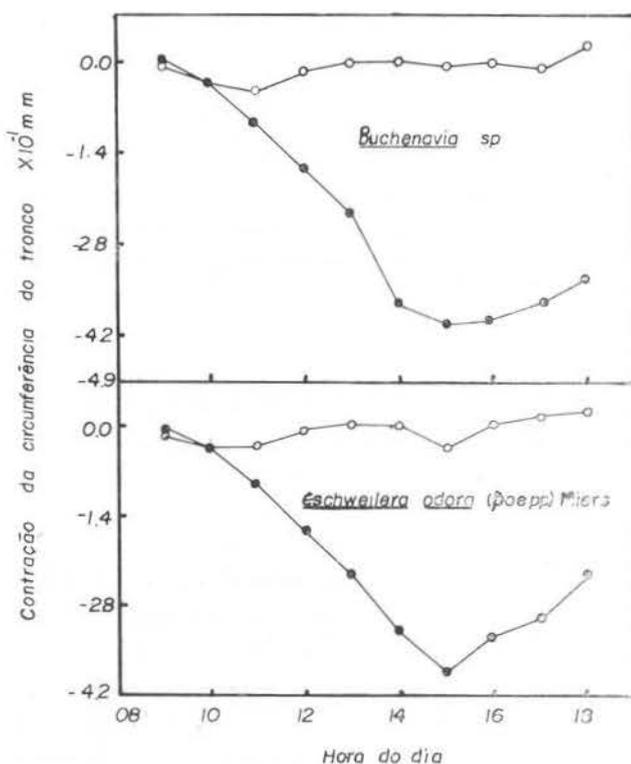
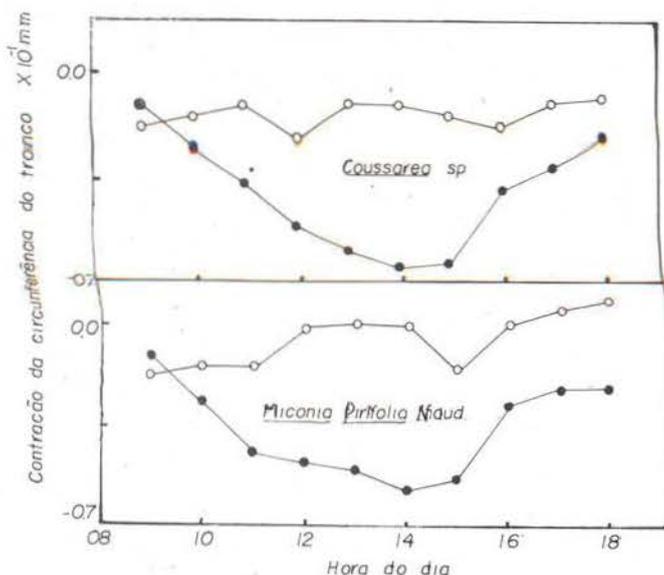


Gráfico n.º 4 — Marcha horária da tensão de água (hidratação da casca) tomada com o fitotensiômetro de Alvim (1974) e expressa em oscilação da circunferência do tronco, de *Buchenavia* sp. e *Eschweilera odora* (Poepp.) Miers, ambas do primeiro estrato de uma floresta tropical úmida. Postos cheios: dia ensolarado (12-06-75). Postos vazios: dia nublado (13-06-75).



**Gráfico n.º 5** — Marcha horária da tensão de água (hidratação da casca) tomada com o fitotensiômetro de Alvim (1974) e expressa em oscilação da circunferência do tronco, de *Coussarea sp.* e *Miconia pirifolia Naud.*, ambas do primeiro estrato de uma floresta úmida. Postos cheios: dia ensolarado (12-06-75). Postos vazios: dia nublado (13-06-75).

res que em dias nublados, quando as variações são mínimas. Às 8:00 horas de um dia ensolarado, a tensão de água é mínima e a circunferência do tronco, máxima; considerou-se neste ponto uma tensão igual a zero, a partir do qual o abaixamento da coluna (redução da circunfe-

rência do tronco) indicaria o progresso horário da tensão. Observa-se que a tensão aumenta progressivamente, alcançando o máximo às 14:00 horas (*Coussarea sp.* e a *Miconia pirifolia Naud.*) ou às 15:00 horas (as outras espécies estudadas). A partir daí, a tensão começa a diminuir progressivamente.

Naturalmente, as tensões máximas ou mínimas desenvolvidas nas folhas ocorrem antes que se verifiquem a correspondente contração ou dilatação do tronco. Alvim (1974) sugere que o fenômeno é devido à resistência que a casca das plantas oferece ao fluxo de água das folhas para o lenho (Histeresis).

De qualquer forma leva um certo tempo a gradiência de potenciais hídricos estabelecida entre as folhas e o resto do sistema condutor de água. O fato implica em que as tensões reais desenvolvidas nas folhas se verificam de 1 a 2 horas antes da resposta correspondente do tronco.

A tabela 3 apresenta as contrações máximas das circunferências dos troncos, observadas durante o estudo.

À primeira vista, pode parecer que as espécies que sofreram maiores contrações assim se comportaram por possuírem troncos com maiores secções. Exame detalhado mostra que *Swartzia reticulata* Ducke, com 0,78m, contraiu a circunferência do tronco de 1,302 mm,

**TABELA 3** — Contrações máximas dos diâmetros dos troncos observados em plantas de floresta úmida de terra firme. As contrações máximas representam as mínimas alturas das colunas no fitotensiômetro de Alvim (1974). Data da observação 12-06-75.

Espécies	Altura m	Circunferência cm	Contração mmx10 <sup>1</sup>
<i>Stryphnodendron racemiferum</i> (Ducke) W. Rodr.	22	98,0	5,88
<i>Swartzia reticulata</i> Ducke	18	78,0	13,02
<i>Buchenavia sp.</i>	17	85,0	4,06
<i>Eschweillera odora</i> (Poepp.) Miers	15	59,0	3,85
<i>Coussarea sp.</i>	2	13,5	0,658
<i>Miconia pirifolia</i> Naud.	2	11,0	0,657

ao passo que *Stryphnodendrom racemiferum* (Ducke), W. Rodr. com 0,98 m, contraiu 0,588 mm e *Buchenavia* sp. que, com 0,85 m, contraiu 0,406 mm. Parece então haver uma maior correlação entre a tensão desenvolvida pela planta e a altura do que com a circunferência do tronco. Sendo assim, as árvores dos estratos que estão abaixo. Isso se deve a que sofrem mais diretamente os efeitos dos fatores meteorológicos. Poder-se-ia pensar que há uma seleção no sentido de que árvores de estratos superiores desenvolvessem a habilidade de suportar maiores tensões internas que as dos estratos inferiores.

#### 5.0 — RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA EM RELAÇÃO A DEFICITS DE ÁGUA EM ALGUMAS ESPÉCIES DA FLORESTA

À medida que as folhas de uma planta perdem água, o potencial hídrico vai diminuindo e as células-guardas dos estômatos vão-se, progressivamente, fechando. Certas espécies suportam baixos potenciais hídricos antes que a resistência estomática seja máxima, enquanto outras fecham os estômatos a, relativamente, altos potenciais. As espécies que oferecem maior resistência ao fechamento dos estômatos com o abaixamento do potencial hídrico são capazes de suportar maiores tensões de água que as que fecham os estômatos com leves deficits de água. Sabe-se que as árvores de estratos superiores suportam maiores tensões internas que as dos estratos inferiores. Uma boa maneira de testar que tensões máximas suportam as espécies dos diversos estratos, consiste em determinar qual o potencial hídrico ou a faixa de potencial hídrico em que fecham os estômatos. Segundo Parker (1949), uma redução também da razão raiz/folha diminui a transpiração.

#### 5.1 — MATERIAL E MÉTODOS

Ramos de diversas espécies foram coletados, após o que a porção distal era cortada sob água. Mais ou menos depois de uma hora, procediam-se as medições da resistência estomática e do potencial hídrico das folhas a intensidades luminosas altas. Os ramos eram então retirados do recipiente com água e dei-

xados ao ar para que houvesse deficit progressivo de água. A intervalos determinados, eram medidos a resistência estomática e o potencial hídrico, até que a resistência mostrasse tendência ao infinito. Para determinação das resistências estomáticas, utilizou-se o porômetro ventilado de resistência difusa (Turner *et al.*, 1969), da maneira já mencionada. O potencial hídrico do xilema foi medido de acordo com a técnica desenvolvida por Scholander *et al.* (1965).

O fundamento desse método consiste em que, quando se secciona um ramo ou uma folha de uma planta, há uma liberação da tensão da água e o menisco se retrai. Se for aplicada uma pressão ao ramo ou à folha, que faça o menisco retornar ao nível do corte, essa pressão é considerada como sendo igual ao potencial hídrico do xilema antes do seccionamento. No caso, o ramo ou a folha é hermeticamente fechado em uma câmara de uma bomba de pressão (PMS Instrument Company, Model 1.000), deixando-se apenas o pecíolo ou parte do ramo fora da câmara.

Aplicando-se vagarosamente nitrogênio gasoso à câmara, nota-se que, à determinada pressão, forma-se um filme de bolhas líquidas ao nível do corte do pecíolo ou do ramo. A pressão, observada no momento exato em que o filme de bolhas aparece, corresponde ao potencial hídrico.

As espécies estudadas foram:

*Corythophora rimosa* W. Rodr., (emergente), *Eschweilera amara* (Aubl.) Ndz., *Paypayrola guianensis* Aubl., *Swartzia reticulata* Ducke, (1.º estrato), *Salacia impressifolia* (Miers) A. C. Smith, (3.º estrato), *Pouteria* sp., *Sterculia* cf. *pruriens* K. Schum., *Miconia longispicata* Triana, (2.º estrato), *Coussarea* sp. (adulta), (3.º estrato), *Coussarea* sp. (plântula), *Heliconia acuminata* A. Rich., (piso da floresta).

#### 5.2 — RESULTADOS

Os gráficos 6 a 16 demonstram que, de modo geral, as plantas estudadas não desenvolvem tensões extremas, confirmando o espe-

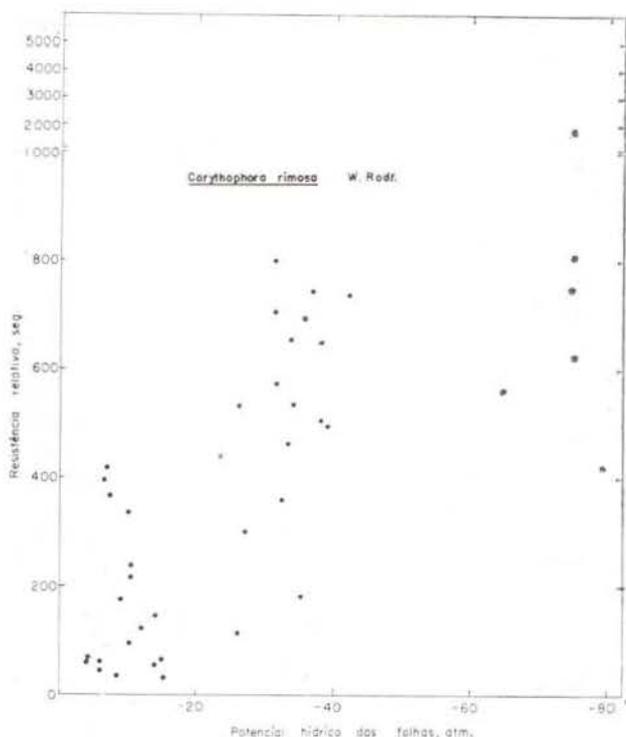


Gráfico n.º 6 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa, segundo Turner et al., 1969), de folhas de *Corythophora rimosa* W. Rodr.

$$Y = -159,19 + 21,91x$$

rado para um ambiente chuvoso e úmido. Apenas no caso de *Corythophora rimosa* W. Rodr., foram observados valores superiores a 60 atmosferas, e mesmo assim, em apenas cinco folhas. Ainda que o número de espécies estudadas fosse reduzido, pode-se sugerir que as plantas de floresta tropical úmida dificilmente desenvolvem tensões superiores a 35 atmosferas. Ressalta-se, ainda, o fato de que, entre os ramos terem suas extremidades retiradas da água para que houvesse deficit progressivo até o término do estudo com cada planta, houve um espaço de tempo de, no mínimo, seis horas. Isso prova mais uma vez que as plantas do ambiente sob estudo não exibem grandes tensões. Por outro lado, como sugeriram Tobiessen & Kana (1974) em tipo de estudo mais ou menos semelhante, muito dificilmente as plantas em apreço, quando em condições naturais, desenvolvem tensões máximas iguais às observadas; possivelmente, durante o transcurso de um dia,

Alguns aspectos...

as tensões são bem mais baixas que as registradas neste trabalho. Com relação à tensão máxima desenvolvida pelas plantas em estudo, ou melhor, tensão máxima que as plantas são capazes de suportar, os gráficos 6 a 16 mostram que umas plantas fecham os estômatos à tensão relativamente baixa, impedindo que a tensão aumente com conseqüente recuperação da turgescência enquanto outras o fazem a tensões relativamente altas. Aquelas figuras ainda mostram que foram obtidos alguns pontos espúricos, principalmente nos dados de *Paypayrola*, *Corythophora* e *Swartzia*, com potenciais hídricos respectivamente abaixo de — 20, — 40 e — 30 atmosferas. Esses dados espúricos talvez devam ser desprezados.

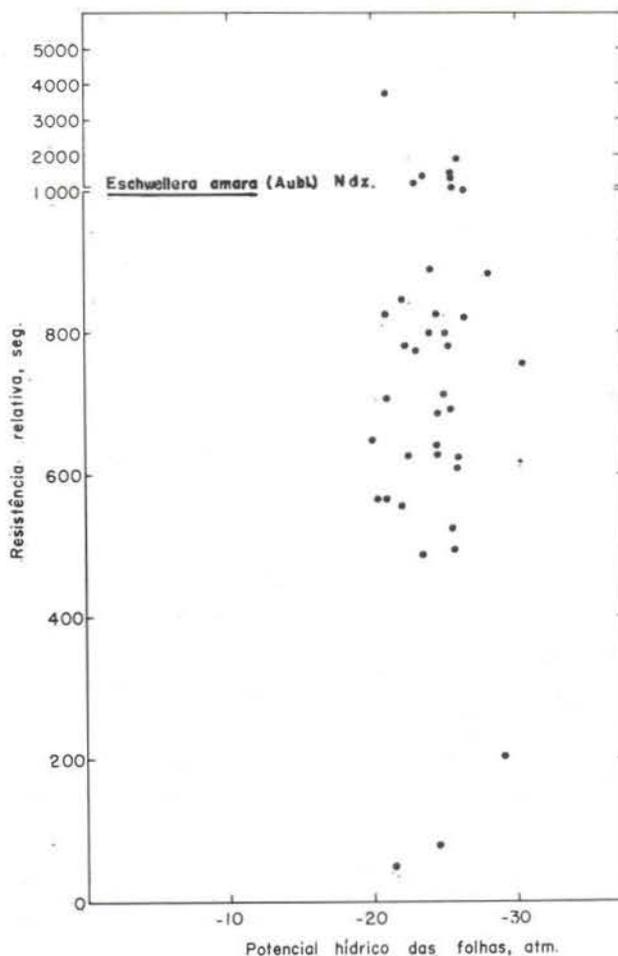


Gráfico n.º 7 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al. 1969) de folhas de *Eschweilera amara* (Aubl.) Ndz.

$$Y = 180,44 + 19,04x$$

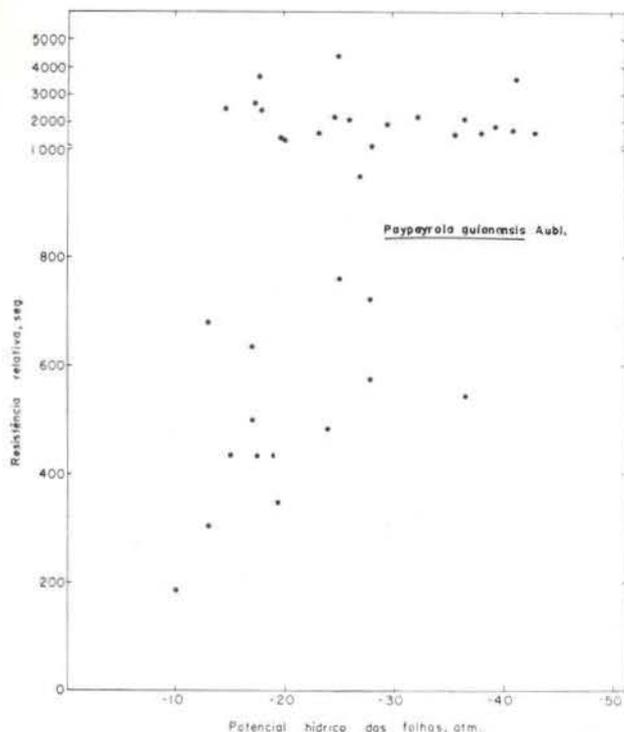


Gráfico n.º 8 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) de folhas de *Paypayrola guianensis* Aubl.  
 $Y = 226,53 + 14,81x$

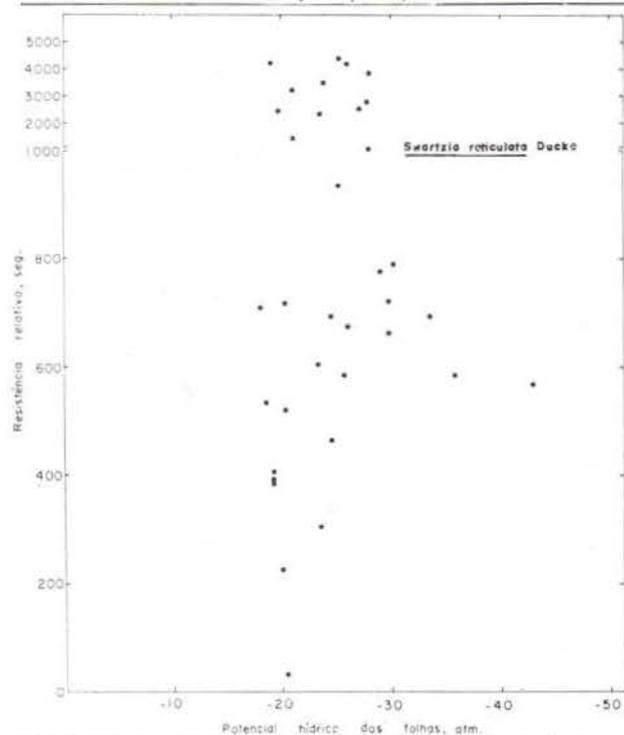


Gráfico n.º 9 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) de folhas de *Swartzia reticulata* Ducke.  
 $Y = 41,05 + 20,08x$

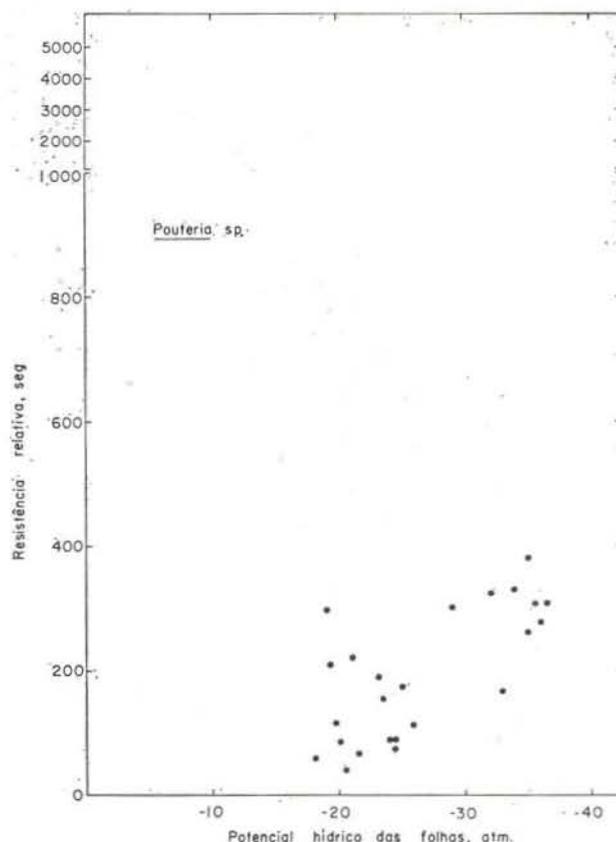


Gráfico n.º 10 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) de folhas de *Pouteria* sp.  
 $Y = 117,70 + 12,41x$

A tabela 4, obtida nos gráficos 6 a 16, apresenta os potenciais hídricos das diversas espécies estudadas a partir dos quais os estômatos das respectivas espécies estão completamente fechados.

Esses potenciais hídricos "críticos" variam de  $-16$  a  $-36$  atmosferas. Não se observa qualquer correlação entre a tensão que a planta é capaz de desenvolver, conservando os estômatos abertos, com a altura das plantas ou posição no estrato. *Heliconia acuminata* A. Rich., do piso da floresta, fecha os estômatos quando a folha atinge um potencial hídrico de  $-18$  atm; isto é explicável por se tratar de espécie heliófila; *Paypayrola guianensis*, árvore de 21 m de altura, pertencente ao primeiro estrato, fecha os estômatos a um potencial mais alto de  $-16$  atmosferas.

TABELA 4 — Potenciais hídricos de espécies de floresta tropical úmida de terra firme, a partir do qual os estômatos se fecham completamente.

Espécies	Altura m	Estrato Arbitrário	Potencial hídrico "crítico" atm.
<i>Corythophora rimosa</i> W. Rodr.	27	Emergente	-36
<i>Eschweilera amara</i> (Aubl.) Ndz.	24	1.º	-25
<i>Paypayrola guianensis</i> Aubl.	21	1.º	-16
<i>Swartzia reticulata</i> Ducke	20	1.º	-24
<i>Pouteria</i> sp.	12	2.º	-34
<i>Sterculia</i> cf. <i>pruriens</i> K. Schum.	10—12	2.º	-18
<i>Miconia longispicata</i> Triana	10—12	2.º	-24
<i>Salacia impressifolia</i> (Miers) A.C. Smith	9	3.º	-25
<i>Coussarea</i> sp. (adulta)	6	3.º	-22
<i>Coussarea</i> sp. (plântulas)	0,40—0,80	Piso	-23
<i>Heliconia acuminata</i> A. Rich	0,40—0,80	Piso	-18

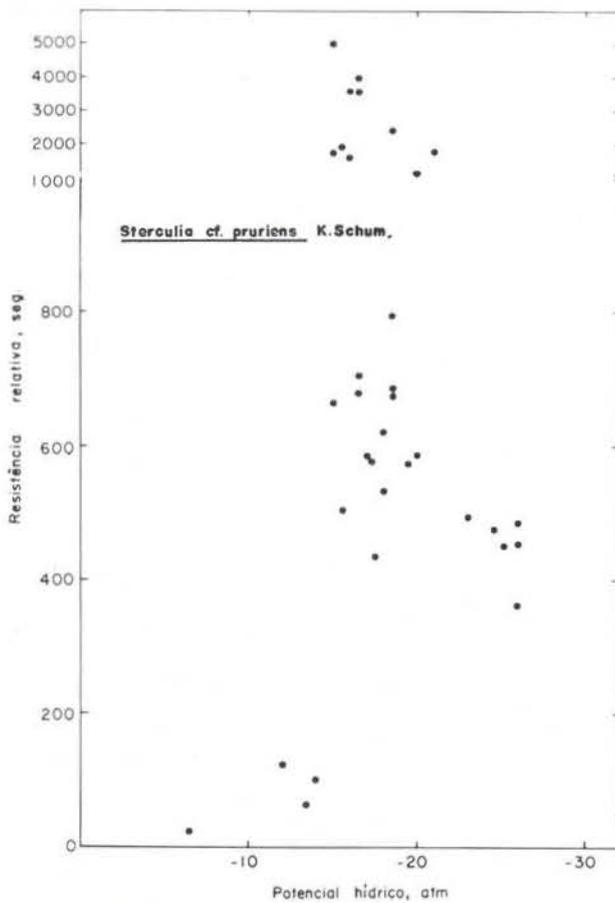


Gráfico n.º 11 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) de folhas de *Sterculia* cf. *pruriens* K. Schum., árvore de 10 a 12 m.

$$Y = 124,92 + 18,80x$$

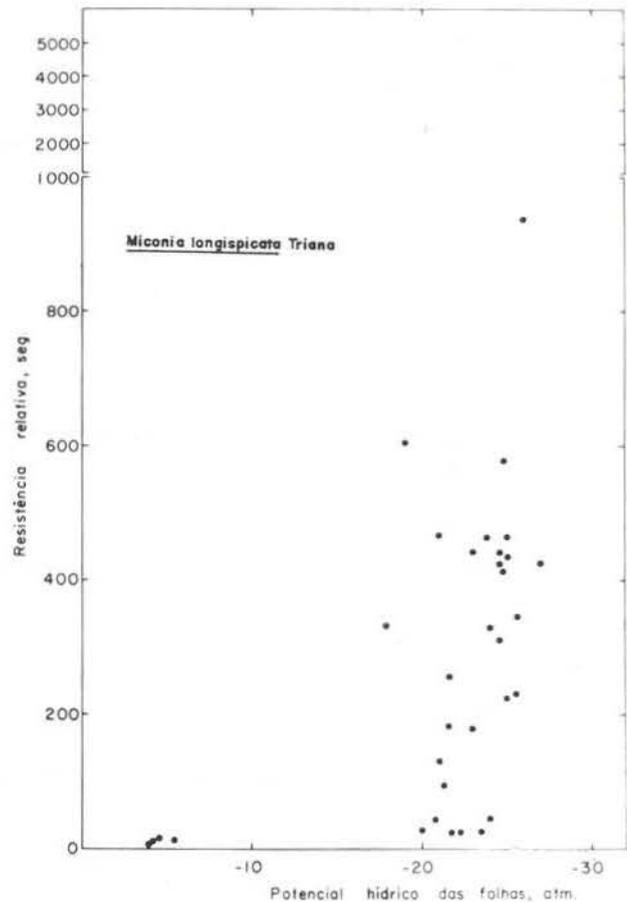


Gráfico n.º 12 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) folhas de *Miconia longispicata* Triana, árvore de 10 a 12 m.

$$Y = 97,21 + 17,68x$$

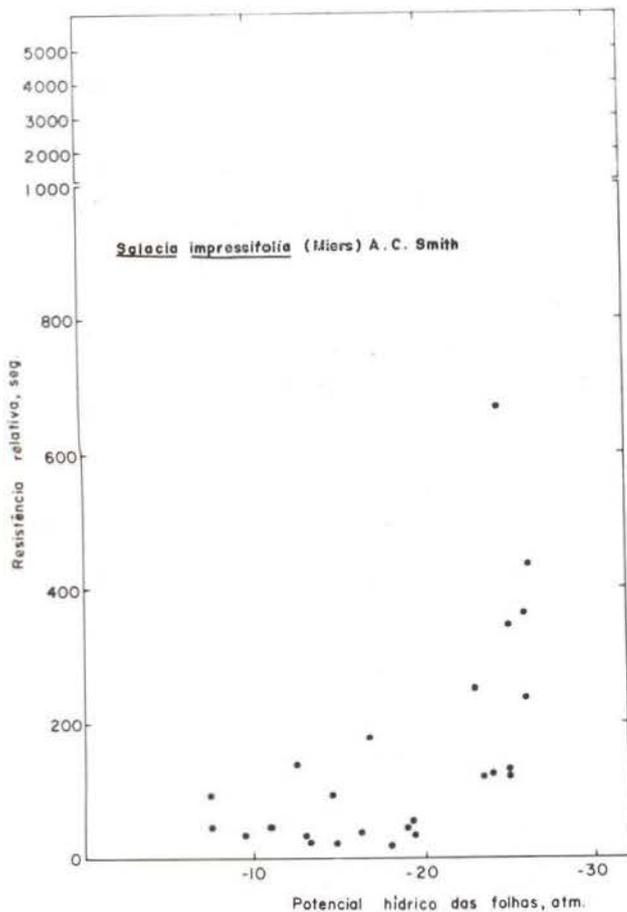


Gráfico n.º 13 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) de folhas de *Salacia impressifolia* (Miers A. C. Smith).

$$Y = 144,79 + 15,74x$$

Pelos resultados anteriores, observa-se que, em considerações naturais, as plantas dos estratos superiores suportam maiores tensões no decorrer de um dia que as plantas dos estratos inferiores. A tabela 4 mostra que algumas plantas dos estratos superiores não são capazes de desenvolver grandes tensões, enquanto há plantas nos estratos inferiores capazes de suportar altas tensões.

O fato sugere que as plantas de estratos superiores desenvolvem maiores tensões em condições naturais por sofrerem mais diretamente a ação dos fatores ambientais (radiação solar, temperatura e luz) que as dos estratos inferiores. Ao mesmo tempo, os estratos su-

periores amenizam a ação daqueles fatores, impedindo então que as plantas dos estratos inferiores desenvolvam tensões maiores do que exibem no transcurso do dia. Pode-se deduzir, então, que não houve uma seleção na floresta tropical úmida de terra firme (quanto a deficits de água) no sentido de que as plantas dos estratos superiores suportem maiores tensões que as dos estratos inferiores. Um fato interessante, que mostra não haver influência na habilidade de suportar altas tensões, manutenção e sobrevivência numa floresta tropical úmida, se prende ao caso de *Coussarea* sp.. O gráfico n.º 1 mostra haver uma transformação ontogênica com respeito ao ponto de compensação de luz, pela qual uma planta adulta ne-

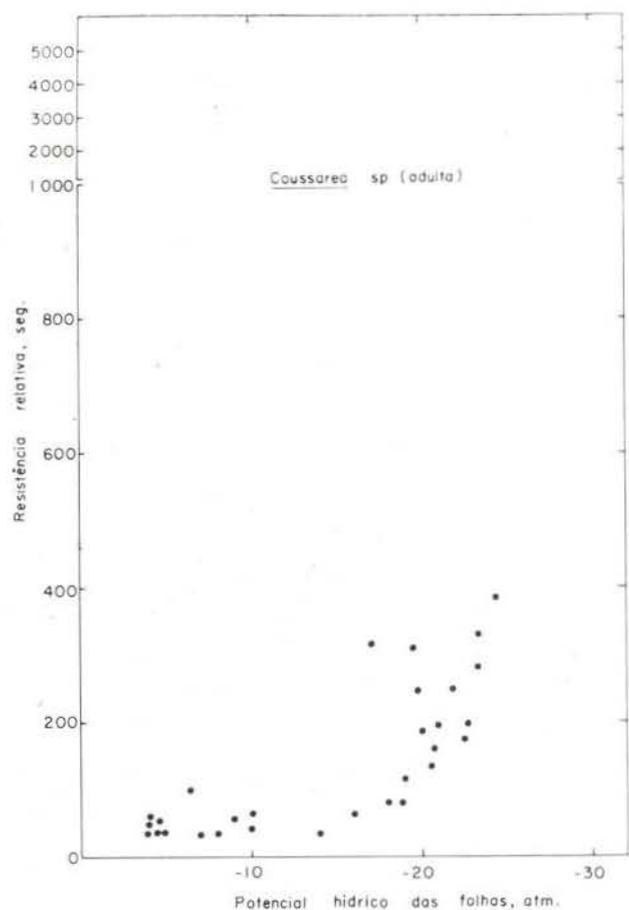


Gráfico n.º 14 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) de folhas de *Coussarea* sp. (planta adulta de 6m).

$$Y = 596,14 - 22,95x$$

cessita de uma maior intensidade de luz que uma planta mais jovem ou uma plântula para apresentar fotossíntese líquida.

A tabela n.º 4, por outro lado, demonstra quase não haver modificação da tensão que a planta é capaz de suportar.

Na ordem decrescente, seguem-se, dentre as espécies estudadas, as que sofrem maior desidratação dos tecidos foliares, conservando os estômatos abertos :

*Corythophora rimosa* W. Rodr. > *Pouteria* sp > *Eschweilera amara* (Aubl.) Ndz = *Salacia impressifolia* (Miers) A. C. Smith > *Swartzia reticulata* Ducke = *Miconia longispicata* Triana. > *Coussarea* sp. (plântula) > *Coussarea*

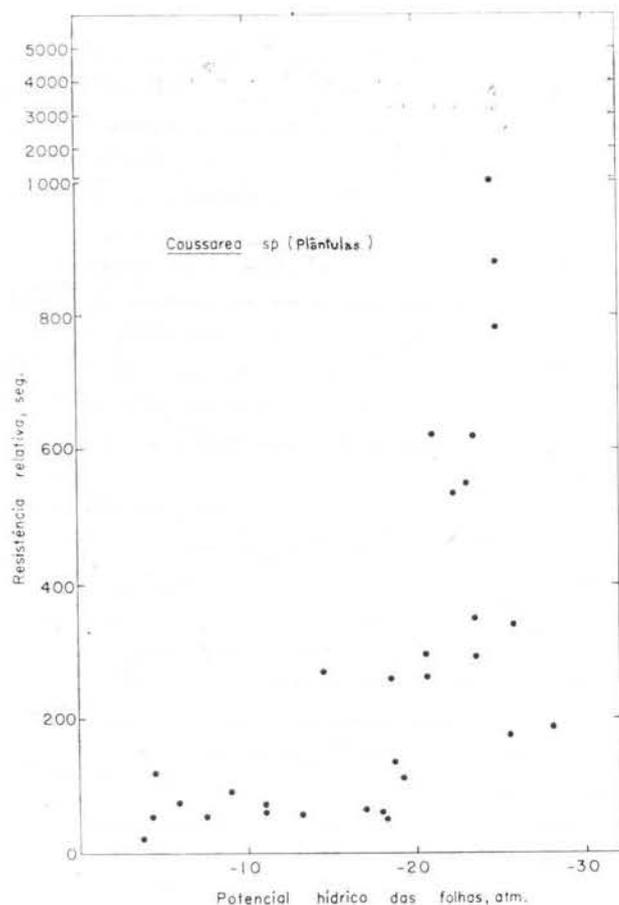


Gráfico n.º 15 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) de folhas *Coussarea* sp. (plântulas de 0.40-0.80m).

$$Y = 141,83 + 24,56x$$

Alguns aspectos...

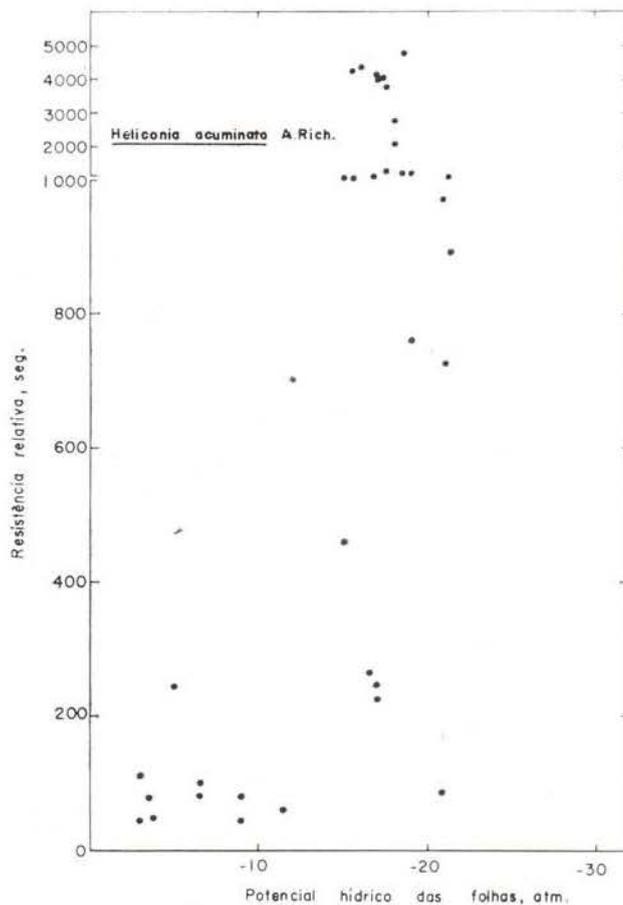


Gráfico n.º 16 — Efeito de deficits progressivos de água (potenciais hídricos medidos de acordo com Scholander et al., 1965) sobre o comportamento estomático (resistência relativa segundo Turner et al., 1969) de folhas de *Heliconia acuminata* A. Rich. (de 0.40-0.60m de altura, planta adulta).

$$Y = 102,23 + 33,43x$$

sp. (adulto) > *Heliconia acuminata* A. Rich. = *Sterculia* cf. *pruriens* K. Schum. > *Paypayrola guianensis*, Aubl.

A reta de regressão  $Y = a + bx$  foi calculada pelas equações abaixo :

$$Y = Na + \frac{\sum xy}{\sum x^2} x$$

## 6.0 — CONCLUSÕES

Depois deste levantamento de dados e suas avaliações, concluiu-se que a diversidade de espécies vem mantendo a floresta em clímax. Não há possibilidades de ocorrer um de-

sequilíbrio por predadores ou doenças, só pela ação do homem. Nas florestas tropicais úmidas existem muitas adaptações morfofisiológicas causadas por pressão de seleção natural, ora regendo a dinâmica do fluxo de energia, dentro do ecossistema.

Com os conhecimentos das intensidades luminosas e pela estratificação da massa foliar da floresta, pode-se determinar o ponto de compensação de luz, para tal foi usada a solução de Kauko & Carlberg (1935). As plantas dos estratos inferiores estão realizando a fotossíntese a partir de 85 lux, aumentando gradativamente até 3.000 lux para as plantas emergentes. Os resultados estão na tabela n.º 2 e gráfico n.º 1. Os valores mais representativos para cada estrato são as médias, dados em lux, que variam em função das alturas dos estratos.

A terceira parte foi a determinação da marcha diária do comportamento estomático das espécies do piso florestal. Fez-se as medições da resistência estomática em 3 espécies mais comuns do piso da floresta durante o dia e mediu-se, ao mesmo tempo, a luz. Os resultados estão no gráfico n.º 2. Pode-se afirmar que as plantas mantêm os estômatos abertos durante o dia todo, mesmo com a baixa intensidade de luz que é transmitida. Deste modo parece que o mínimo de 85 lux provoca a abertura dos estômatos, para as plantas dos estratos sombreados.

Também, mediu-se o desenvolvimento de tensão de água do tronco das árvores. De acordo com os resultados, a perda de água (contração) se dá durante o dia, quando os estômatos estão abertos; tem sua maior contração às 15:00 horas. Parece que sua maior dilatação se dá às 7:00 horas da manhã. Algumas espécies não mostraram resultados significantes, porque se tratava de exemplares do piso da floresta de diâmetro e copa muito reduzidos. Os resultados estão nos gráficos 3, 4 e 5.

Por último, mediu-se a resistência estomática de plantas de vários estratos em relação a deficits de água. Desejava-se saber até que ponto de deficits de água as plantas mantinham os estômatos abertos ou semiabertos (gráficos 6 a 16). Os resultados mostraram que plantas

emergentes desenvolvem maiores tensões hídricas que as plantas dos estratos inferiores porque estão sujeitas à ação direta dos fatores ambientais, como a luz, temperatura e vento.

De um modo geral, o presente trabalho pretende despertar o interesse das instituições de pesquisas para esse tipo de estudo. Naturalmente, as informações apresentadas são bastante preliminares e cada uma delas se constitui em campos de estudo bastante amplos. O trabalho em si tratou de explicar algo de relações fóticas e hídricas associadas à sobrevivência e manutenção das espécies nos diversos estratos, principalmente no piso da floresta.

#### AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que, ligados direta ou indiretamente às instituições como: INPA, EMBRAPA, CEPLAC, FUFMT, FUFAM, CNPq, que contribuíram materialmente para a execução deste trabalho e especialmente ao Dr. José Manoel Fontanillas Fragelli, ex-Governador do Estado de Mato Grosso e ao Dr. Gabriel Novis Neves, Magnífico Reitor da Universidade Federal de Mato Grosso, pela oportunidade e atenção dispensadas a minha formação; ao Dr. Paulo de Almeida Machado e ao Dr. Warwick Estevam Kerr, pelo esforço, dedicação, persistência, amor pelas causas amazônicas e pelo que conseguiram formar de mim; ao Dr. Ghillean T. Prance, Diretor do Curso de Botânica Tropical, pela sólida base cultural proporcionada aos seus discípulos, particularmente extensiva à sua família; Dr. Paulo de T. Alvim pela orientação deste; ao Dr. Raimundo S. Barros pelo esforço e dedicação com que conduziu os trabalhos de pesquisa; Dr. Luiz Carlos Guerra Victorino, da Secretaria da Agricultura do Estado de Mato Grosso, Dr. Atílio Ourives e a Dra. Jane B. Gouvea, da Universidade Federal de Mato Grosso, pelo valioso apoio que me deram durante a realização deste Curso; ao Dr. Ronald Alvim, Dr. Karl Wilhelm Seeschaaf, Dra. Linda Caldas pela valiosa colaboração científica prestada na correção e a todos os professores do Curso. À Sra. Algenir Ferraz Suano, à Secretária do Curso, Sra. Osmarina Santos de Oliveira, aos meus amigos do INPA, que participaram

da minha luta cotidiana; aos Srs. Dionísio Fernandes Coelho, Osmarino Pires Monteiro e José Ferreira Ramos por toda ajuda prestada; e finalmente aos Srs. Antonio Carlos da Costa Pinto e Luiz Carlos de Almeida, pelo apoio que me deram durante os trabalhos no Campus de Pesquisa da CEPLAC.

### Summary

In this paper, ecophysiological parameters of some Tropical Rain Forest species on terra firme were measured. The data obtained was correlated to the soil descriptions of Falesi et al. (1969), and the inventory of the study area done by Prance et al. (1975). The parameters considered were light, light compensation point, stomatal behavior of species of the lower stratum of the forest, stomatal behavior in relation to water deficit, and the shrinking and swelling of the trunks of some forest species. Light interception by the canopy was determined to be 98.63% with penetrance to the lower stratum (measured at 1.3 m from the ground) of only 1.37% of the light available above the canopy. The leaf area Index was determined as 6,60 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>, within the expected range for this type of forest. It was shown that plants in the lower (shade) stratum were able to photosynthesize with low light intensities (85-575 lux). The data on light compensation points for other canopy layers and emergents showed that for these, photosynthesis occurred at intensities of between 1.900 and 3.000 lux. It was also shown that stomata of plants on the lower stratum are open during the whole day or most of it, and do not require high light intensities to open. Water loss and uptake in the bark of tree species was also studied, and it was shown that exposure to light, the size of the crown, and the diameter of the trunk have a marked influence on the results. Finally, stomatal behavior was studied, showing that emergents have high stomatal resistance to water loss, while plants in the shade have little stomatal resistance. It was also observed that some shade plants have high stomatal resistance when the stomata are almost closed.

### BIBLIOGRAFIA CITADA

- ALVIM, P. DE T.  
 1974 — Studies on water relations and trunk growth of cacao by means of a new type of dendrometer. *Plant Physiology*, Annual Supplement. Technical Communication, 312: 55.  
 1975 — Ecophysiology of cacao — in: Alvim, P. de T. *Ecophysiology of Tropical Crops*,

Vol. II. International Symposium of Tropical Crops, Manaus (Brasil). Communication Division of CEPLAC. Itabuna (Brasil), 53 p.

- ANDERSON, M.C.  
 1971 — Radiation and Crop Structure. in: Sesták, Z., Catsky, J. & Jarvis, P.G. (ed.). *Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods*. The Hague, Dr. W. Junk Publishers, 412-466.  
 DESMARIS, A.P. & HELMUTH, B.T.  
 1970 — Effects of Cs-137 radiation on vegetation structure and optical density at El-Verde. in: Odum, H.T. & Pigeon, R.F. (ed.). *A Tropical Rain Forest Book 3, Chapter D-2*. Springfield, Virginia, National Technical Information Service, U.S. Department of Commerce, D-77 a D-102.  
 FALESI, I. & RODRIGUES DA SILVA, B.N., ET ALII  
 1969 — Os solos da área Manaus-Itacoatiara. Série Estudos e Ensaios n.º 1. Secretaria de Produção do Amazonas. IPEAN.  
 FEDERER, C.A. & TANNER, C.B.  
 1966 — Spectra; distribution of light in the forest. *Ecology*, 47: 555-560.  
 HALLÉ, F. & OLDEMAN, R.A.A.  
 1970 — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson. Paris. 178 p.  
 JANZEN, D.H.  
 1970 — Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104:501-528.  
 JOHNSON, P.L. & ATWOOD, D.M.  
 1970 — Aerial sensing and photographic Study of the El Verde Rain Forest. in: Odum, H.T. & Pigeon, R.F. (ed.). *A Tropical Rain Forest*. Book I, Chapter B-5. Springfield, Virginia, National Technical Information Service, U.S. Department of Commerce, D-63 a D-78.  
 JORDAN, C.F.  
 1966 — Derivation of leaf — área index from quality of light on the forest floor. *Ecology* 50(4): 663-666.  
 KAUKO, Y. & CARLBERG, J.J.  
 1935 — Praktische Ausführung der Kohlensäurebestimmung in Gasgemischen mit Hilfe von pH-Messungen. *Zeitscher. Anal Chem.*, 102: 393-407.  
 KIRA, T., OGAWA, H., YODA, K. & OGINO, K.  
 1967 — Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production with special references to the Khao Chang rain forest. *Nature Life S. E. Asia* 5: 149-174.

- KOZLOWSKI, T.T.  
1972 — Shrinking and swelling of plant tissues. in: Kozlowski, T. T. (ed.). **Water Deficits and Plant Growth**. Vol. 3 New York, Academic Press, p. 1-64.
- KUBIN, S.  
1971 — Measurement of Radiant Energy. in: Sestak, Z., Castsky, J. & Jarvis, R.G. (ed.) **Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods**. The Hague, Dr. W. Junk Publishers 702-765.
- LIETH, H. & ASHTON, D.H.  
1961 — The light compensation points of some herbaceous plants inside and outside deciduous woods in Germany. **Canadian Journal Botany**, 39 : 1255-1259.
- MONSI, M. & SAEKI, T.  
1953 — Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion **Jap. Jour. Bot.**, 14: 22-52.
- ODUM, H.T.; COPELAND, B.T. & BROWN, R.Z.  
1963 — Direct and optical assay of leaf mass of the lower montane rain forest of Puerto Rico. **Proc. Nat. Acad. Sci.**, 49 : 429-434.
- PARKER, J.  
1949 — Effects of variations in the root-leaf ratio on transpirations rate. **Plant Physiology.**, 24 : 739-743.
- PRANCE, G.T.; RODRIGUES, W.A. & SILVA, M.F.  
1976 — Inventário florestal de um Hectare de mata de terra firme km 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. **Acta Amazonica**, 6(1):9-35.
- PROJETO RADAM  
1973-75 — Levantamentos de Recursos Naturais; Solos V. 1: 111/69-111/77, V. 2: 111/3-111/86, V. 3: 111/3-111/113, V. 4: 111/3-111/129, V. 5: 111/2-111/153, V. 6: 111/2-111/122. V. 7, p: 159-268.
- SAEKI, T.  
1963 — Light relations in plant Communities. in "Environmental Control of Plant Growth" (L.T. Evans, ed.). Academic Press, New York. 79-94 p.
- SCHMIDT-NIELSEN, K.  
1969 — The Alpha-Helix: A research opportunity. **Bio Science**. 19 : 59.
- SCHOLANDER; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, D. & HEMMINGSEN, E.A.  
1965 — Sap pressure in vascular plants. **Science** 148 (3668) : 339-346.
- SCHOLANDER, P.F., & PEREZ, M. DE O.  
1968 — Sap Tension in Flooded Trees and Bushes of the Amazon. **Plant Physiology**. 43(11) : 1870-1873.
- SIOLI, H.  
1967 — Studies in Amazonian Waters. Em: **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica**, (Limnologia). 3 : 9-50.
- SMITHSONIAN METEOROLOGICAL TABLES.  
1963 — Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol. 144. Prepared by List, Robert J. Washington, Smithsonian Institution, Publication 4041, 527 p.
- SOMBROEK, W.  
1966 — **Amazon Soils. A reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon region**. Cen. Agric. Pub. Doc. Wageningen (Netherlands) Agric. Rep. 672.
- STEPHENS, G.R.  
1969 — Productivity of red pine. 1. Foliage distribution in, tree crown and stand canopy. **Agr. Meteorol.** 6 : 275-282.
- TOBIESSEN, P. & KANA, M.  
1974 — Drought-stress avoidance in three pioneer species. **Ecology**. 55(3):667-670.
- TURNER, N.C.; PEDERSEN, F.C.C. & WRIGHT, W.H.  
1969 — An aspirated diffusion porometer for field use. The Connecticut Agricultural Experiment Station. **Special Bulletin**, Soils XXIX/200. 14 p.
- WILLIAMS, W.A.; LOOMIS, R.S. & ALVIM, P. DE T.  
1972 — Environments of Evergreen Rain Forests on the Lower rio Negro, Brazil. **Tropical Ecology**. 13(1) : 64-78.