



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

**COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE *Miconia ciliata* (Rich.) DC.
(MELASTOMATACEAE) SOB DÉFICIT HÍDRICO EM UMA FLORESTA
SECUNDÁRIA DE 15 ANOS, EM CASTANHAL, ESTADO DO PARÁ, BRASIL**

DÉBORA VEIGA DE ARAGÃO

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências de conclusão do Curso de Mestrado em Ciências Florestais, área de concentração Silvicultura e Manejo Florestal, para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Dr Daniel Jacob Zarin.

BELÉM
2003



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

**COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE *Miconia ciliata* (Rich.) DC.
(MELASTOMATACEAE) SOB DÉFICIT HÍDRICO EM UMA FLORESTA
SECUNDÁRIA DE 15 ANOS, EM CASTANHAL, ESTADO DO PARÁ, BRASIL**

DÉBORA VEIGA DE ARAGÃO

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências de conclusão do Curso de Mestrado em Ciências Florestais, área de concentração Silvicultura e Manejo Florestal, para obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 29 de agosto de 2003.

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Daniel Jacob Zarin
University of Florida – UF, USA

Dr^a. Tatiana Deane de Abreu Sá
Embrapa Amazônia Oriental

Dr. Cláudio José Reis de Carvalho
Embrapa Amazônia Oriental

Dr. Fernando Cristóvan da Silva Jardim
Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA

*Aos meus pais Cleide e Jonas, aos meus
sogros Carmen e Ivan, e ao meu marido Ivan
Luiz, por todo apoio, incentivo e amor que me
deram.*

Dedico

*Aos meus irmãos Diana e Daniel, cunhados
Carminha e André, e às minhas avós Nair (em
memória) e Iolanda que compreenderam as minhas
ausências e me ajudaram em todos os momentos.*

Ofereço

AGRADECIMENTOS

À Deus, por colocar em minha vida pessoas maravilhosas que me ajudaram pessoal e profissionalmente.

À Universidade Federal Rural da Amazônia e à Universidade da Flórida pela oportunidade e apoio.

À Fundação Andrew Mellon pelo financiamento da pesquisa.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa nos primeiros 12 meses do estudo, e ao projeto MANFLORA pela bolsa de auxiliar de pesquisa nos meses restantes.

Aos professores Doutores Daniel Jacob Zarin, Stephen Mulkey, Cláudio José Reis de Carvalho e Izildinha de Souza Miranda pela valiosa orientação e apoio durante a realização deste trabalho.

Aos professores do Curso de Pós-Graduação em Ciências Florestais da UFRA, Drs. Fernando Cristóvan da Silva Jardim, Maximilian Steinbrenner, Paulo Luiz Contente de Barros e Waldenei Travassos de Queiroz, pelos ensinamentos.

Aos amigos do curso Alfredo Gabriel Buzza, César Augusto Tenório de Lima, Gracialda Costa Ferreira, Iracema Maria Castro Coimbra Cordeiro, João Ricardo Costa de Sena, Julivane Nazário de Aquino, Márcio Hofmann Mota Soares, Raimundo Santa Rosa, Rosana Teixeira de Jesus, Ulisses Sidnei da Conceição Silva e Tangrienne Carvalho Nemer, pelo convívio e amizade.

À pesquisadora Noemi Vianna Martins Leão e ao professor Luiz Gonzaga da Silva Costa, por todos os ensinamentos repassados durante o período de convívio.

Ao Engenheiro-Agrônomo Raimundo Nonato Pereira, chefe da Estação Experimental de Psicultura de Água Doce pela acolhedora hospedagem na “casa de campo” e a todos os funcionários daquela estação que me proporcionaram momentos felizes e descontraídos.

Aos funcionários do Laboratório de Ecofisiologia da Embrapa Amazônia Oriental pelas análises químicas.

Aos auxiliares de campo do projeto MANFLORA Glébson Sousa, Evandro Silva e Osório Lameira por toda ajuda que me deram no decorrer da pesquisa.

Aos amigos do Laboratório do projeto MANFLORA, em Belém: Prof. Fransisco de Assis, Gizelle Benigno, Wilson Oliveira, Elisângela Santos, Beatriz Rosa, Kéllen Dias, Luciana Modesto e, especialmente, Maristela Araújo por toda ajuda e amizade.

Aos amigos do Laboratório da School of Forest Resources & Conservation de Gainesville-FL, USA, especialmente à Leandra Aragão, Ruth Zarin, Eben Broabent e Kelly Keefe.

Aos amigos “sem-fronteira” Lucas Fortini, Joanna Tucker, Roberta Veluci-Marlow, Brian Marlow, Steel Vasconcelos e Livia Vasconcelos, aos quais agradeço pela convivência, ensinamentos e pelos momentos de descontração.

À todos os meus familiares e amigos que me acompanharam nesta jornada, o meu “muito obrigada”!

RESUMO - Uma das principais preocupações da comunidade científica tem sido o impacto do desflorestamento na produção primária das florestas tropicais, assim como as mudanças climáticas ligadas a esse processo. No contexto do projeto de pesquisa interinstitucional MANFLORA, pretendeu-se investigar a causa do aumento abrupto da assimilação de CO₂ de *Miconia ciliata* (Rich.) DC. nas parcelas de controle, no início das chuvas, obtido no estudo de Fortini *et al.* (2003). Dessa forma, este estudo objetivou confirmar os resultados reportados por aqueles autores e verificar o efeito do pulso de nutrientes foliares e da fenologia na assimilação de CO₂ de *Miconia ciliata* (Rich.) DC. A hipótese do estudo foi que os resultados daqueles autores estão corretos e os pulsos foliares de nitrogênio e de fósforo, e a presença de eventos fenológicos influenciam a assimilação de CO₂ de *Miconia ciliata* (Rich.) DC., uma espécie típica de sub-bosque. O sítio experimental fica no distrito de Apeú, município de Castanhal (1°17'46 S e 45°55'28 O), onde predomina o clima megatérmico e úmido, com temperatura média anual de 26°C (máxima absoluta em torno de 35°C e mínima de 18°C), umidade relativa de 80% e total de chuva sempre superior a 2.000 mm por ano, com estação seca curta. O solo predominante é do tipo Lotossolo Amarelo Distrófico (sistema brasileiro), fase pedregosa I, textura média. De janeiro de 2002 a junho de 2003, utilizaram-se oito parcelas de 20 m x 20 m, distribuídas aleatoriamente numa área de um hectare. O delineamento utilizado foi de parcelas inteiramente casualizadas, com quatro dessas parcelas irrigadas nas estações secas (agosto a dezembro) de 2001 e 2002, equivalendo a uma precipitação diária de 5 mm de chuva, e quatro como controle. Por parcela, foram selecionadas três plantas maduras de *M. ciliata* (Rich.) DC. para avaliar a troca gasosa e a fenologia, e outras três para o potencial hídrico e o teor de nutrientes. Foram medidos: potencial hídrico foliar, variáveis da troca gasosa (capacidade fotossintética à saturação de luz, condutância estomática, CO₂ intercelular e resposta de curva de luz), teores de nutriente foliares (nitrogênio e fósforo) e eventos reprodutivos (ocorrência de floração e/ou frutificação). A pronta recuperação da assimilação de CO₂ de *Miconia ciliata* (Rich.) DC., no início das chuvas, observada por Fortini *et al.* (2003) foi confirmada. A irrigação estimulou os eventos reprodutivos na estação seca. A drástica elevação de eventos reprodutivos no início das chuvas aumentou os valores de assimilação máxima. Não foi comprovada a importância do pulso de nitrogênio e fósforo foliar na recuperação da assimilação máxima de CO₂, no início das chuvas.

Palavras-chave: Fisiologia vegetal; seca; irrigação; teor de nutrientes; Amazônia.

ABSTRACT - One main concern of the scientific community has been the changes due to deforestation on the primary production of tropical forests, as well as the climatic stress resulting from this process. In the context of the inter-institutional MANFLORA research project, Fortini *et al.* (2003) reported an abrupt increase of *Miconia ciliata* (Rich.) DC. CO₂ assimilation in control plots, at the beginning of wet season. This study main goal was to confirm the results of those authors and to verify the effect of leaf nutrient pulse and reproductive events on *Miconia ciliata* (Rich.) DC. CO₂ assimilation. This study hypothesized that Fortini *et al.* (2003) results were correct, nitrogen and phosphorus pulse and the reproductive events affect the *Miconia ciliata* (Rich.) DC. CO₂ assimilation, a typical plant species of understory. The experimental site is at Apeu, municipality of Castanhal (1°17'46 S e 45°55'28 W). The climate is mega thermal and humid, with annual average temperature of 26°C (maximum around 35°C and minimum 18°C), relative humidity of 80% and total precipitation always above 2,000 mm per year, with a short dry period. The predominant soil type is Dystrophic Yellow Latosol (brazilian system), stony phase, and medium texture. From January 2002 to June 2003, eight 20 m x 20 m plots were randomly distributed in one-hectare area. The experimental design was completely randomized plots, four of them irrigated at the dry season of 2001 and 2002 (August to December), corresponding to daily 5 mm rain fall, and the other four considered as control. For each plot, three mature plants of *M. ciliata* (Rich.) DC. were selected to evaluate gas exchange responses and phenology, and three other to evaluate water potential and the nutrient content. The measurements were: leaf water potential, gas exchange (photosynthesis at light saturation, stomatic conductance, CO₂ intercellular, and light curve response), leaf nutrient content (nitrogen and phosphorus) and reproductive events (occurrence of flowering and fruiting). The recuperation of CO₂ assimilation, at the beginning of the wet season found by Fortini *et al.* (2003) was confirmed. The irrigation stimulated the reproductive events in the dry season. The increasing of the reproductive events at the beginning of wet season increased the maximum CO₂ assimilation value. The importance of nitrogen and phosphorus pulse in the CO₂ maximum assimilation recuperation at the beginning of the rain was not confirmed.

Keywords: Plant physiology; drought; irrigation; nutrient content; Amazon.

SUMÁRIO

	p.
1 INTRODUÇÃO.....	15
1.1 IMPORTÂNCIA DAS FLORESTAS PARA O EQUILÍBRIO AMBIENTAL....	15
1.2 IMPORTÂNCIA DE ESTUDOS ECOFISIOLÓGICOS.....	17
1.3 CONTEXTO INSTITUCIONAL E CIENTÍFICO DO ESTUDO – O PROJETO MANFLORA.....	18
1.4 MOTIVAÇÃO DA PESQUISA.....	19
1.5 ESPÉCIE BOTÂNICA ESTUDADA.....	20
1.6 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DO ESTUDO.....	22
1.6.1 Zona Bragantina.....	22
1.6.2 Características da área de estudo.....	23
2 REVISÃO DA LITERATURA.....	27
2.1 EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR.....	27
2.2 EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NAS TROCAS GASOSAS.....	29
2.3 EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NA REPRODUÇÃO.....	31
2.4 EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NA DISPONIBILIDADE DE NUTRIENTES.....	33
3 METODOLOGIA.....	35
3.1 DESENHO EXPERIMENTAL.....	35
3.2 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR.....	39
3.3 TROCA GASOSA.....	39
3.3.1 Capacidade fotossintética.....	40
3.3.2 Curva de luz.....	40

3.4	ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA.....	41
3.5	NITROGÊNIO E FÓSFORO FOLIAR.....	41
3.6	OBSERVAÇÕES FENOLOGICAS.....	42
3.7	ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	42
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	43
4.1	VARIAÇÃO NO POTENCIAL HÍDRICO E NA TROCA GASOSA.....	43
4.2	VARIAÇÃO NA ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA.....	51
4.3	NITROGÊNIO E FÓSFORO FOLIAR.....	53
4.3.1	Variação nos teores de nitrogênio e fósforo.....	53
4.3.2	Relação entre o teor de nitrogênio, fósforo e assimilação máxima.....	56
4.4	FENOLOGIA.....	58
4.4.1	Variação da fenologia.....	58
4.4.2	Relação entre a fenologia e a assimilação máxima.....	60
5	CONCLUSÕES.....	63
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	64

LISTA DE TABELAS

	p.
Tabela 1. Análise de variância da interação irrigação x meses do ano no potencial hídrico foliar de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	43
Tabela 2. Análise de variância da interação irrigação x meses do ano na troca gasosa de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	46
Tabela 3. Valores médios (DP, em parêntese) derivados de curva de luz de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC., nos meses de novembro de 2002 (típico de seca) e de janeiro 2003 (típico das chuvas), em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	48
Tabela 4. Análise de variância do tratamento de irrigação na área foliar específica (AFE) de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	51
Tabela 5. Análise de variância da interação entre a irrigação e os meses do anos nos teores de nitrogênio e fósforo foliar de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	54
Tabela 6. Análise de variância da interação meses do ano e presença de evento fenológico na assimilação máxima de CO ₂ de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC., no período de fevereiro de 2002 a janeiro de 2003, em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	61

LISTA DE FIGURAS

	p.
Figura 1. <i>Miconia ciliata</i> (Rich.) DC. (Melastomataceae), espécie em estudo.....	21
Figura 2. Localização da Estação Experimental de Psicultura de Água Doce, em Castanhal, Pará, Brasil.....	24
Figura 3. Precipitação mensal na Estação Experimental de Psicultura de Água Doce, em Castanhal, Pará, Brasil.....	26
Figura 4. Croqui da área experimental mostrando a distribuição das parcelas.....	36
Figura 5. Sucção do solo da área útil do estudo.....	38
Figura 6. Potencial hídrico foliar de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	44
Figura 7. Correlação entre o potencial hídrico e a A_{max} em <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	45
Figura 8. Variação das variáveis de troca gasosa de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	47
Figura 9. Curva de luz de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em diferentes condições hídricas, em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	49
Figura 10. Variação na área foliar específica de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em diferentes condições hídricas, em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	52
Figura 11. Correlação entre área foliar específica e assimilação máxima em <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	53
Figura 12. Variação dos teores de nitrogênio e fósforo foliar de <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em diferentes condições hídricas, em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	55
Figura 13. Correlação entre teor de nitrogênio foliar e assimilação máxima em <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	56
Figura 14. Correlação entre teor de fósforo foliar e assimilação máxima em <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	57

Figura 15.	Percentagem de indivíduos com evento reprodutivo (n = proporção de indivíduos) em <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	59
Figura 16.	Relação entre eventos reprodutivos e assimilação máxima (nº de indivíduos) em <i>M. ciliata</i> (Rich.) DC. Em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.....	62

1 INTRODUÇÃO

1.1 IMPORTÂNCIA DAS FLORESTAS PARA O EQUILÍBRIO AMBIENTAL

A região Amazônica abrange cerca de 60% das florestas tropicais remanescentes do mundo e por isso é muito importante para a biodiversidade, a hidrologia, o clima e o ciclo do carbono (Shukla *et al.*, 1990; Nepstad *et al.*, 1994; Fearnside, 1999). Por outro lado, essa região está sendo submetida à maior taxa absoluta de destruição florestal do mundo, chegando a 3-4 milhões ha ano⁻¹ (Inpe, 2001; Whitmore, 1997).

Dados atuais sobre desflorestamento, divulgados pelo Instituto de Pesquisas Espaciais (INPE), revelaram uma destruição de 18.200 km² de floresta em 2001 e uma estimativa de perda da vegetação de 25.500 km² em 2002¹. Além da perda da cobertura florestal e do impacto sobre a biodiversidade e os recursos hídricos, o desflorestamento em 2002 representou cerca de 260 milhões de toneladas de carbono na atmosfera, agravando o efeito estufa².

De acordo com Grace & Rayment (2000), as florestas são importante na assimilação de carbono, promovendo um serviço ambiental pela remoção de CO₂ da atmosfera e assim reduzindo a taxa de aquecimento induzido pelo CO₂.

O desflorestamento inibe a pluviosidade ao reduzir a quantidade de água lançada na atmosfera pela vegetação e diminui a quantidade de radiação solar absorvida (Lean & Warrilow, 1989).

O aumento do desflorestamento tem gerado vários impactos, como a redução da biodiversidade, o aumento na emissão de CO₂, a degradação do solo e a perda na qualidade da água (Pielke & Avissar, 1990; Lynn *et al.*, 1995; Claussen *et al.*, 2001).

Na Amazônia brasileira, o desflorestamento reduz a cobertura florestal como resultado da presença humana e das políticas governamentais que têm priorizado as alternativas de uso-da-terra pouco condizentes com a vocação natural da região³.

¹ www.estadao.com.br/ciencia/noticias/2003/jul/02/241.htm

² www.brasiloste.com.br/noticiai.php/686

³ www.ibama.gov.br/~geobr/Livro/cap2/floresta.pdf

Pesquisas realizadas no contexto do Experimento Micrometeorológico da Região Amazônica (ARME) e do Estudo de Observações Climáticas Anglo - Amazônia Brasileira (ABRACOS) constataram o efeito da derrubada das florestas na produção primária líquida (Shuttleworth, *et al.*, 1984; Wright *et al.*, 1992; Bastable *et al.*, 1993; Culf *et al.*, 1996), no balanço hídrico (Grace *et al.*, 1995; Hodnett *et al.*, 1995; Miranda *et al.*, 1997) e na fisiologia (Dolman *et al.*, 1991; Sá *et al.*, 1996) de florestas tropicais, savanas e pastagem.

Estudos recentes em escalas global e regional indicam que a acumulação de biomassa em florestas de crescimento é fortemente associada ao clima e à textura do solo (Johnson *et al.*, 2000; Zarin *et al.*, 2001).

A seca tem uma importante implicação na estrutura e no funcionamento de florestas tropicais. Em muitos casos, o estresse hídrico causa o aumento da mortalidade das plantas (Condit *et al.*, 1995; Williamson *et al.*, 2002) e a redução do seu crescimento, área foliar e da produção de frutos (Wright *et al.*, 1999), e da atividade fotossintética (Pospíšilová *et al.*, 2000), e a alteração da ciclagem de nutrientes e da emissão de CO₂, N₂O e CH₄ (Nepstad *et al.*, 2002).

As mudanças no ciclo biogeoquímico e biogeofísico no ecossistema florestal podem contribuir para aumentar os prejuízos causados pela propagação de incêndios acidentais no interior das vegetações primárias e secundárias, como foi reportado por Nepstad *et al.* (1999), principalmente após períodos mais prolongados de seca ocasionados pela ocorrência do fenômeno El Niño.

A redução de nuvens e o aumento da incidência de radiação, proporcionados pelo fenômeno El Niño, contribuem para o aumento médio da temperatura (Kiladis & Diaz, 1989; Diaz & Kiladis, 1992). Em anos de El Niño, as chuvas ocorrerem em menor quantidade na maior parte da Amazônia em relação aos períodos normais correspondentes (Condit *et al.*, 1995).

A conversão de florestas naturais em agroecossistemas resulta em profundas mudanças nos processos biológicos e químicos na interface planta-solo, e o resultado líquido disso é o declínio inicial na matéria orgânica do solo (Fernandes *et al.*, 1997). A magnitude dessa mudança, no entanto, depende de fatores como o método de conversão da floresta, a intensidade de uso subsequente, o clima e as propriedades físicas e químicas do solo (Lugo *et al.*, 1986).

A posterior acumulação de biomassa depende da idade do sítio, temperatura, disponibilidade hídrica e nutricional, e do tamanho e intensidade do distúrbio (O'Neill & De Angelis, 1981; Bushbacher *et al.*, 1988). Devido à maioria dos solos do leste da Amazônia

serem altamente distróficos, a influência da disponibilidade de nutrientes do solo no desenvolvimento da floresta tem sido objeto de algumas pesquisas (Johnson, *et al.*, 2001).

Uma vegetação secundária corresponde a uma comunidade de plantas sucessionais que evolui em decorrência de distúrbios antropogênicos ou naturais em uma floresta. Tais distúrbios alteram a estrutura da vegetação e modificam as características de microclima e do solo (Skole *et al.*, 1999; Chokkalingam & Jong, 2001).

As funções da capoeira incluem os benefícios diretos aos agricultores, como os produtos para consumo ou comercialização e os domésticos. Além do mais, a capoeira oferece outros tipos de serviços, como manutenção da produtividade do sistema (matéria orgânica do solo, acumulação de nutrientes, controle da erosão), abrigo para animais e regulação do clima (conservação da água, sequestro de carbono).

O manejo de florestas tem o potencial de reduzir os efeitos das mudanças climáticas (Franklin *et al.*, 1991; Dudley, 1998). A taxa de assimilação de carbono é substancialmente maior nas florestas secundárias que em florestas maduras, na qual a respiração pode se equivar ou até mesmo exceder a fotossíntese (Birdsey, 1992; Noss, 2001).

A manutenção de florestas secundárias tem um alto potencial regulador das funções hidrológicas e bioquímicas do solo (Nepstad, 2001). Em alguns anos, as florestas secundárias jovens são capazes de restabelecer as taxas de evapotranspiração similares as florestas maduras (Hölscher *et al.*, 1997). O crescimento de biomassa abaixo do solo retira o carbono da atmosfera e acumula nutrientes que são necessários para a manutenção do sistema (Brown & Lugo, 1990). Possivelmente, a mudança no clima pode ser menos severa onde a vegetação secundária atua.

1.2 IMPORTÂNCIA DE ESTUDOS ECOFISIOLÓGICOS

Estudos ecofisiológicos podem ajudar a entender os mecanismos de crescimento, reprodução, sobrevivência e distribuição geográfica das plantas, além de explicarem as interações entre a planta e seu ambiente físico, químico e biótico (Lambers & Pooter, 1992). Podem também auxiliar a entender a adaptação das plantas às variações no ambiente (Ackerly, 1999).

No sentido de prever as rápidas mudanças no clima global, os estudos ecofisiológicos estão se concentrando no entendimento dos processos bioquímicos, biofísicos e das respostas interativas das plantas em escala local e global (Waring, 1993).

Respostas ecofisiológicas de florestas tropicais têm indicado que os padrões de crescimento, fenologia e sobrevivência de plantas estão sendo sensivelmente afetados pelas variações climáticas (Reich & Borchert, 1984; Clark & Clark, 1994; Kursar & Coley, 1999). Dessa forma, os estudos das correlações entre a variação sazonal de pluviosidade e o incremento diamétrico, crescimento e produção de folhas e frutos são fundamentais para o entendimento das induções do clima no comportamento fisiológico das espécies vegetais.

Freqüentemente estudos ecofisiológicos de plantas tropicais têm sido feitos em ambientes controlados, mas não é seguro que os resultados possam ser extrapolados para condição de ambiente natural de floresta. Assim, estudos em ambientes naturais são altamente necessários para se entender as flutuações temporais naturais em função de mudanças ambientais.

Um melhor entendimento das respostas interespecíficas na fisiologia de plantas tropicais, referentes às mudanças globais e regionais dos fatores edafoclimáticos, provavelmente irá ajudar a compreender o comportamento e a manutenção da diversidade nas florestas tropicais.

1.3 CONTEXTO INSTITUCIONAL E CIENTÍFICO DO ESTUDO – O PROJETO MANFLORA

O projeto de pesquisa “Manipulação de Água e Nutrientes em Ecossistema de Floresta Secundária na Amazônia Oriental” (MANFLORA) é realizado dentro do contexto da cooperação científica entre a Universidade da Flórida (UF), nos Estados Unidos, a Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA) e a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária da Amazônia Oriental (Embrapa Amazônia Oriental), recebendo financiamento da Fundação Andrew W. Mellon.

Esse projeto desenvolve uma série de pesquisas para responder a seguinte questão básica: *“Qual é a importância das limitações da umidade e dos nutrientes no desenvolvimento sucessional de um ecossistema florestal?”*.

O projeto MANFLORA tem tratado esse tema ao longo de experimentos de manipulação de água e nutrientes para analisar o efeito desses fatores numa floresta secundária de 15 anos na Amazônia Oriental Brasileira. E, as principais respostas medidas estão relacionadas aos processos vitais de sobrevivência, crescimento, reprodução e sustentabilidade das comunidades vegetais.

1.4. MOTIVAÇÃO DA PESQUISA

Uma das linhas do projeto de pesquisa MANFLORA, desenvolvido no contexto de um convênio entre a UF e a UFRA no município de Castanhal – Pará, tem se concentrado nos impactos do déficit hídrico devido à seca sobre a produtividade líquida primária das florestas secundárias na Amazônia Oriental. Para tanto, alguns estudos vêm sendo realizados em várias plantas indicadoras de diferentes estratos da vegetação.

Na mais recente pesquisa realizada com *Miconia ciliata* (Rich.) DC., como representante do sub-bosque, foi testada a hipótese de que o estresse hídrico afeta o estado hídrico foliar e a resposta da troca gasosa. De fato, Fortini *et al.* (2003) observaram que quando o déficit hídrico da estação seca foi superado pela irrigação as plantas mantiveram o potencial hídrico foliar e o padrão na troca gasosa, diferentemente das plantas controle.

Contudo, um comportamento incomum foi observado no início da estação das chuvas. Os indivíduos dessa espécie, na parcela controle, responderam às chuvas com uma abrupta recuperação do potencial hídrico foliar, efeito que se estendeu também na troca gasosa, sendo que esses indivíduos apresentaram valores bem mais elevados que aqueles das parcelas irrigadas.

Algumas razões foram apontadas como responsáveis por esse comportamento inesperado na estação das chuvas, como o pulso de nitrogênio e fósforo foliares e a presença de evento reprodutivo.

Por conseguinte, este estudo teve o objetivo de confirmar os resultados obtidos por Fortini *et al.* (2003), verificar o efeito do pulso dos nutrientes (medido pelo teor de nitrogênio e fósforo foliar) e da fenologia na assimilação de CO₂. Dessa forma, este estudo pretendeu testar as hipóteses de que os resultados de Fortini *et al.* (2003) são verdadeiros e que o pulso de nitrogênio e de fósforo e a ocorrência de eventos fenológicos influenciam a assimilação de CO₂.

1.5 ESPÉCIE BOTÂNICA ESTUDADA

Pertencente à família Melastomataceae, *Miconia* é um gênero neotropical de aproximadamente 100 espécies (Almeida, 1983). É especialmente prevalente nos estratos medianos em área de crescimento vegetal.

Vulgarmente conhecida na região como chumbinho (Figura 1), *Miconia ciliata* (Rich.) DC., cuja altura atinge até 2m, tem galhos laterais que podem alcançar mais de 3-4 m (Rocha, 2002). Verde-escuras na face axial e mais claras na face abaxial, suas folhas são coreáceas com nervuras profundamente marcadas no lado axial. As flores são compostas de pétalas róseas claras e anteras “magenta”, e os frutos têm cor roxa⁴.

A distribuição geográfica dessa espécie se estende do México ao norte da América do Sul, em solos argilo-arenosos⁵, principalmente em florestas primárias que sofreram algum distúrbio. Sua ocorrência ao longo de estradas e ramais podem formar aglomerados muito densos (Jardim, comunicação pessoal). Escolheu-se essa espécie por apresentar alta abundância nas unidades amostrais, pelo potencial de reprodução dos indivíduos e pelo fácil acesso às folhas. No campo, os indivíduos selecionados estavam localizados em ambiente de sombreamento semelhante, evitando aqueles localizados em clareiras.

⁴ www.nybg.org/bsci/hcol/sebc/Melastomataceae.html

⁵ www.nybg.org/bsci/fernch_guiana/Melastomataceae.html



Figura 1 – *Miconia ciliata* (Rich.) DC. (Melastomataceae), espécie em estudo.

1.6 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DO ESTUDO

1.6.1 Zona Bragantina

O presente estudo foi conduzido na Microrregião Bragantina de Castanhal, Estado do Pará.

A Zona Bragantina destaca-se de outras regiões da Amazônia brasileira pela predominância da vegetação secundária, face às constantes perturbações antrópicas por que tem passado desde o início do século XX (Ludovino, 2001).

A floresta secundária é um tipo de vegetação que pode se desenvolver em decorrência da intervenção do homem sobre a cobertura florestal natural. Entende-se por sucessão secundária ou capoeira, o desenvolvimento progressivo da vegetação que se inicia depois de uma perturbação da vegetação original, geralmente para fins agropecuários.

Na Zona Bragantina, as capoeiras possuem apenas função de pousio, acumulando nutrientes para posterior queima e cultivo das culturas de ciclo curto, que constitui o sistema tradicional de agricultura também chamado de corte-e-queima.

Como solos principais, destacam-se na zona Bragantina o Latossolo Amarelo, o Concrecionário Laterítico, o Latossolo Vermelho Amarelo e o Podzol Hidromórfico (Falesi, 1958; Falesi *et al.*, 1967; Silva & Carvalho, 1986).

O clima é do tipo A_m, da classificação de Köppen. O regime de chuvas determina duas épocas distintas, uma de elevada pluviosidade – a partir de dezembro até janeiro, que dura cerca de cinco a seis meses – e outra, de chuvas menos intensas, que ocorre nos demais meses do ano (Ludovino, 2001).

O termo Zona Bragantina se deve à extinta estrada de ferro entre as cidades de Belém e Bragança construída entre 1883 e 1908, para permitir o abastecimento de produtos alimentícios à capital do Pará (Égler, 1961). De forma clássica, a Zona Bragantina corresponde a toda região percorrida pela referida estrada de ferro.

A colonização dessa região foi feita com a atração de trabalhadores, principalmente de nordestinos, para a extração de borracha na Amazônia. Com a crise da borracha, de 1920 a 1940, as populações instaladas na região constituíram comunidades agrícolas, formando a primeira fronteira agrícola da Amazônia Brasileira.

Os principais produtos agrícolas eram a mandioca, para produzir farinha, a cana-de-açúcar, para produção de aguardente, o cacau e o tabaco, em pequena escala. O sistema

agrícola predominante era dos mais primitivos, com pouca ou quase nenhuma orientação técnica adequada às condições de solo e clima da região (Penteado, 1967).

Devido à baixa fertilidade do solo, somente era possível produzir um ciclo de cultivo, após a derrubada da floresta. Com o decorrer do tempo, a floresta virgem se distanciava do eixo central da estrada de ferro e a paisagem se transformava em vegetação secundária, chamada de capoeira (Ludovino, 2001).

Surgiu, então, um novo atrativo para movimentar a economia região, o carvão de lenha. A madeira das capoeiras era aproveitada para produção de lenha e, juntamente com a produção de farinha, constituíram a base da produção familiar, naquela época (Ludovino, 2001).

Ainda hoje, a agricultura praticada na Zona Bragantina continua sendo extensiva, tendo como base o sistema de corte-e-queima. As culturas anuais ou de subsistência continuam a desempenhar um papel importante nos sistemas de produção, destacando-se a mandioca, o milho e o feijão (Cardoso, 1986). As culturas perenes, especialmente frutíferas e a pimenta-do-reino, estão também presentes, sendo exploradas em sistemas de produção de pequena escala. Nesses sistemas de produção também se encontra o componente animal, representado pela criação de aves, suínos, bovinos e caprinos.

1.6.2 Características da área de estudo

A Estação Experimental de Psicultura de Água Doce, pertencente à Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), fica no Ramal da Boa Vista, no distrito de Apeú, município de Castanhal, Estado do Pará. As coordenadas geográficas são 1°17'46" de latitude Sul e 45°55'28" de longitude Oeste(Figura 2).

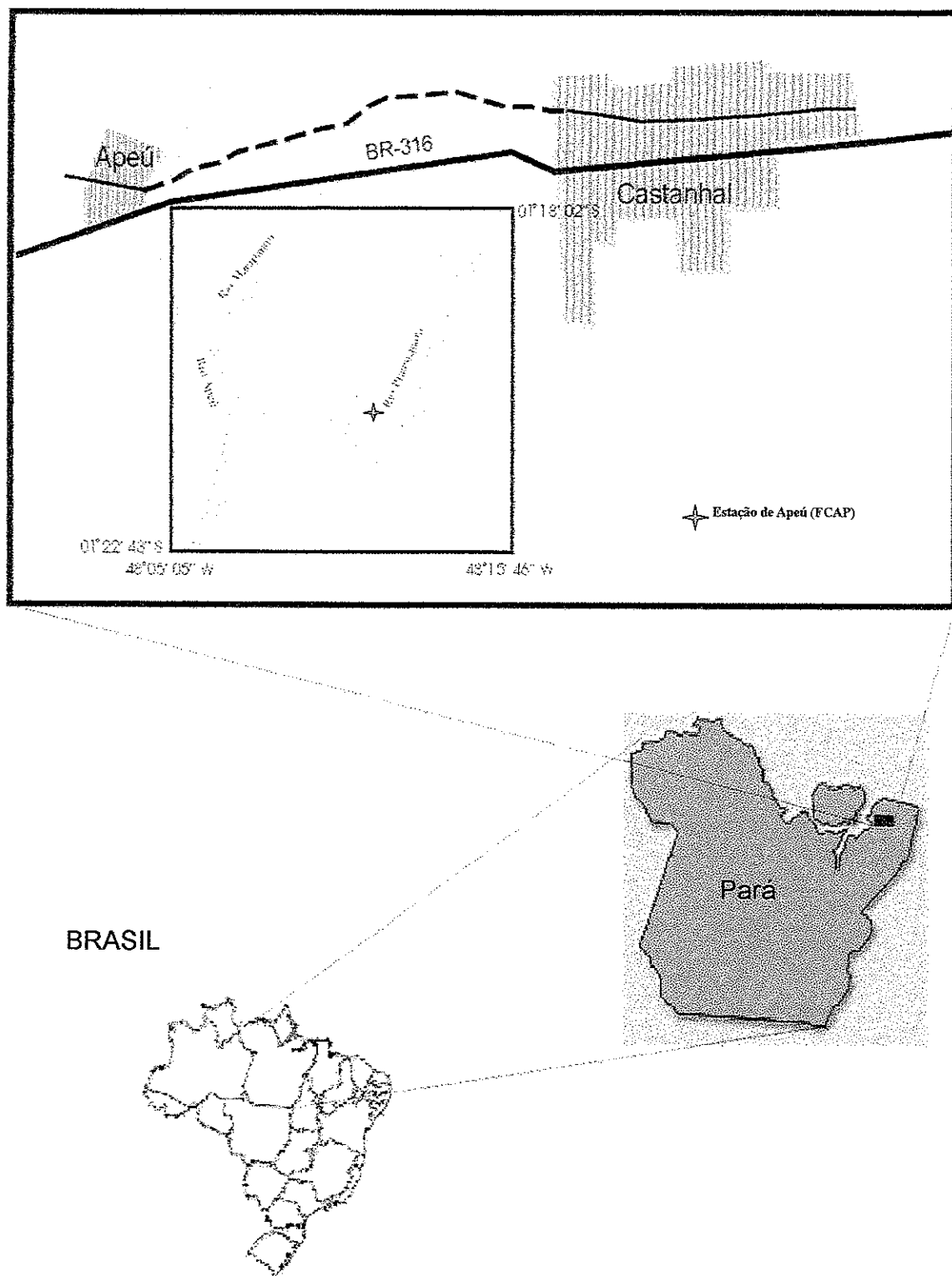


Figura 2 – Localização da Estação Experimental de Psicultura de Água Doce, em Castanhal, Pará, Brasil.

O clima do município de Castanhal é do tipo megatérmico e úmido, sob a influência de baixa latitude (Bastos, 1972). A temperatura média anual é de 26°C, sendo a máxima absoluta em torno de 35°C e a mínima de 18°C. A umidade relativa do ar é de 80% e o total de chuvas anuais é sempre superior a 2.000 mm, com uma estação seca curta e pelo menos um mês com pluviosidade total inferior a 60 mm (Diniz, 1986).

A chuva era coletada diariamente em uma garrafa, geralmente pela manhã, onde se faziam anotações da quantidade de água (mm dia^{-1}) caída na noite anterior, com auxílio de um becker. A distribuição da precipitação mensal no período de fevereiro de 2001 a junho de 2003 é mostrada na Figura 3. As precipitações médias mensais nos anos de 2001 e 2002 foram respectivamente de 181 e 192 mm. A precipitação na seca de 2002 foi maior que a do ano anterior em 10 mm.

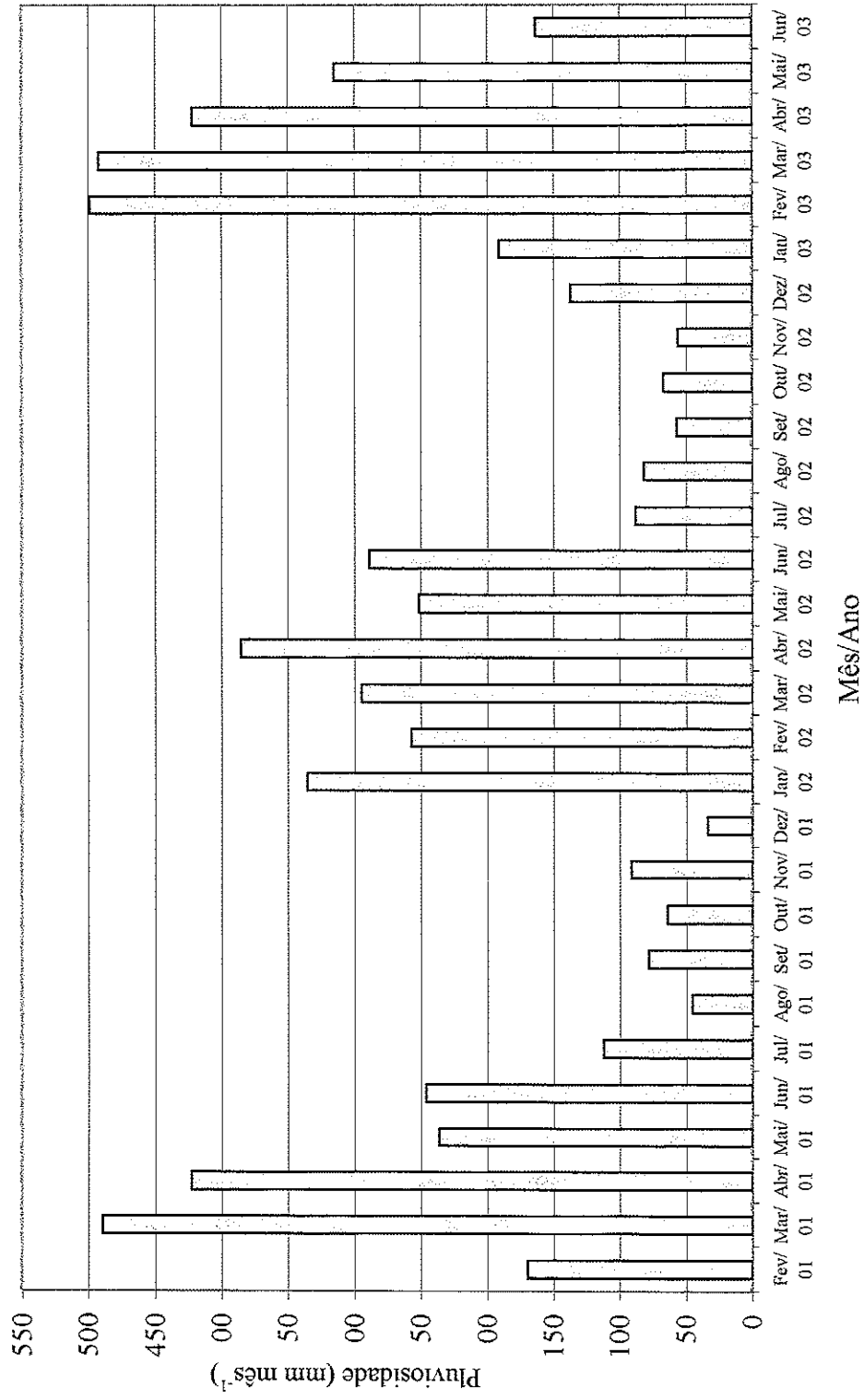


Figura 3 – Precipitação mensal na Estação Experimental de Piscicultura de Água Doce, em Castanhal, Pará, Brasil.

Segundo Tenório *et al.* (1999), o solo predominante é do tipo Lotossolo Amarelo Distrófico, Fase Pedregosa I (Concrecionário Laterítico), textura média. Este solo apresenta-se predegoso, não rochoso e bem drenado, com relevo suave ondulado e ligeira erosão laminar.

As famílias botânicas predominantes são Lacistemataceae, Clusiaceae e Myrtaceae. As espécies com diâmetro maior ou igual a 1cm, com maior densidade, são *Lacistema pubescens* Mart., *Myrcia silvatica* (G Mey) DC., *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy e *Cupania scrobiculata* Rich.. Entre as espécies com menos de 1 cm de diâmetro, a *Miconia ciliata* (Rich.) DC. é a terceira de maior densidade (Pantoja, 2002).

Antes coberta por uma floresta tropical úmida, a área de estudo foi primeiramente aberta por volta do ano de 1939. O sistema de uso-da-terra praticado pelos agricultores locais era extensivo, de corte-e-queima (agricultura de subsistência).

As principais culturas plantadas eram o milho e a mandioca, com pousios de cerca de 10 anos, tendo já ocorridos cerca de cinco ciclos agrícolas.

2 REVISÃO DA LITERATURA

Em muitas florestas tropicais, a baixa pluviosidade na estação seca reduz a disponibilidade de água, assim como aumenta o déficit de saturação de água na atmosfera e a transpiração foliar (Wright, 1996).

A sazonalidade de chuva implica num impacto significativo na estrutura e nas funções dos sistemas florestais, principalmente quando a estação seca é prolongada. Na maioria das vezes, o declínio de chuva determina os padrões fenológicos e de crescimento, e o comportamento fisiológico das plantas (Priori & Eamus, 1999).

2.1 EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR

O estado de água nos diversos órgãos da planta é uma propriedade dinâmica afetada pelo balanço entre a perda do vapor d'água das folhas para a atmosfera e a absorção d'água pelas raízes (Raven *et al.*, 2001).

Em períodos de esgotamento progressivo de água no solo, as plantas passam por déficit hídrico, resultando na redução do potencial hídrico da folha. Isso se deve a uma redução no potencial de água a ponto de afetar os processos fisiológicos (Jones, 1998).

O estado da água no solo, plantas e atmosfera é comumente descrito em termos de potencial hídrico (ψ_w). A disponibilidade de água na planta depende, primariamente, da quantidade de água estocada no solo e sua relação com o potencial hídrico do solo (Larcher, 1980).

Em solos secos, a absorção de água pela planta é consideravelmente reduzida pelo decréscimo da diferença do potencial entre as raízes e o solo e também pelo aumento da resistência no movimento da água nesse solo em direção às raízes (Kozlowski *et al.*, 1991).

As folhas e os galhos freqüentemente apresentam uma redução no potencial hídrico ao meio-do-dia em dias ensolarados, quando a demanda de água para a atmosfera é alta (Hsiao *et al.*, 1976). À noite, a demanda de água para a atmosfera é menor, permitindo que potencial hídrico das folhas, dos galhos e o do solo alcancem o equilíbrio (Hake *et al.*, 1984).

Em árvores e lianas, as pressões do xilema decrescem de valores próximo a zero pela manhã para valores mais negativos nas horas mais quentes do dia (Zimmermann *et al.*, 1994).

O horário de meio da tarde corresponde ao período em que a planta alcança o máximo de estresse hídrico. Nessa condição de tempo pode ocorrer a taxa máxima de perda de água na planta. Plantas de *Eucalyptus camaldulensis* não irrigadas por 49 dias apresentaram potenciais hídricos mais baixos durante o dia, porém durante a noite, as plantas recuperaram suas condições hídricas (Reis & Hall, 1986).

Espécies tolerantes que coexistem no sub-bosque de florestas podem exibir diferenças nas características fisiológicas em resposta à seca. Estudos realizados em florestas úmidas neotropicais demonstraram que estações de seca intensa limitam a disponibilidade de água no solo para plantas de sub-bosque (Tobin *et al.*, 1999).

Santos (1996) testou o desenvolvimento de quatro espécies florestais em diferentes regimes de água no solo e verificou que *Acacia mangium* e *Senna macranthera* apresentaram maior sensibilidade à escassez hídrica e, por isso, não são indicadas para plantio em áreas com veranicos severos. *Cordia goeldiana* e *Sclerolobium paniculatum* apresentaram características de tolerância ao estresse hídrico, podendo ser consideradas adequadas para áreas sujeitas a estiagens mais intensas.

Por outro lado, existem espécies que apresentam mecanismos adaptativos à falta de água. Duas espécies de ervas em sub-bosque de floresta neotropical submetidas à irrigação na época de seca não apresentaram diferença no potencial osmótico foliar (Mulkey *et al.*, 1991b).

Muitos esforços têm sido realizados para demonstrar ou medir a pressão negativa nos vasos do xilema. O método mais usado e amplamente aceito é o da técnica de câmara de pressão (Scholander *et al.*, 1965). A câmara de pressão é capaz de medir somente valores equilibrados de pressão negativa em certas partes de plantas, por exemplo folhas ou brotos (Wei *et al.*, 2000).

Reich & Borchert (1982) sugerem que na ausência de uma adequada medição de precipitação ou irrigação, observações de respostas de *Tabebuia neochrysantha* e outras espécies florestais decíduas podem ser usadas como bioindicadores de mudança no estado hídrico do sítio.

2.2 EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NAS TROCAS GASOSAS

As plantas tropicais podem apresentar uma variedade de respostas de aclimação metabólica e comportamental à seca. As mudanças na pressão de turgescência durante uma seca sazonal progressiva são associadas a mudanças no metabolismo de muitas plantas (Hanson & Hitz, 1982; Turner & Jones, 1980), e isso é relacionado à variação da troca gasosa (Forseth & Ehleringer, 1983; Tenhunen *et al.*, 1987).

Muitos processos fisiológicos das plantas, como transpiração, condutância estomática, concentração de CO₂ interno e assimilação de carbono, são influenciados pela limitação de umidade (Schulze, 1986). Para Hsiao (1973), um dos primeiros mecanismos afetados pela seca é a fotossíntese, que constitui o primeiro passo da produção vegetal.

A capacidade fotossintética de uma planta está diretamente ligada à sua habilidade em obter água, luz e nutrientes, e esse processo, por si só, representa o sucesso num dado habitat (Mooney & Ehleringer, 1997). Os períodos de seca limitam a produtividade das plantas tropicais sempre que a deficiência hídrica é suficiente para interferir na assimilação de carbono (Mulkey *et al.*, 1996).

Segundo Holbrook *et al.* (1995), a habilidade em manter um balanço positivo de carbono durante o período de baixa disponibilidade de água depende da interação entre o potencial hídrico e a taxa de troca gasosa na folha.

Um parâmetro amplamente utilizado em estudos das relações água-plantas é a condutância estomática, pois os estômatos representam um ponto chave nas trocas gasosas entre a planta e a atmosfera (Kozlowski *et al.*, 1991).

Em resposta ao estresse hídrico, a transpiração é regulada pelas plantas através do decréscimo da condutância estomática. Assim que o estresse hídrico se manifesta nas folhas, os estômatos se fecham para conservar a água. Isso ocorre para evitar o prejuízo causado pela desidratação das células e tecidos. No entanto, esse evento reduz a capacidade fotossintética das plantas (Sperry, 2000; Mooney & Ehleringer, 1997).

Há bastante tempo essa tendência de redução da abertura dos estômatos e conseqüentemente da assimilação de CO₂, em função da limitação hídrica, tem sido constatada nas folhas de *Coffea* sp. e *Theobroma cacao* (Alvim, 1959; Lemeé, 1956; Nutman, 1937). Além do mais, tem sido verificado que a fotossíntese de *Manilkara bidentata* em floresta tropical de Porto Rico declina, mesmo durante curtos períodos sem chuva (Odum *et al.*, 1970).

Estudos realizados com *Tectona grandis* e *Gmelina arborea*, durante a estação de seca na Nigéria, mostraram que, no início da manhã, a condutância estomática de ambas espécies aumenta rapidamente, decrescendo após o meio-dia. Isso pode ser causado pela variação na abertura dos estômatos durante o dia, principalmente devido à radiação solar e ao déficit de pressão de vapor da atmosfera (Whitehead *et al.*, 1981).

Durante dois anos, um experimento de exclusão de chuva na Floresta Nacional do Tapajós constatou um declínio na quantidade de água no solo e na capacidade fotossintética de algumas plantas daquele ecossistema devido à falta de água causada pela exclusão artificial durante a estação das chuvas (Nepstad *et al.*, 2002).

Kitajima *et al.* (1997) testaram, no Panamá, a hipótese de que, no dossel as características fotossintéticas diferem entre folhas produzidas no começo e no final da estação das chuvas. Folhas produzidas no fim da estação das chuvas tiveram maior capacidade fotossintética, eficiência no uso de água e condutância do que folhas produzidas no início dessa estação. Assim, a diferença sazonal fenotípica pode ser adaptativa, sugerindo uma maior eficiência fotossintética do uso da água no passado.

Plantas de *Dalbergia miscolobium* submetidas à deficiência hídrica apresentaram uma redução na taxa de assimilação de CO₂ líquida quando medida acima de 620 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fluxo de fóton fotossintético (FFF). Essa taxa tornou-se zero quando o potencial hídrico foliar caiu para -2.4MPa. Nessa situação, os estômatos estavam essencialmente fechados, e assim, a condutância estomática e a taxa de transpiração seguiram o mesmo padrão (Sasaki *et al.*, 1997).

Nos estudos de Mulkey *et al.* (1993), a irrigação favoreceu a fotossíntese e a condutância estomática de *Psychotria marginata*, *P. Limonensis* e *P. Furcata* localizadas no

sub-bosque. Esse tipo de resposta também foi obtido por Dias-Filho & Dawson (1995) em plantas daninhas. Contudo, existem algumas plantas resistentes à seca, como os arbustos dos gêneros *Pleistachya* e *Calanthea*, cuja fotossíntese não responde à irrigação, durante aquela estação (Mulkey *et al.*, 1991b).

Estudos realizados por Mulkey *et al.* (1991a), no Panamá, mostraram que cinco espécies de sub-bosque não apresentaram forte influência da seca na curva de resposta de assimilação de CO₂, o que pode ser explicado pela maior profundidade das raízes dessas espécies.

Pearcy (1987) encontrou pouco efeito da baixa umidade atmosférica na fotossíntese de plantas de *Agryrodendron peralatum*. Por outro lado, Doley *et al.* (1988) observaram uma redução na taxa fotossintética dessa mesma espécie em solos com pouca umidade, no terceiro dia sem chuva. Todavia, isso ocorreu no fim da estação de seca, quando o solo não pôde ter sido completamente saturado de água.

Apenas alguns estudos têm focado a questão da tolerância das plantas de florestas tropicais úmidas à seca (Robichaux *et al.*, 1984; Oberbauer *et al.*, 1987; Mulkey *et al.*, 1991a), de modo que pouco se sabe sobre o potencial de aclimação na manutenção das funções fotossintéticas durante a seca. Na prática, a avaliação das relações hídricas é importante para se interpretar a capacidade fotossintética das plantas em um dado local e período (Mulkey *et al.*, 1991b).

2.3 EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NA REPRODUÇÃO

Como distúrbio ambiental, a seca impõe impactos negativos significativos na estrutura e nas funções dos sistemas florestais, principalmente em estações de seca mais prolongadas. Na maioria das vezes, o declínio das chuvas determina os padrões fenológicos e de crescimento (Corlett & Lafrankie, 1998). Como consequência, a comunidade vegetal pode responder às mudanças climáticas através da plasticidade fenotípica, evolução adaptativa, migração para outros sítios ou até mesmo pela extinção (Bawa & Dayanandan, 1998).

No entanto, existem poucas informações sobre o efeito da seca na função, estrutura e diversidade de populações florestais tropicais (Condit *et al.*, 1995; Harrison, 2001; Nakagawa *et al.*, 2001).

Para Reich & Borchert (1982), a disponibilidade hídrica apresenta um importante fator ecológico regulador de eventos fenológicos, que incluem a mudança foliar e a reprodução.

Assim, para maioria das plantas, a variação sazonal das chuvas influi no desenvolvimento das plantas tropicais ao longo do ano (Reich & Borchert, 1984).

Estudos realizados em algumas espécies têm mostrado que os fatores ambientais estão diretamente associados ao desenvolvimento das plantas (Moulin *et al.*, 1997). Dessa forma, os estudos das correlações entre a variação sazonal de pluviosidade e o incremento diamétrico, crescimento e a produção de folhas e de frutos são fundamentais para o entendimento das induções do clima no comportamento fisiológico das espécies vegetais.

Já outros estudos têm constatado uma relação da fenologia da vegetação, mais particularmente a ocorrência das etapas fundamentais do ciclo das plantas, com os eventos ambientais. Segundo Borchert (1994), a fenologia, as mudanças sazonais nas condições hídricas e a capacidade de estoque hídrico das espécies vegetais estão altamente correlacionados, de modo que as variações sazonais no estado hídrico de árvores tendem a ser o principal determinante da fenologia e da distribuição de espécies vegetais na floresta seca tropical.

A disponibilidade de água pode determinar as diferentes formas de adaptação das plantas relativas ao uso de água, as quais dependem das características do sítio (Arntz *et al.*, 2000). Desse modo, os eventos fenológicos podem ser usados como um indicador mais simples das mudanças no comportamento vegetal em decorrência das mudanças climáticas (An Editorial Comment, 2002).

Existem evidências de que algumas espécies do gênero *Miconia* têm um padrão de floração e frutificação relacionado com o sincronismo de animais polinizadores e dispersores (Hilty, 1980), a exemplo do observado em outras espécies (Frankie, 1975).

Estudos realizados numa floresta úmida da Ilha de Barro Colorado, no Panamá, mostraram que a irrigação tem uma forte influência na fenologia de espécies do sub-bosque, mas não afeta a fenologia das plantas no dossel, possivelmente devido à diferença no acesso aos recursos hídricos (Wright, 1996).

Embora seja uma condição artificial, a exclusão de chuva em espécies da floresta tropical úmida pode redundar num declínio aparente da frutificação, com sérias implicações na composição futura de plantas e de animais. Nepstad *et al.* (2002) encontraram uma ligação fisiológica entre disponibilidade de água e os eventos de floração em algumas espécies dessa floresta.

Por outro lado, os processos fisiológicos de populações naturais são estreitamente ligados às funções das plantas que determinam simultaneamente as respostas reprodutivas e as taxas fotossintéticas em determinado sítio ambiental (Ackerly *et al.*, 2000). Por exemplo, em

Planatago lanceolata foi observado uma correlação significativamente positiva entre a capacidade fotossintética e o peso seco dos órgãos reprodutivos, de mesma forma que entre a capacidade fotossintética e o número de folhas, tamanho foliar, peso específico foliar e taxa de transpiração (Tonsor & Goodnight, 1997).

Ademais, segundo Watson & Casper (1984) e Reekie & Bazzaz (1987), a elevada demanda de assimilados pode afetar positivamente a taxa de fotossíntese.

2.4 EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NA DISPONIBILIDADE DE NUTRIENTES

No ecossistema florestal, as plantas estão freqüentemente expostas à vários fatores de estresse ambiental, como desequilíbrio térmico, hídrico e nutricional, os quais podem agir isolada ou simultaneamente (Yordanov *et al.*, 2000).

Depois do clima, o mais importante fator influenciando a sustentabilidade de um sistema florestal é a condição do solo (Burnham, 1975). Dentre as características do solo, destacam-se a capacidade de retenção de água, a drenagem e a disponibilidade de nutrientes.

Os processos que governam os ciclos de carbono e dos minerais são importantes para o funcionamento e a evolução de um ecossistema florestal (Cole & Rapp, 1981; Waring & Schlesinger, 1985). Esses processos incluem uma série de funções interconectadas que englobam a fotossíntese, a decomposição, a alocação de carbono e a aquisição e perda de nutrientes (Cole & Rapp, 1981).

O solo contribui com a planta principalmente como fonte de nutrientes (decomposição, humidificação, mobilização de nutrientes e trocas iônicas). As causas primárias da deficiência mineral nos solos são a sua origem, a alta lixiviação ou degradação e a lenta ou incompleta atividade microbioma (Larcher, 2000). Nos solos tropicais, que são altamente lixiviados, a principal deficiência é a de elementos organogênicos, principalmente o nitrogênio e o fósforo.

Há indícios de que a falta de chuva pode alterar o fluxo biogeoquímico de nutrientes da floresta, e reduzir a biomassa, a taxa de decomposição, a meso e macrofauna (Wheeler & Levings, 1988), e os microorganismos decompositores (Lavelle *et al.*, 1992).

A influência do estado nutricional da planta sobre a fotossíntese se dá de várias maneiras. A nutrição mineral influencia direta e indiretamente o metabolismo da planta, tanto no crescimento como na morfogênese. O nitrogênio é um componente essencial das proteínas

e clorofilas, sendo também necessário para a formação dos tilacóides e enzimas. Também é importante na assimilação de carbono e no metabolismo em geral (Field & Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1997).

Por sua vez, o fósforo compõe o ácido nucléico, sendo necessário para a fosforilação do ATP na respiração celular (Meir *et al.*, 2001).

A variação temporal na disponibilidade de nitrogênio e fósforo é frequentemente associada à rápida mudança no teor de umidade que causa a decomposição da matéria orgânica e estimula os microorganismos da liteira (Lodge *et al.*, 1994). Quando severo, o estresse hídrico induz à morte dos microorganismos decompositores da matéria orgânica pela desidratação direta das células e diminuição da disponibilidade de nutrientes (Marschner *et al.*, 2002). O re-umidecimento de solos secos resulta num abrupto aumento da respiração, da atividade microbiana (West *et al.*, 1989) e da mineralização de C e N (van Gestel *et al.*, 1993).

Em solos florestais da Amazônia, a hidratação de um solo sazonalmente seco resulta tanto numa imobilização do nitrogênio como num grande pulso na mineralização desse nutriente (Luizão *et al.*, 1992).

Em floresta com seca sazonal, os pulsos de mineralização de nutriente da liteira podem ocorrer no início das primeiras chuvas da estação chuvosa, ocasião em que ocorre uma decomposição generalizada de toda liteira acumulada durante a estação de seca (Cornejo *et al.*, 1994).

A taxa de fotossíntese máxima é fortemente correlacionada com a massa e a área foliar (Amthor, 1989). Também, essa taxa é correlacionada com a concentração de nitrogênio foliar de diferentes espécies e biomas, especialmente quando essa concentração é expressa em base à massa seca (Field & Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1997).

De modo geral, altas quantidades de nitrogênio estão associadas com altas taxas de fotossíntese máxima. A razão disso é a grande quantidade de nitrogênio orgânico presente no cloroplasto e rubisco (Evans & Seeman, 1989). No entanto, apesar da forte relação entre a fotossíntese e a quantidade de nitrogênio na folha, a eficiência no uso do nitrogênio fotossintético não ocorre sempre (Poorter & Evans, 1998).

Por outro lado, uma correlação significativa entre a capacidade fotossintética e a concentração de fósforo foliar tem sido raramente observada em florestas tropicais (Raaijmakers *et al.*, 1995).

3 METODOLOGIA

3.1 DESENHO EXPERIMENTAL

O estudo foi realizado numa área de vegetação secundária de 15 anos, localizada na Estação Experimental de Psicultura de Água Doce, no município de Castanhal, Estado do Pará, Brasil. O período de observação deste estudo se estendeu de janeiro de 2002 a junho de 2003.

O desenho experimental contou com oito parcelas de 20 m x 20 m distribuídas aleatoriamente em uma área de aproximadamente um hectare (Figura 4). O delineamento experimental utilizado no experimento foi o de parcelas inteiramente casualizadas.

No centro de cada parcela, uma área útil de 10 m x 10 m foi delimitada, deixando-se um espaço de 5 m como bordadura, com a finalidade de reduzir o efeito não controlado de fatores externos, como manutenção de trilhas, trânsito de pessoas, e variação de penetração de luz e de absorção de água e nutrientes, do entorno das parcelas, entre outros.

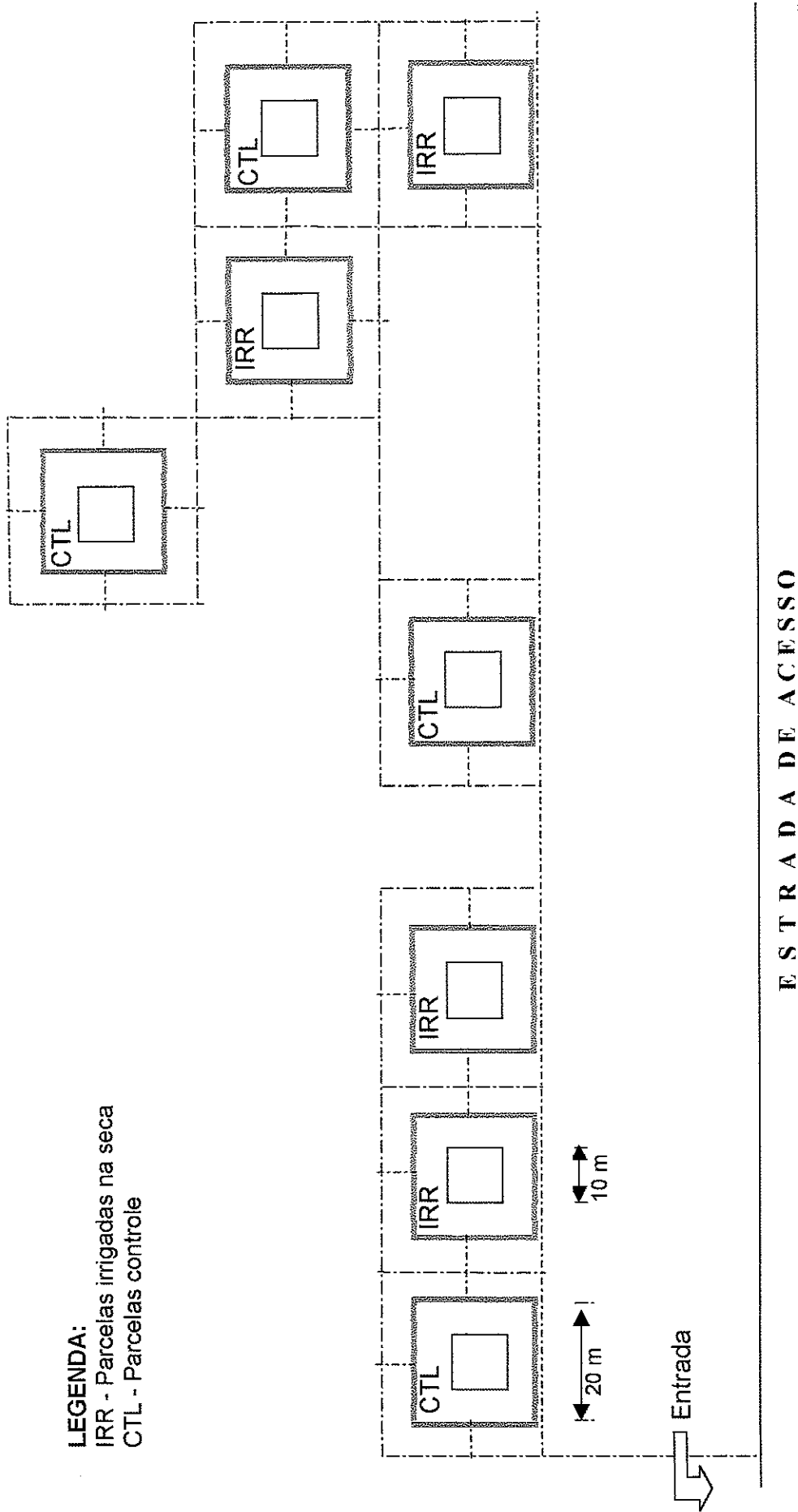


Figura 4 – Croqui da área experimental mostrando a distribuição das parcelas.

Durante as estações secas de 2001 e 2002 (agosto a dezembro), quatro parcelas foram irrigadas e quatro parcelas foram expostas ao regime de chuva natural.

Para manipulação hídrica foram distribuídas na superfície do solo das parcelas a serem irrigadas, dez fitas de micro-aspersão de 20 m de comprimento, distanciadas de 2 m entre si. O abastecimento de água nas parcelas foi garantido por quatro caixas d'água com capacidade de 2000 l, na proporção de 2000 l por parcela por dia. Essa irrigação equivale a uma precipitação diária de 5 mm de chuva, correspondendo às estimativas regionais diárias de evapotranspiração (Schuttleworth *et al.*, 1984; Lean, *et al.*, 1996; Jipp *et al.*, 1998). O processo de irrigação era ativado diariamente a partir de 15:00 h, e durava aproximadamente 30 minutos.

Para acompanhar o potencial hídrico do solo nas parcelas, durante os meses de fevereiro de 2002 a junho de 2003, foram feitas medições a cada sete dias, aproximadamente, com auxílio de um tensiômetro (Jet Fill Tensiometers, Série 2725, Soilmoisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA). Essa avaliação mostrou que, de fato, as parcelas irrigadas, durante a estação seca, apresentaram valores bem mais elevados de sucção do solo (Figura 5).

As medições fisiológicas que envolveram troca gasosa e potencial hídrico foliar foram realizadas entre os meses de fevereiro de 2002 a janeiro de 2003, as análises de nutrientes de julho de 2002 a janeiro de 2003, enquanto as observações fenológicas se estenderam de janeiro de 2002 a junho de 2003.

Em cada parcela, as avaliações foram realizadas em três indivíduos maduros de *Miconia ciliata* (Rich.) DC. para troca gasosa e observações fenológicas e em outros três para potencial hídrico e análise de nutrientes. Todos esses indivíduos foram previamente selecionados no sub-bosque de cada parcela, totalizando 48 plantas experimentais em todo o estudo.

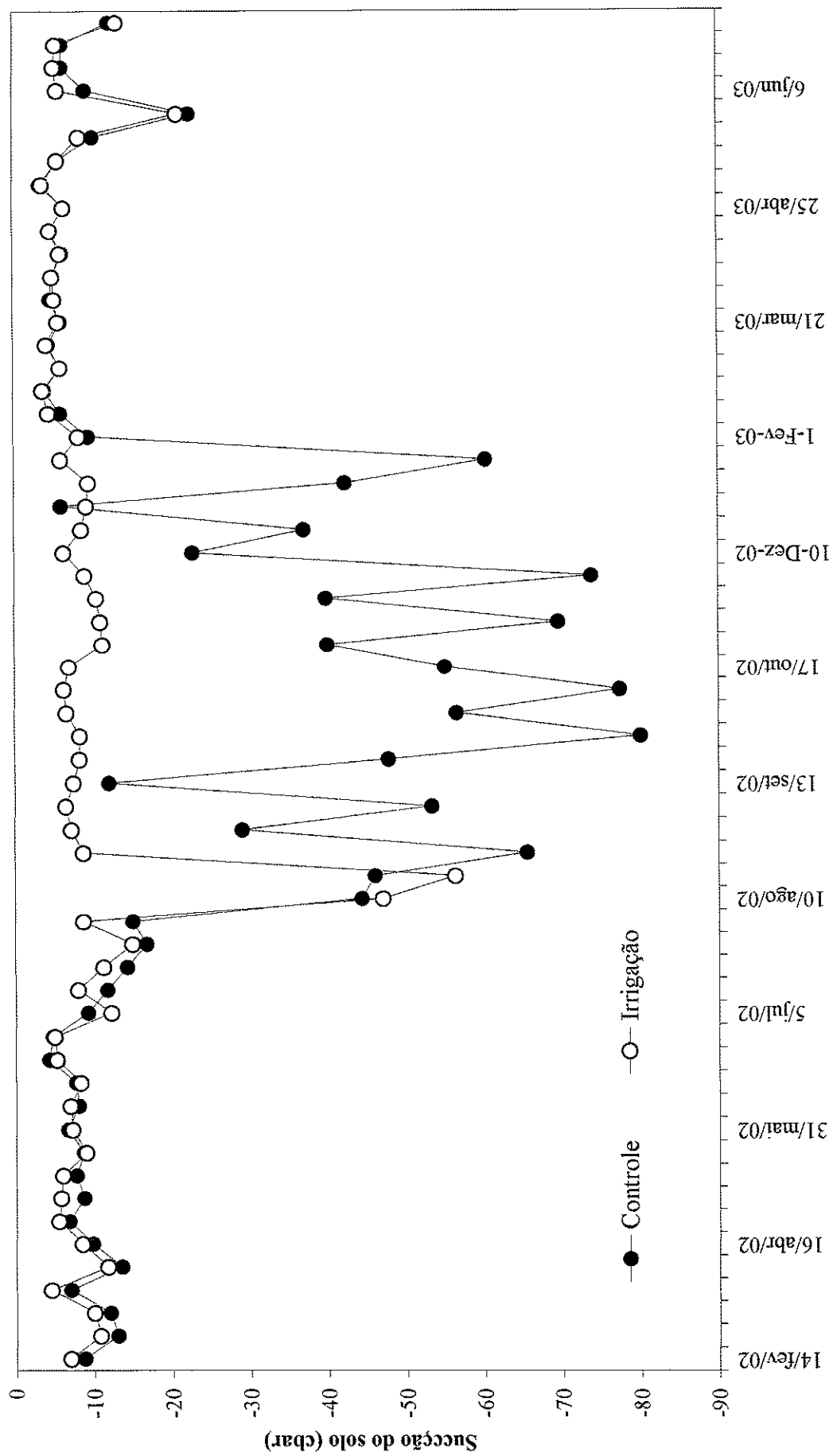


Figura 5 – Sucção do solo da área útil do estudo.

3.2 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR

O potencial hídrico foliar foi medido num dia da última semana de cada mês, nos horários de 3:00 a 4:00 horas (pré-aurora) e de 14:00 a 15:00 horas (meio-do-dia), utilizando-se uma câmara de pressão PMS (Corvalis, OR, USA). As avaliações foram feitas em três indivíduos pré-selecionados em cada parcela.

Em cada horário, uma folha era retirada com auxílio de uma tesoura de poda e, logo em seguida, acondicionada em saco plástico com papel umedecido para evitar evaporação de água das folhas durante o transporte até à câmara de pressão.

Na câmara de pressão, a parte do limbo da folha era isolada da atmosfera deixando a extremidade do pecíolo exposta. Uma pressão suficientemente alta de N_2 era então aplicada, para que a seiva do xilema do pecíolo fluísse na extremidade cortada. Imediatamente após o umedecimento da secção cortada do pecíolo, a pressão do gás era interrompida e então feita a leitura da pressão resultante.

3.3 TROCA GASOSA

As medições das variáveis de troca gasosa foram realizadas em três indivíduos por parcela em apenas uma folha totalmente desenvolvida e saudável de cada indivíduo, entre 9:00 e 15:00 horas para evitar possíveis influências ambientais.

Essas medidas foram feitas com auxílio de um Sistema Portátil de Fotossíntese (LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NB, USA), com fornecimento de H_2O e CO_2 ambiental, sendo a taxa de fluxo utilizada de $400 \mu mol s^{-1}$. As variáveis medidas nessa avaliação incluem: capacidade fotossintética à saturação de luz (A_{max}), condutância estomática (G_s), concentração de CO_2 intercelular (C_i) e resposta de curva de luz.

Durante todo o período de medição, a temperatura da câmara foi mantida abaixo de $32^\circ C$, para controlar o calor.

As anotações sobre a presença de eventos reprodutivos eram realizadas paralelamente às medições de trocas gasosas.

3.3.1 Capacidade fotossintética

As medições de capacidade fotossintética foram realizadas em cinco dias da última semana de cada mês.

Inicialmente, as folhas eram expostas a valores baixos de intensidade de luz de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ até completa estabilização fotossintética, por aproximadamente 10-15 min. Logo após essa estabilização, a folha era iluminada a um fluxo de fóton fotossintético (FFF) de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, quando eram computados os valores contínuos de capacidade fotossintética a cada 5 segundos, até se alcançar os valores de estado estável de taxa de fotossíntese líquida.

A partir da plotagem dos pontos contínuos de resposta fotossintética a um FFF considerado, um valor representativo de A_{max} foi escolhido. Os valores de condutância estomática e concentração de carbono interno eram automaticamente selecionados de acordo com A_{max} escolhido.

As taxas de A_{max} , de G_s e C_i foram calculadas diretamente pelo equipamento, de acordo com equações de von Caemmerer & Farquhar (1981). A razão A_{max}/G_s foi avaliada como parâmetro de eficiência intrínseca de uso da água.

3.3.2 Curva de luz

As medições da resposta de curva de luz foram realizadas em quatro dias da penúltima semana e em cinco dias da última semana, a cada dois meses. Para construção dessa curva, as folhas foram expostas aos seguintes níveis decrescentes de FFF: 800, 600, 400, 150, 75, 45, 15 e $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Com exceção do nível de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, os valores de troca gasosa de cada FFF eram medidos depois de um período de adaptação de 90 segundos.

As variáveis de resposta da curva de luz foram derivadas usando-se uma hipérbole não-retangular fixa com auxílio do programa "Photosyn Assistant" (Dundee Scientific, Dundee, Scotlahnd). Os valores das curvas de luz foram expressos em valores de fotossíntese máxima (A_{max}), taxa de respiração no escuro (R), rendimento quântico da fotossíntese (ϕ_a), ponto de compensação de luz (PCL) e ponto de saturação de luz (PSL). Onde R ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) é a liberação de carbono no escuro, ϕ_a é o número de moles de CO_2 fixado, o número de O_2 produzido ou elétrons gerados no processo fotossintético por moles de quanta recebidos, PCL é o nível de irradiância na qual a taxa de assimilação de CO_2 da fotossíntese é

balanceada pela taxa de produção de CO₂ da respiração, PSL é a faixa de intensidades luminosas acima da qual a assimilação de CO₂ é insensível à intensidade de luz.

3.4 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

Essa variável foi medida amostrando-se três plantas por parcela. Em cada planta amostrada, uma folha madura era selecionada da qual eram retirados três discos foliares de 1,78 cm², nos meses de abril, outubro e dezembro de 2002 e abril de 2003.

Os discos foliares foram levados ao Laboratório de Ecofisiologia da Embrapa Amazônia Oriental para posterior secagem a 64°C, até peso constante, e pesagem.

De posse dos pesos de cada disco, os valores médios foram obtidos por conversão da área foliar específica por folha amostrada.

3.5 NITROGÊNIO E FÓSFORO FOLIAR

A coleta das amostras de folhas para análise de nitrogênio e fósforo foliar foi feita mensalmente, nos mesmos indivíduos e ocasião das avaliações do potencial hídrico foliar, no período de julho de 2002 a janeiro de 2003.

Para análise dessas variáveis, foram utilizadas amostras compostas de seis folhas por parcela. Para compor as amostras compostas, foram retiradas de três indivíduos duas folhas, por indivíduo, por parcela. Após terem sido secas a 64°C em estufa com circulação de ar, até peso constante, as amostras foram moídas e analisadas. A determinação de nitrogênio foi feito segundo Kandeler & Gerber (1988) e de fósforo pelo método de Murphy & Riley (1962).

3.6 OBSERVAÇÕES FENOLOGICAS

Constaram de registro dos eventos de floração e frutificação ocorridos nas plantas experimentais. Essas observações foram feitas mensalmente, de janeiro de 2002 a junho de 2003, nos mesmos indivíduos utilizados na avaliação de troca gasosa.

3.7 ANÁLISE ESTATÍSTICA

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando o programa JMP v. 3.2.6 (Instituto SAS, Cary, NC, USA, 1999).

Foi usado um modelo MANOVA de amostras repetidas para ajustar os dados de capacidade fotossintéticas, potencial hídrico e pulso de nutrientes, com tratamento como único efeito. Cada medida foi considerada como variável dependente e o tempo (meses do ano) foi usado como o efeito entre variáveis dependentes. Esse modelo possibilitou a análise multivariada, pelo teste de Wilk (λ) (SAS Institute, 1998).

Paralelamente ao teste multivariado, também foi verificado o ajuste de Geisser & Greenhouse (G-G), para a análise univariada de ANOVA (SAS Institute, 1998).

O efeito de tratamento no potencial hídrico e na capacidade fotossintética foi testado com a interação irrigação x meses, nos modelos de ANOVA e MANOVA. Para teores de nutrientes, as médias de tratamento foram comparadas somente pelo teste de Wilk (λ).

Foi feita a análise de variância para testar o efeito da interação entre evento reprodutivo e meses do ano na capacidade fotossintética, nas parcelas irrigadas e controle, separadamente, considerando somente os meses que apresentavam pelo menos um indivíduo com evento fenológico.

Alguns dados mensurados foram excluídos das análises por princípio técnico do modelo, por morte de algumas plantas, ou valores absurdos (principalmente após forte chuva), ou por plantas não medidas.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 VARIAÇÃO NO POTENCIAL HÍDRICO E NA TROCA GASOSA

Constatou-se uma interação significativa entre a irrigação e os meses do ano no potencial hídrico em ambos horários de medição, tanto no teste de Wilk (λ) como no Univariado G-G (Tabela 1).

Tabela 1 – Análise de variância da interação irrigação x meses do ano no potencial hídrico foliar de *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Horário (MPa)	Teste de Wilk (λ)				Teste univariado G-G			
	gl (num.)	gl (den.)	F	P<	gl (num.)	gl (den.)	F	P<
Pré-aurora	6,0386	11	12	0,0022*	28,6031	2,3044	50,696	0,0001*
Meio-do-dia	11	12	20,177	0,0001*	4,6864	103,1	28,561	0,0001*

Tanto nas parcelas controle como nas de irrigação, os valores de potencial hídrico, para ambos horários, seguiram uma tendência semelhante nos primeiros cinco meses de avaliação (chuvas) (Figura 6). A partir desse intervalo, somente as parcelas não irrigadas apresentaram queda abrupta em decorrência da seca seguinte. Passada a fase crítica da seca, o potencial hídrico se recuperou imediatamente (Figura 6).

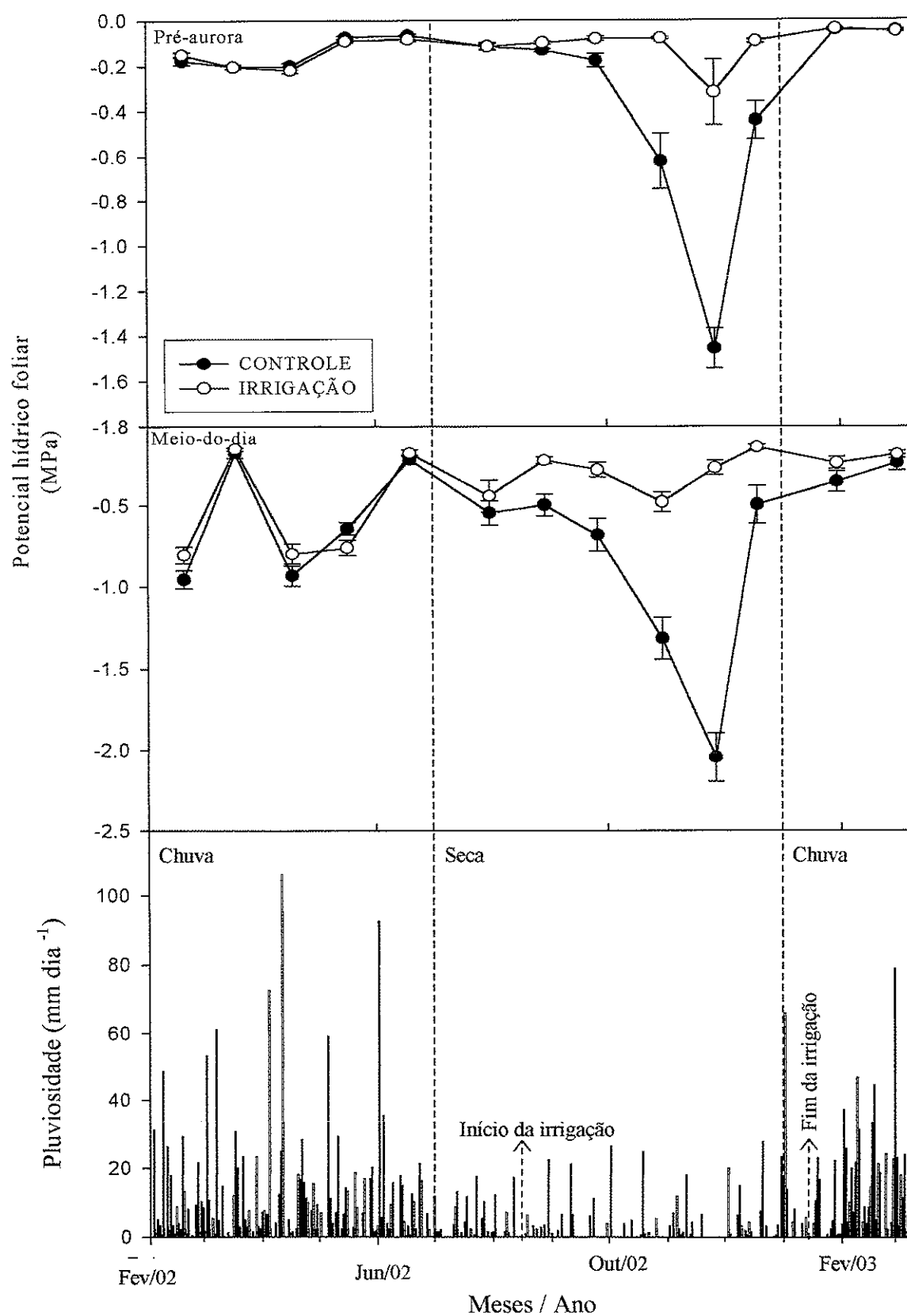


Figura 6 – Potencial hídrico foliar de *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Apesar dos indivíduos medidos não serem os mesmos, durante a estação seca houve uma correlação significativa ($r = 0,75$; $P = 0,0315$) entre os valores de potencial hídrico na pré-aurora e os valores de assimilação máxima ($A_{\max}$) (Figura 7). Na estação das chuvas essa correlação não foi significativa.

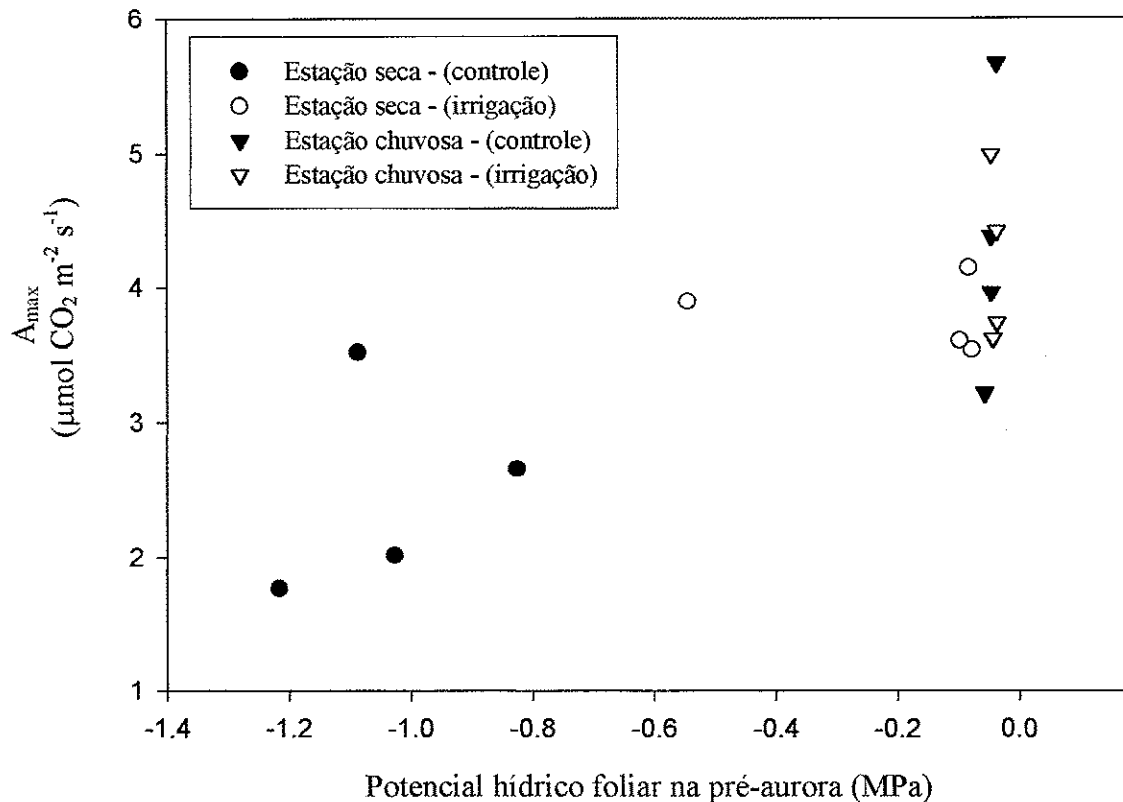


Figura 7 – Correlação entre o potencial hídrico e a $A_{\max}$ em *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Nas variáveis de troca gasosa, a análise de variância não mostrou efeito significativo de irrigação ao longo do período de estudo. Porém, observou-se significância na interação irrigação x meses do ano para os valores de $A_{\max}$ e G_s , pelo teste de Wilk, e para todas as variáveis de troca gasosa, pelo teste univariado G-G (Tabela 2).

Tabela 2 – Análise de variância da interação irrigação x meses do ano na troca gasosa de *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Variável	Teste de Wilk (λ)				Teste univariado G-G			
	gl (num.)	gl (den.)	F	P =	Gl (num.)	gl (den.)	F	P =
$A_{\max}$	11	9	13,7629	0,0003*	6,3767	121,16	4,3534	0,004*
G_s	11	9	3,0361	0,0532*	5,0365	95,693	2,6954	0,025*
C_i	11	9	1,2910	0,3563	4,5456	86,367	3,0228	0,0275*
$A_{\max} / G_s$	11	9	1,6273	0,2369	5,752	109,29	3,7794	0,0021*

Em todo o período de avaliação, de modo geral, as parcelas irrigadas mantiveram os valores de $A_{\max}$, G_s , C_i e $A_{\max}/G_s$ mais ou menos constantes (Figura 8).

Nas parcelas controle, observou-se uma tendência de queda lenta de $A_{\max}$, G_s e C_i do final da estação chuvosa até o final da estação de seca. Nesse intervalo, essas taxas caíram em torno de 46, 21 e 42%, respectivamente. Já a razão $A_{\max}/G_s$ apresentou uma tendência inversa (Figura 8).

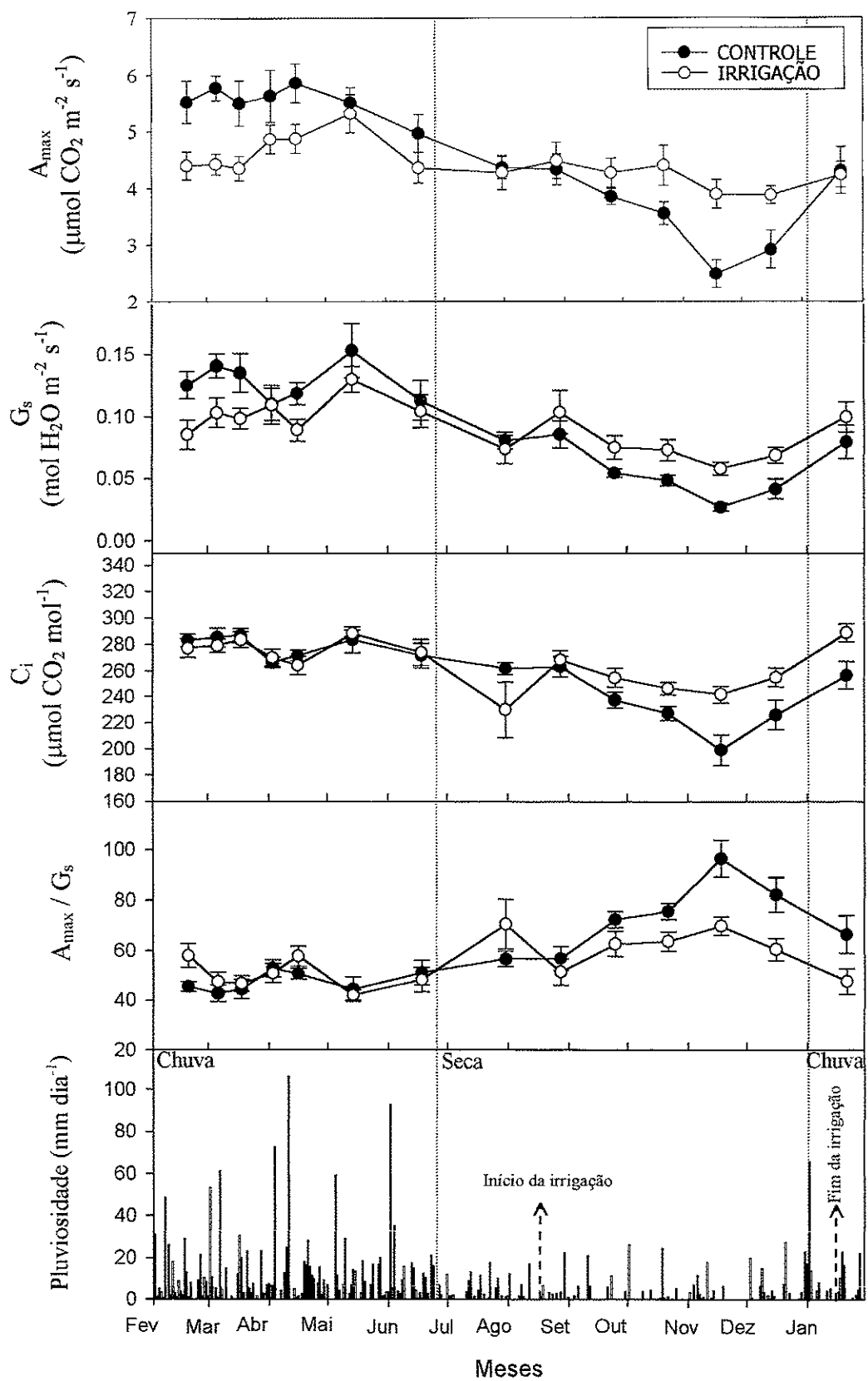


Figura 8 – Variação das variáveis de troca gasosa de *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Só os valores $A_{\max}$ e ϕ_a , derivados da curva de luz, variaram significativamente em função da disponibilidade de água, tanto devido à estação como ao tratamento de irrigação (Tabela 3).

Tabela 3 – Valores médios (DP, em parêntese) derivados de curva de luz de *M. ciliata* (Rich.) DC., nos meses de novembro de 2002 (típico de seca) e de janeiro 2003 (típico das chuvas), em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Variável	Novembro 2002 (seca)		Janeiro 2003 (chuvas)	
	Controle	Irigado	Controle	Irigado
$A_{\max}$ ^{a, b, c}	2,70 (0,25)	4,17 (0,30)	4,75 (0,50)	4,67 (0,24)
R	-0,076 (0,024)	-0,170 (0,027)	-0,204 (0,059)	-0,170 (0,067)
ϕ_a ^b	0,048 (0,003)	0,060 (0,004)	0,076 (0,006)	0,080 (0,010)
PCL	1,80 (0,47)	2,81 (0,43)	2,21 (0,73)	1,57 (0,69)
PSL	61,53 (7,39)	75,22 (6,87)	67,01 (6,81)	65,71 (8,83)

^a Significante para irrigação; ^b Significante para estação; ^c Significante para interação irrigação x estação ($P < 0,05$).

Como esperado, os valores de $A_{\max}$ derivados da curva de luz, referentes aos meses de novembro (seca) e janeiro (chuvas), foram consistentes com o resultado da variável $A_{\max}$ medida na troca gasosa, ao longo de todo o período experimental. Com respeito àquela variável, observou-se um efeito significativo da irrigação ($P = 0,045$), da estação ($P = 0,008$) e da interação irrigação x estação ($P = 0,05$) (Tabela 3).

Em novembro de 2002 (mês típico de seca), a $A_{\max}$ das parcelas de irrigação foi significativamente maior ($P = 0,0004$) que a das parcelas de controle, diferente do que ocorreu em janeiro (mês típico das chuvas), quando não houve diferença significativa. Por outro lado, os valores de $A_{\max}$, nas parcelas controle, tiveram um aumento dobrado da estação seca para as chuvas.

O rendimento quântico da fotossíntese foi afetado significativamente apenas pela estação ($P = 0,0067$), aumentando nas chuvas.

Na Figura 9, que mostra a curva de luz em diferentes condições hídricas, observa-se que, em condições naturais, a estação chuvosa possibilitou uma maior assimilação de CO_2 , enquanto nas parcelas irrigadas a estação do ano não influiu.

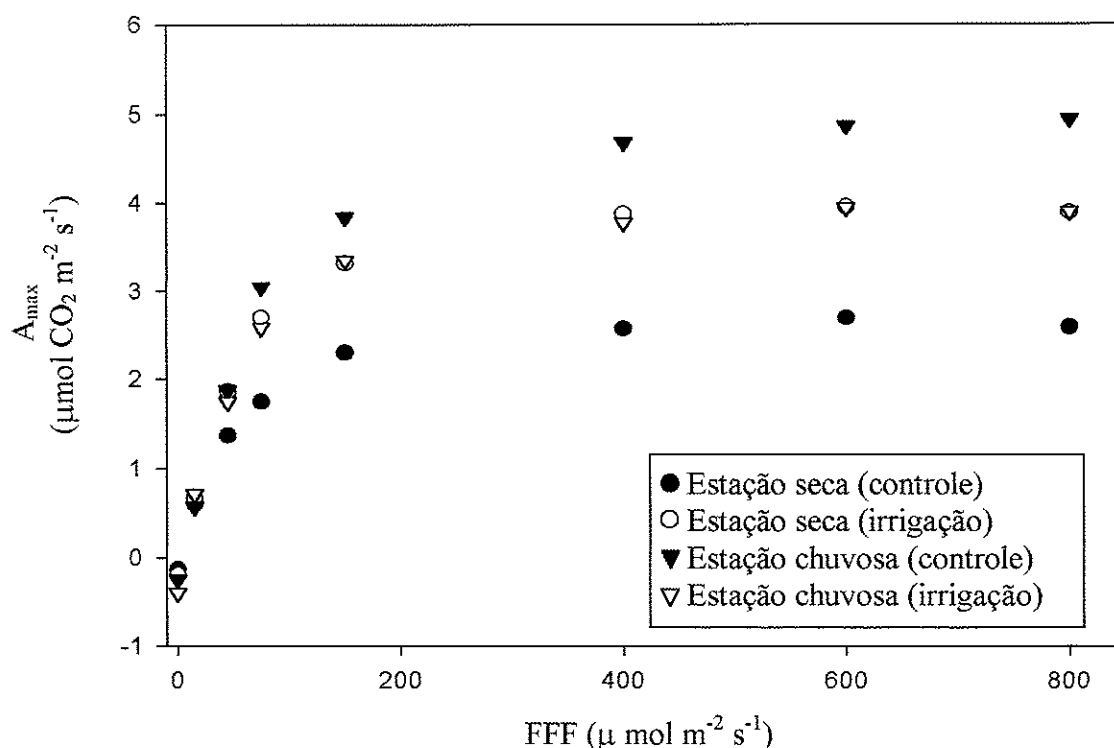


Figura 9 – Curva de luz de *M. ciliata* (Rich.) DC. em diferentes condições hídricas, em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

A adaptação osmótica parece ser um importante mecanismo de resistência à seca e isso pode afetar os vários processos fisiológicos das plantas sob condições de baixo potencial hídrico foliar.

Neste estudo, as respostas de fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar de *M. ciliata* (Rich.) DC. foram reduzidas em duas a cinco vezes em função do déficit hídrico durante a estação seca, quando a pluviosidade mensal foi em média de apenas 81 mm. Essas respostas alcançaram níveis mais altos nas chuvas, quando a pluviosidade média mensal foi de 295,4 mm.

Pelo fato do fechamento estomático ser a primeira linha de defesa contra a dissecação, a sensibilidade dos estômatos, provavelmente, é o fator mais importante no controle de fixação de carbono nas plantas sob déficit hídrico.

Por outro lado, o excesso de umidade necessariamente não implica em acréscimos proporcionais na fotossíntese, haja vista que não se observou correlação entre o potencial hídrico e a fotossíntese máxima na estação das chuvas. A ocorrência dessa correlação, quando

se irrigou na seca, pode indicar que o suprimento d'água não atingiu o nível da estação das chuvas.

O balanço hídrico da planta torna-se negativo tão logo a oferta de água seja insuficiente para suprir as necessidades para transpiração, causando um declínio no potencial hídrico foliar. Em consequência, as taxas de assimilação de CO₂, condutância estomática e concentração interna de CO₂ tornam-se reduzidas quanto mais negativo for o potencial hídrico foliar.

Entre as outras respostas derivadas da curva de luz, apenas o rendimento quântico da fotossíntese foi afetado negativamente pela estação seca, ou seja, durante a estação das chuvas maior quantidade de moles de CO₂ foi absorvido pela folha.

Tem sido verificado que em ambiente sob estresse hídrico, a seca pode exceder os limites de tolerância das plantas, dificultando ainda mais a sua adaptação fisiológica, levando, em alguns casos, à mortalidade, o que realmente foi observado em algumas plantas experimentais.

Ficou claro neste estudo que a seca afeta seriamente a maioria das atividades fisiológicas dos indivíduos de *M. ciliata* (Rich.) DC.. Isto significa que a adaptação ao fator disponibilidade de água pode ser importante no processo adaptação das comunidades do ecossistema estudado.

Neste estudo, a irrigação elevou a fotossíntese máxima das plantas, como foi indicado nos dados de trocas gasosas da curva de luz. A diminuição do potencial hídrico foliar reforça a importância da estação seca no local estudado. Contudo, a melhor eficiência do uso da água nas plantas não irrigadas não chegou a ser constatada.

Sendo *M. ciliata* (Rich.) DC. uma planta com um sistema radicular superficial e denso, pode-se inferir que isso tenha contribuído com a sua pronta recuperação do potencial hídrico foliar devido a irrigação, durante a seca. Isso pode também ser constatado pelo rápido aumento do potencial hídrico foliar no retorno das chuvas.

De fato, a água das primeiras chuvas, por não penetrarem de imediato no perfil do solo, ficam retidas por algum tempo na superfície ou retidas pela liteira e húmus, de modo que plantas com sistema radicular superficial e denso apresentam certa vantagem na recuperação de seu estado hídrico (Cao & Booth, 2001).

Os dados de potencial hídrico foliar e de troca gasosa apresentados neste estudo concordam com os resultados encontrados por Fortini *et al.* (2003). E, em função destes dados e daqueles reportados por esses autores, é possível considerar *M. ciliata* (Rich.) DC. como

uma espécie anisohídrica, ou seja, uma planta que ajusta a troca gasosa foliar conforme o estado hídrico de sua folha.

4.2 VARIAÇÃO NA ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

A análise de variância mostrou um efeito significativo do tratamento de irrigação na área foliar específica de *M. ciliata* (Rich.) DC. (Tabela 4).

Tabela 4 – Análise de variância do tratamento de irrigação na área foliar específica (AFE) de *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Variável	Teste de Wilk (λ)			
	Gl (num.)	gl (den.)	F	P=
AFE (g m^{-2})	1	22	6,4522	0,0187 *

Na Figura 10 é ilustrado o efeito negativo da irrigação nesse parâmetro.

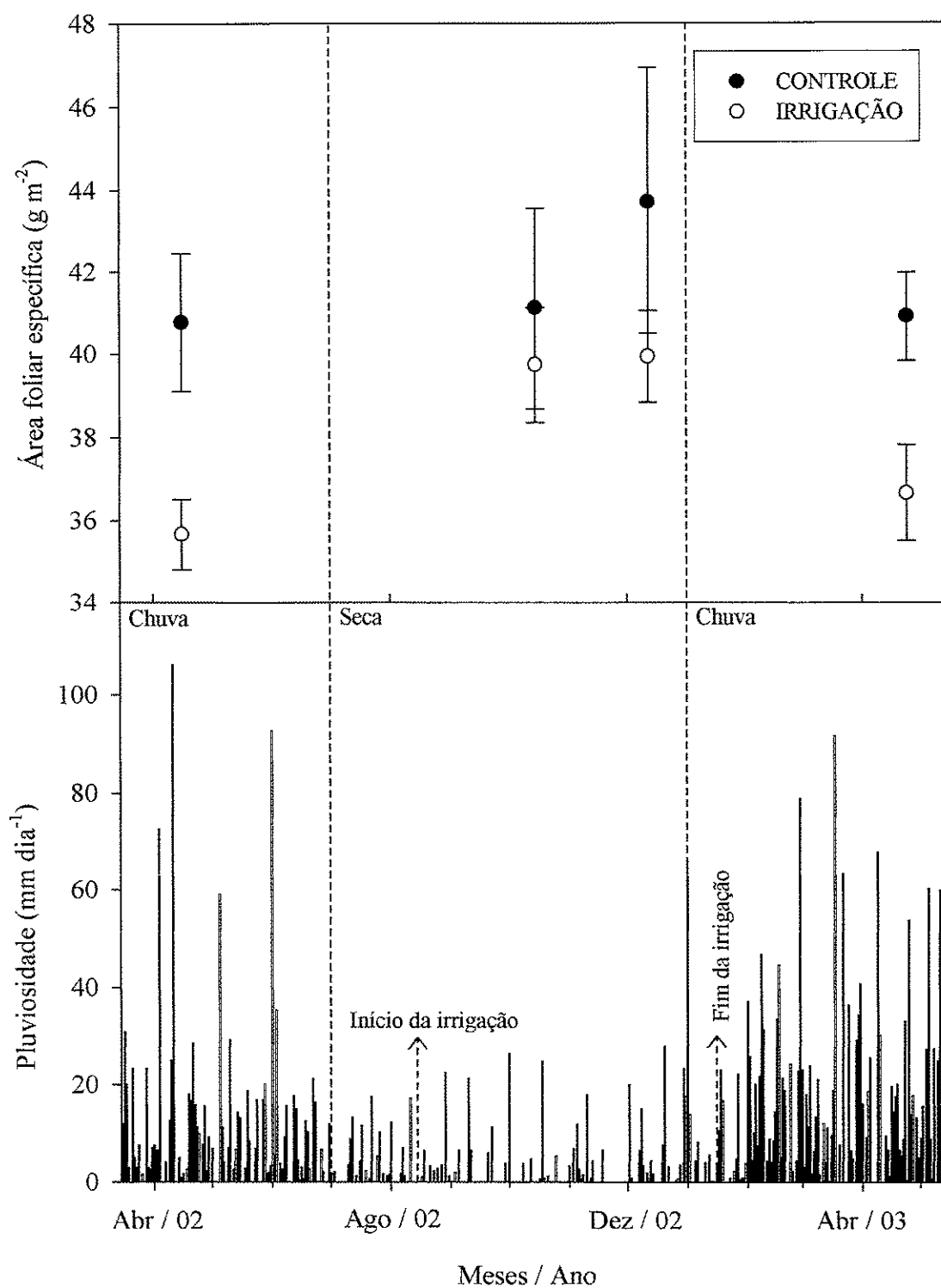


Figura 10 – Variação na área foliar específica de *M. ciliata* (Rich.) DC. em diferentes condições hídricas, em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Também é possível se observar que na seca os valores de área foliar específica tendem a se elevar. Isso evidencia a ocorrência de um ajuste fisiológico da planta no sentido de reter água em condições de déficit hídrico. No entanto, esse maior peso específico da folha, em condições de déficit hídrico, só confere às plantas uma maior eficiência na assimilação de carbono nas chuvas, uma vez que a correlação entre área foliar específica e assimilação máxima só foi significativa naquela estação ($r = 0,696$; $P = 0,0552$), conforme é mostrado na Figura 11.

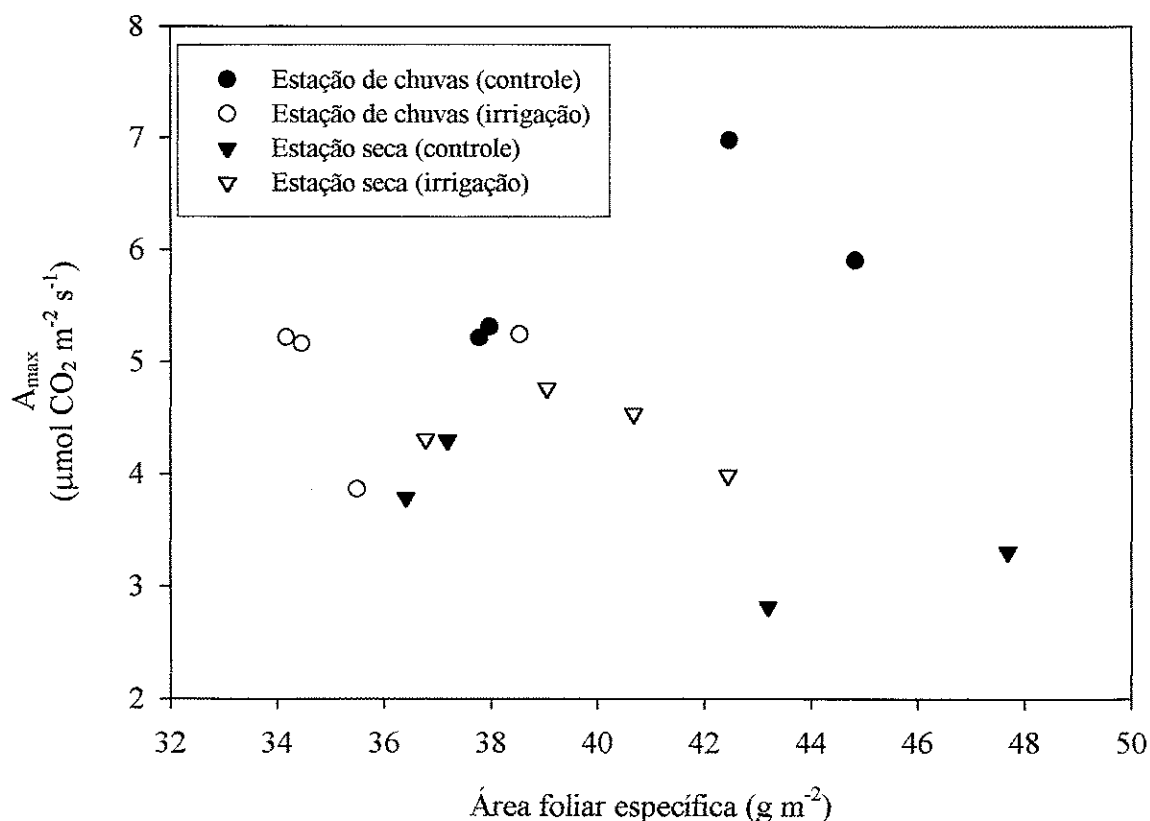


Figura 11 – Correlação entre área foliar específica e assimilação máxima em *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

4.3 NITROGÊNIO E FÓSFORO FOLIAR

4.3.1 Variação nos teores de nitrogênio e fósforo

A irrigação não apresentou efeito significativo tanto no pulso de nitrogênio como no de fósforo, na base da massa (Tabela 5).

Tabela 5 – Análise de variância da interação entre a irrigação e os meses do ano nos teores de nitrogênio e fósforo foliar de *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Variável	Teste de Wilk (λ)				Teste univariado G-G			
	gl (num.)	gl (den.)	F	P=	gl (num.)	gl (den.)	F	P=
N (g/kg MS)	6	1	8,2470	0,2604	3,3869	20,322	1,4239	0,2639
P (g/kg MS)	6	1	1,0506	0,6331	2,7235	16,341	0,9653	0,4256

A falta de efeito significativo do déficit hídrico nos teores de nitrogênio e fósforo foliar contraria a hipótese do estudo. Isso pode indicar tanto um baixo nível de nitrogênio e fósforo para o processo de ciclagem de nutriente, como uma baixa atividade microbiana, ambas informações não foram avaliados neste estudo.

Na Figura 12 se encontra a variação dos teores de nitrogênio e de fósforo foliar, ao longo do período experimental.

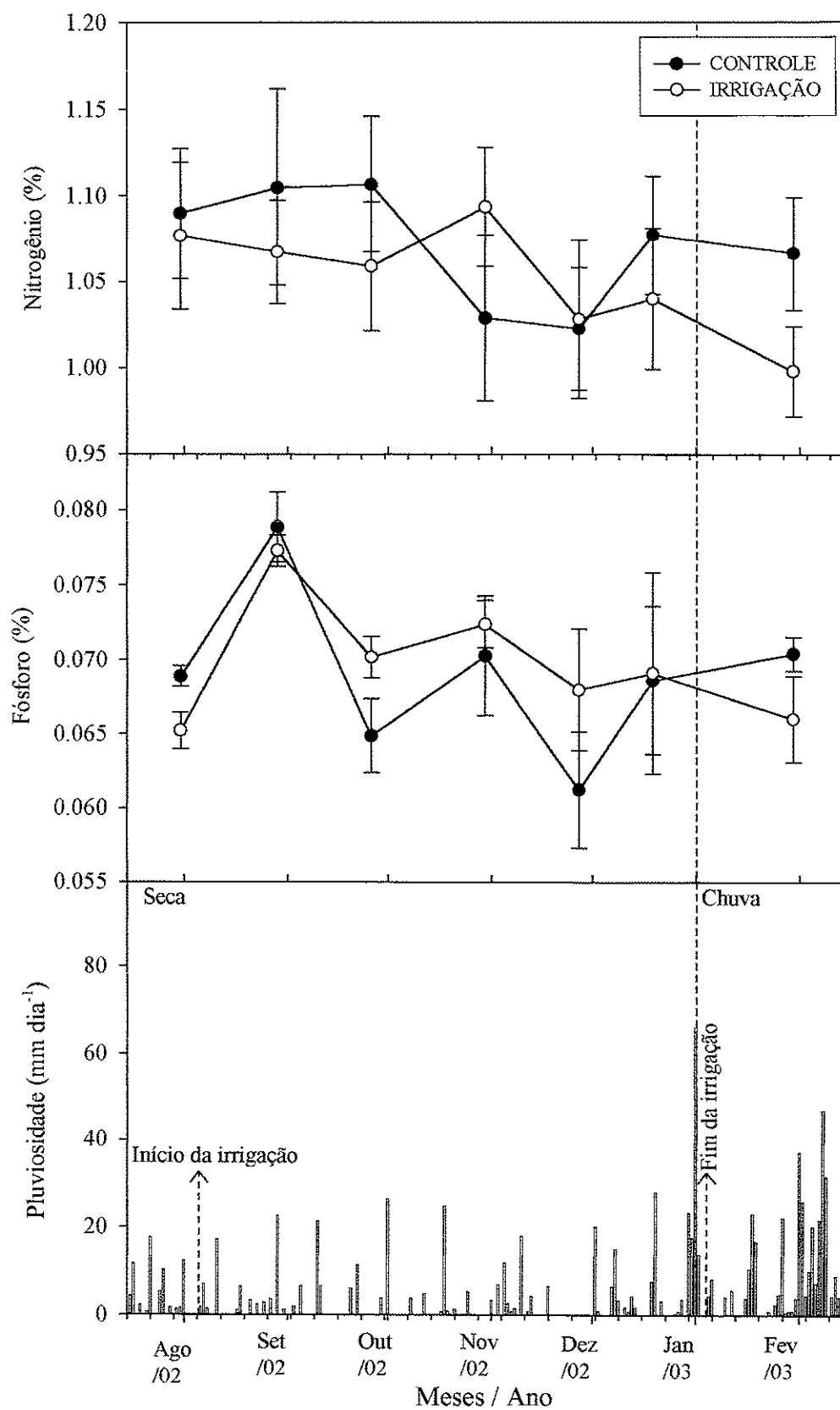


Figura 12 – Variação dos teores de nitrogênio e fósforo foliar de *M. ciliata* (Rich.) DC. em diferentes condições hídricas, em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Observa-se que não há uma relação clara entre teores de nitrogênio e fósforo e o déficit hídrico, devido tanto à variação sazonal de chuva como à irrigação. Entre as possíveis causas pela falta de relação estreita entre os teores de nutrientes e a disponibilidade de umidade, pode ser considerada a deficiência da metodologia de coleta de material foliar para análise. Devido ao restrito número de plantas experimentais, não foi possível se coletar amostras mais representativas. E o número reduzido de plantas que forneciam amostras para análise química possivelmente introduziu uma nova variável não controlada pela metodologia, ou seja, a exaustão dos indivíduos sucessivamente amostrados ao longo do estudo.

4.3.2 Relação entre os teores de nitrogênio e fósforo e assimilação máxima

Não foi encontrada nenhuma correlação significativa entre os teores de nitrogênio e fósforo foliar e a assimilação máxima, nas amostragens da seca ($r = 0,30$ e $P = 0,46$ para N; $r = 0,66$ e $P = 0,7$ para P) e das chuvas ($r = 0,7$ e $P = 0,08$ para N; $r = 0,35$ e $P = 0,38$ para P) (Figura 13 e 14).

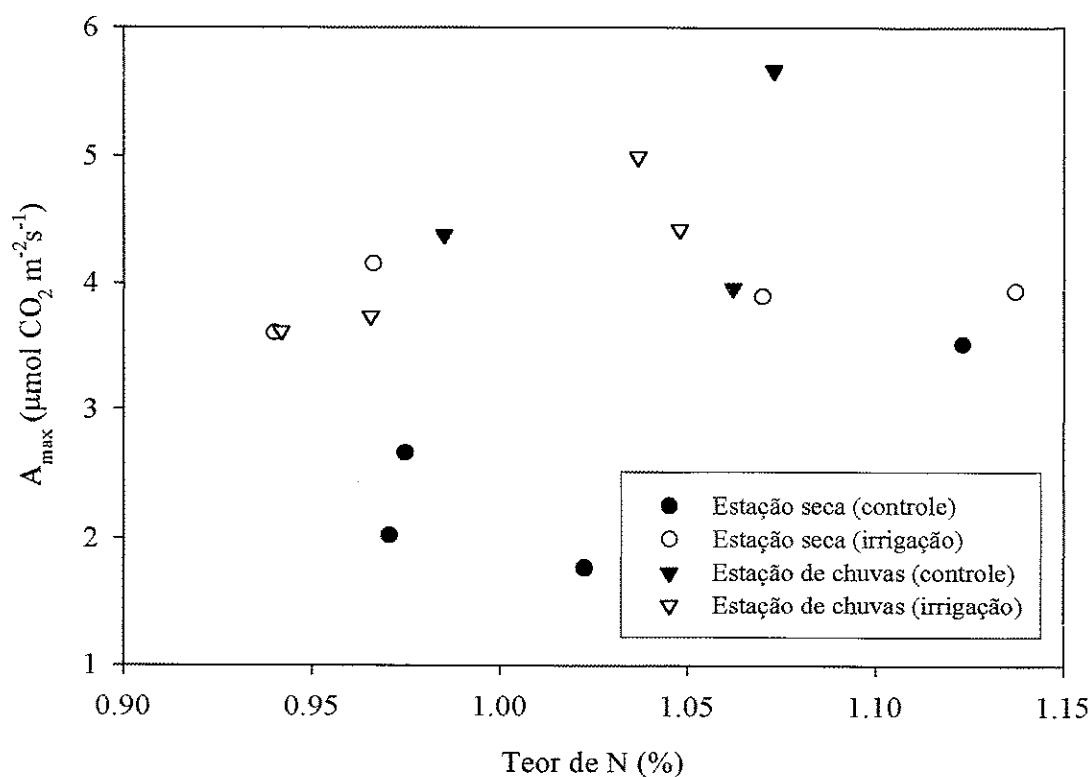


Figura 13 - Correlação entre o teor de nitrogênio foliar e a assimilação máxima em *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

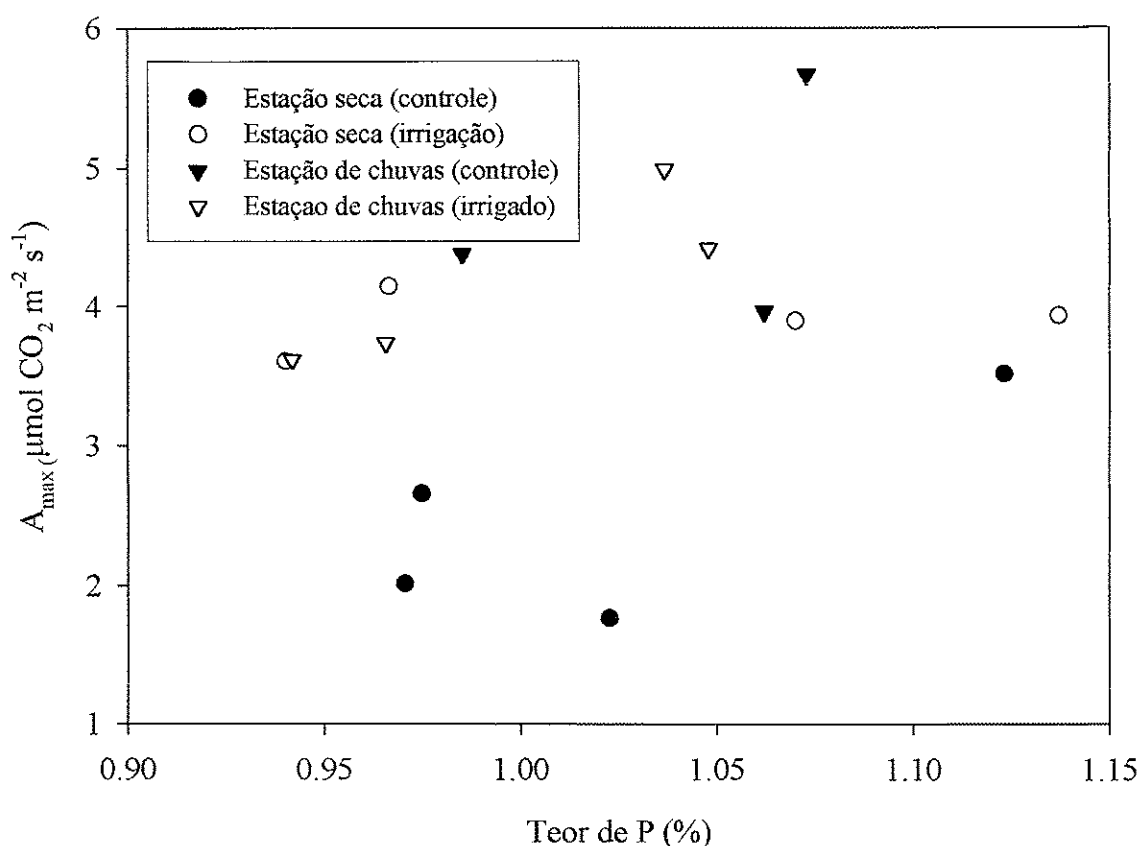


Figura 14 - Correlação entre o teor de fósforo foliar e a assimilação máxima em *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Os resultados dos teores de nitrogênio contrariam a importância desse elemento nos processos básicos da assimilação de carbono de plantas tropicais, fartamente documentada na literatura.

No caso do fósforo, essa falta de correlação confirma alguns estudos com espécies de florestas tropicais (Raaimakers *et al.*, 1995).

A pesar do *status* de nutrientes no ambiente não ter sido avaliado neste estudo, é possível que a baixa concentração de nitrogênio e fósforo no solo tenha diminuído a importância do pulso de nutrientes no estímulo dos processos fisiológicos da planta, assim como pode ter ocorrido com a atividade microbiana do solo.

4.4 FENOLOGIA

4.4.1 Variação da fenologia

Os eventos de floração e frutificação de *M. ciliata* (Rich.) DC. foram sensíveis às condições climáticas, sendo mais frequentes nas parcelas não irrigadas (Figura 15).

Durante o período experimental do estudo, observou-se que em condições naturais (controle) a floração foi interrompida em junho de 2002, re-iniciando-se em novembro do mesmo ano, alcançando um máximo entre os meses de fevereiro e abril. Já a frutificação se iniciou apenas em janeiro, alcançando um máximo no pico das chuvas, entre março e abril.

Nas parcelas irrigadas, a floração se distribuiu ao longo de todo o ano, sem uma época definida de concentração. Já a frutificação começou a ocorrer em setembro, alcançando o pico de novembro a março.

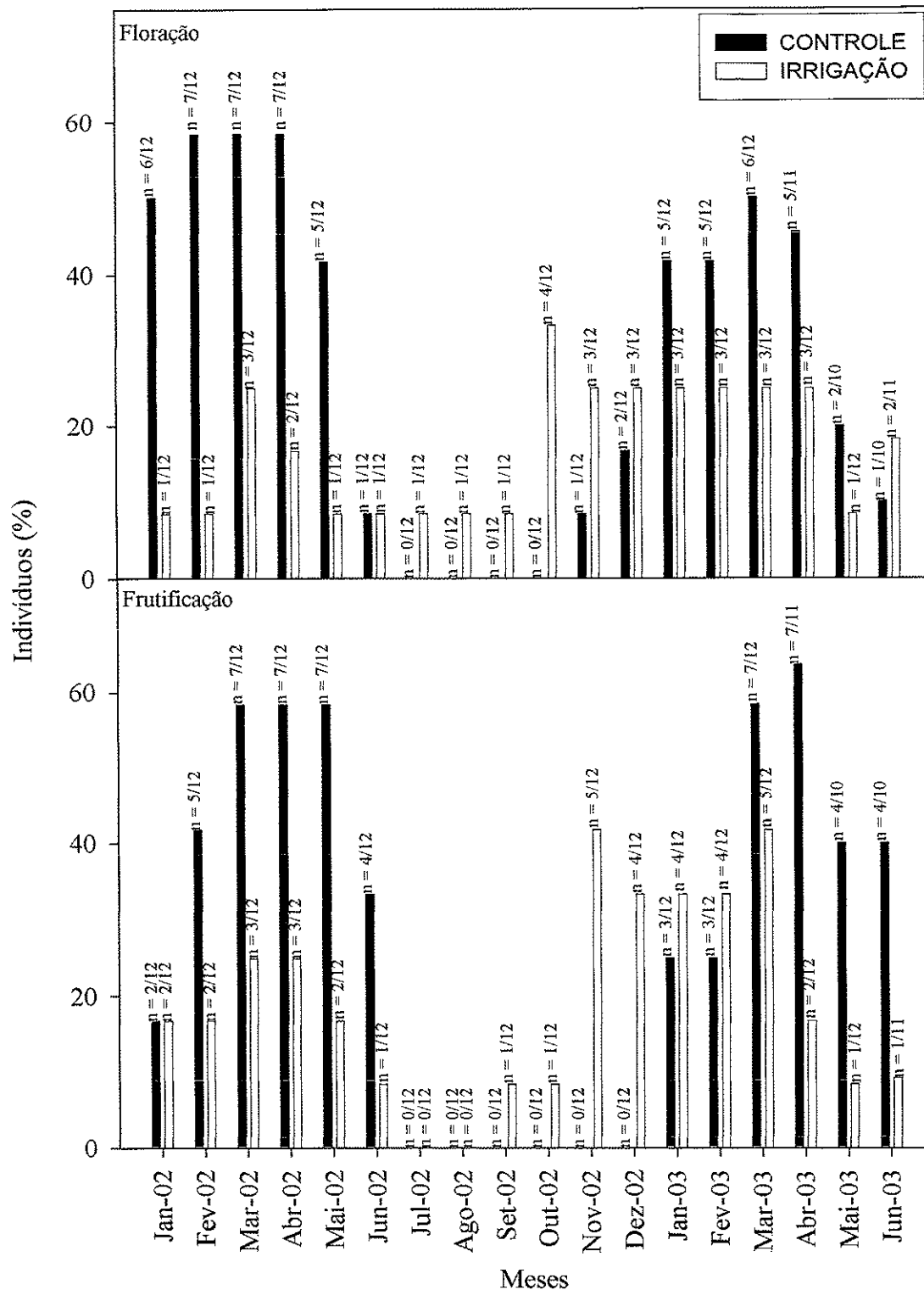


Figura 15 – Percentagem de indivíduos com evento reprodutivo (n = proporção de indivíduos) em *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Semelhante ao que normalmente ocorre em espécies tropicais, os eventos fenológicos de *M. ciliata* (Rich.) DC. foram associados ao déficit hídrico, com a concentração de eventos de floração e frutificação na estação das chuvas.

A baixa condição hídrica da planta na seca dificultou o florescimento e a consequente frutificação, provavelmente devido ao fechamento dos estômatos. Ademais, períodos freqüentes de secas podem reduzir diretamente ou indiretamente a atividade reprodutiva através da redução da fotossíntese (Bawa & Dayanandan, 1998). Por outro lado, o estresse hídrico pode ser considerado como o ponto de partida para a florescência de espécies tropicais Borchert (1980).

A irrigação na estação seca reduziu os eventos reprodutivos da planta na estação chuvosa seguinte, e isso pode ter demandado uma menor quantidade de assimilados, medida por $A_{\max}$ nesse período, em relação à não irrigação, estando isso de acordo com a teoria de Tissue & Wright (1995).

Na irrigação, o surgimento das flores de *M. ciliata* (Rich.) DC. ocorreu durante o ano todo. Possivelmente a condição de umidade do solo nas parcelas irrigadas permitiu uma maior distribuição dos eventos reprodutivos ao longo do ano sem, contudo, afetar o número total de eventos, levando a se supor que os fenômenos reprodutivos em *M. ciliata* (Rich.) DC. são mais dependentes do fator hídrico que de outros como luminosidade, temperatura entre outros. E é possível que esse tipo de reação à irrigação seja uma característica apenas de algumas espécies do sub-bosque de florestas úmidas (Wright & Cornejo, 1990; Wright, 1991).

4.4.2 Relação entre a fenologia e a assimilação máxima

A análise de variância da interação tratamento x meses do ano x presença de evento reprodutivo na assimilação máxima não foi significativa ($P = 0,0952$). Já a análise de variância da interação meses do ano x presença de evento reprodutivo, nas parcelas irrigadas e não irrigadas, separadamente, mostrou significância apenas para as parcelas controle (Tabela 6).

Tabela 6 – Análise de variância da interação meses do ano e presença de evento fenológico na assimilação máxima de CO₂ de *M. ciliata* (Rich.) DC., no período de fevereiro de 2002 a janeiro de 2003, em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

Parcelas	gl	F	P=
Controle	7	3,3093	0,0036 *
Irrigação	11	1,1232	0,3484

A significância da interação meses do ano x presença de evento reprodutivo na assimilação máxima, sob condições naturais, mostra que apenas a ocorrência de eventos reprodutivos, de alguma forma, afetou a fotossíntese, embora essa tendência não seja consistente ao longo do período experimental.

Na Figura 16 encontra-se a relação entre a presença de eventos reprodutivos e a assimilação máxima de *M. ciliata* (Rich.) DC., nas parcelas controle e de irrigação. Analisando-se apenas os meses em que ocorreram plantas com e sem eventos reprodutivos, observa-se que tanto nas parcelas controle quanto nas de irrigação não foi observada uma tendência clara do efeito fenologia ao longo do período experimental, principalmente nas parcelas controle.

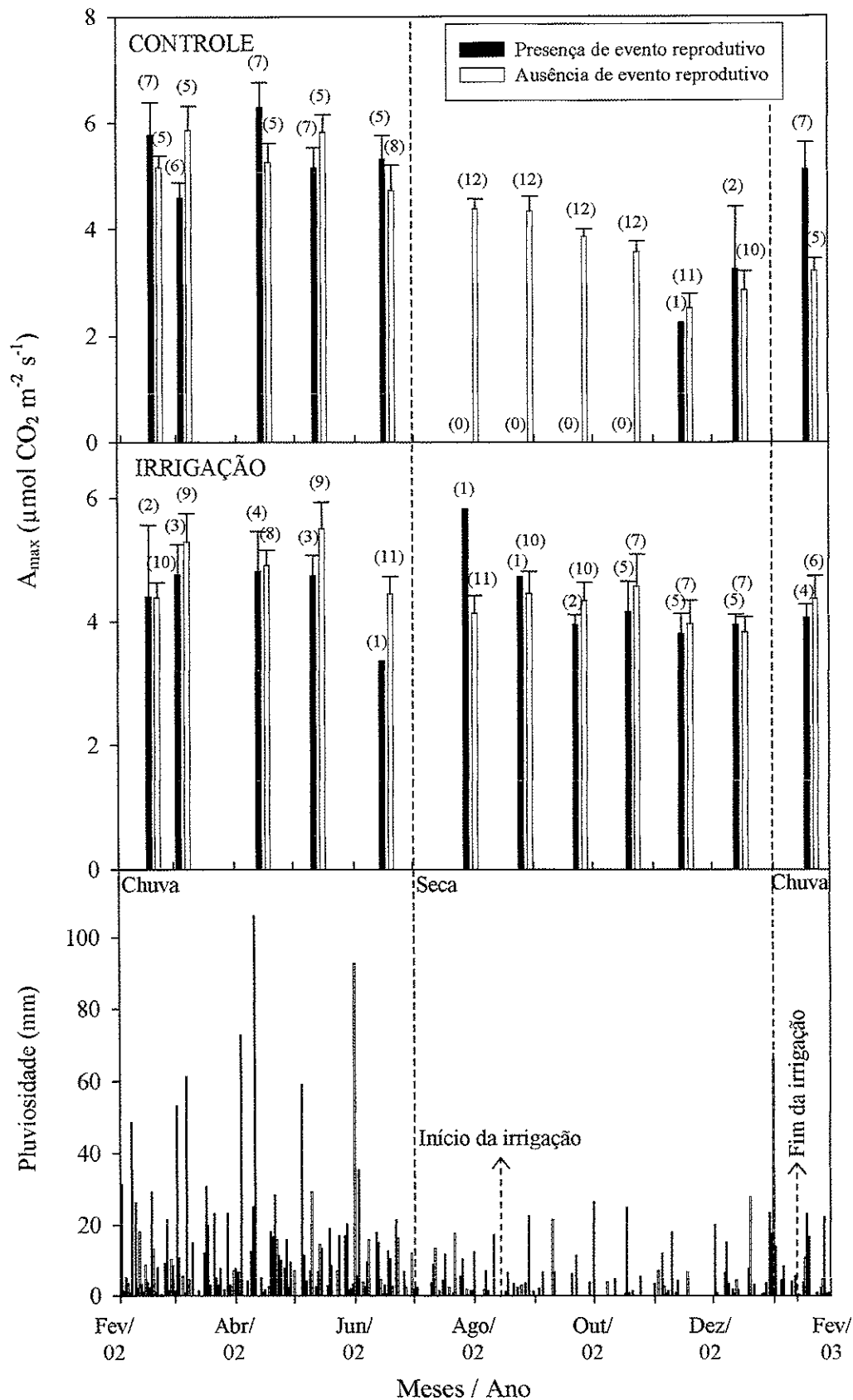


Figura 16 – Relação entre eventos reprodutivos e assimilação máxima (número de indivíduos) em *M. ciliata* (Rich.) DC. em uma floresta secundária, em Castanhal, Pará, Brasil. 2003.

De modo geral, observou-se uma falta de consistência dos eventos fenológicos em estimular a assimilação máxima. Isso pode ser resultado da deficiência da metodologia utilizada, pois, de fato, a avaliação do efeito da fenologia (presença ou ausência de evento fenológico) na assimilação máxima foi baseada apenas na comparação da média de indivíduos com ou sem evento fenológico, em cada mês. Assim, não foi levado em consideração o comportamento fisiológico nos diferentes estágios de reprodução (floração e frutificação). Porém, um ponto há de se considerar nas parcelas controle - nos primeiros meses de chuvas ocorreu um aumento do número de indivíduos férteis que responderam abruptamente à assimilação de CO₂ do que os indivíduos inférteis.

5 - CONCLUSÕES

A pronta recuperação da assimilação de CO₂ de *Miconia ciliata* (Rich.) DC., no início das chuvas, observada por Fortini *et al.* (2003) foi confirmada neste estudo.

A irrigação estimulou os eventos reprodutivos na estação seca.

A drástica elevação de eventos reprodutivos no início das chuvas aumentou os valores de assimilação máxima.

Não foi comprovado a importância do pulso de nitrogênio e de fósforo foliar na recuperação da assimilação máxima de CO₂, no início das chuvas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D. 1999. Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. **Oecologia**, 119:300-310.
- Ackerly, D.D.; Dudley, S.A.; Sultan, S.E.; Schmitt, J.; Coleman, J.S.; Linder, A.R.; Sandquist, D.R.; Geber, M.A.; Evans, A.S.; Dawson, T.E. & Lechowicz, M.J. 2000. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. **BioScience**, 50(11):979-995.
- Almeida, F. 1983. Three new mesoamerican species of *Miconia* (Melastomataceae). **Brittonia**, 35(11):42-48.
- Alvim, P.D.T. 1959. **Water requirements of Cacao**. Presented at FAO Tech – Cacao Meet, Acra, Ghana. s/p.
- Amthor, J.S. 1989. **Respiration and Crop Productivity**. Springer-Verlag. Berlin. s/p.
- An Editorial Comment. 2002. Phenology: its importance to the global change community. **Climatic Change**, 54:379-385.
- Arntz, A.M.; Delucia, E.H. & Jordan, N. 2000. Fitness effects of a photosynthetic mutation across contrasting environments. **J. Evol. Biol.**, 13:792-803.
- Bastable, H.G., Shuttleworth, W.J. Dallarosa, R.L.G., Fisch, G. & Nobre, C.A. 1993. Observations of climate, albedo and surface radiation over cleared and undisturbed Amazonian forest. **Int. J. Climatology**, 13:783-796.
- Bastos, T.X. 1972. **O estado atual dos conhecimentos das condições climáticas da Amazônia Brasileira**. Belém: IPEAN, 1972 (IPEAN. Boletim Técnico, 54)
- Bawa, K.S. & Dayanandan, S. 1998. Global Climate Change and Tropical Forest Genetic Resources. Climate Change and Tropical Forest Genetic Resources. **Climatic Change**, 39:473-485.
- Birdsey, R.A. 1992. Carbon storage in trees and forests. **In: Forests and global change. I. Opportunities for increasing forest cover**. Sampson, R.N. & Hair, D. (eds.). American Forests, Washington, D.C. s/p.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. **Ecology**, 61:1065-1074.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, 75(5):1437-1449.
- Brown, S. & Lugo, A.E. 1990. Tropical secondary forest. **Journal of Tropical Ecology**, 6:1-31.
- Burnham, C.P. 1975. The forest environment: Soils. **In: Tropical Rain Forest of the Far East**. Whitmore, T.C. (ed.). Oxford University Press. Oxford. s/p.

- Bushbacher, R.; Uhl, C. & Serrão, E.A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II nutrient stocks in the soil and vegetation. **Journal of Ecology**, 76:682-699.
- Cao, K-F & Booth, W. 2001. Leaf anatomical structure and photosynthetic induction for seedlings of five dipterocarp species under contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Journal of Tropical Ecology**, 17:163-175.
- Cardoso, E.M.R. 1986. Situação atual da mandioca na Amazônia. **In:** Anais do Simpósio do Trópico Úmido – Culturas temporárias. Belém: EMBRAPA-CPATU. Documentos 36. p. 85-96
- Chokkalingam, U. & Jong, W. 2001. Secondary forest: a working definition and typology. **International Forestry Review**, 3(1):19-26.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. **J. Ecol.**, 82:865-872.
- Claussen, M.; Brivkin, V. & Ganapolski, A. 2001. Biogeophysical versus biogeochemical feedbacks of large-scale land cover change. **Geophysical Research Letters**, 28(6):1011-1014.
- Pantoja, R.R. 2002. **Análise Florística e Estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará, Brasil**. Dissertação de Mestrado. Belém: UFRA. 51p.
- Cole, D.W. & Rapp, M. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. **In:** Dynamics Principles of Forest Ecosystems. Richle, D.E. (ed.). Cambridge University Press, London. p. 341-409.
- Condit, R.; Hubell, S.P. & Foster, R.B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecol. Monogr.**, 65:419-439.
- Corlett, R. T. & Lafrankie, J. V.. 1998. Potential impacts of climate change on tropical Asian forests through and influence on phenology. **Climatic Change**, 39:439-453.
- Cornejo, F.H.; Varela, A. & Wright, S.J. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. **Oikos**, 70:183-190.
- Culf, A.D.; Esteves, J.L.; Marques Filho, A. de O. & da Rocha, H.R. 1996. Radiation, temperature and humidity over Forest and pasture in Amazonia. **In:** Amazonian climate and deforestation. Gash, J.H.C.; Nobre, C.A. Roberts, J.M. & Victoria, R.L. (eds.). J.M. Wiley and Sons, New York.
- Dias-Filho, M.B. & Dawson, T.E. 1995. Physiological responses to soil moisture stress in two amazonian gap-invader species. **Functional Ecology**, 9:213-221.
- Diaz, H.F. & Kiladis, G.N. 1992. Atmospheric teleconnections associated with the extreme phases of the Southern Oscillation. **In:** El Niño: Historical and Paleoclimatic Aspects of the Southern Oscillation. Diaz, H. F. & Markgraf, V. (eds.). Cambridge University Press, p.7-28.

- Diniz, T.D. de A.S. 1986. **Caracterização climática da Amazônia Oriental**. EMBRAPA/CPATU-GTZ. p. 3-13.
- Doley, D., Unwin, G.L. & Yates, D.J. 1988. Spatial and temporal distribution of photosynthesis and transpiration by single leaves in a rainforest tree, *Argyrodendron peralatum*. **Australian Journal of Plant Physiology**, 15:317-326.
- Dolman, A.J.; Gash, J.H.C.; Roberts, J.M. & Shuttleworth, W.J. 1991. Stomatal and surface conductance of tropical rainforest. **Agricultural and Forest Meteorology**, 54:303-318.
- Dudley, N. 1998. **Forests and climate change**. Report. World Wildlife Found International, Gland, Switzerland. s/p.
- Égler, E.G. 1961. A Zona Bragantina no Estado do Pará. **Revista Brasileira de Geografia**, 3. Separata. Ano XXIII. IBGE. Rio de Janeiro. s/p.
- Evans, J.R. & Seemann, J.R. 1989. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: cost, consequences, and control. **In: Photosynthesis**. Briggs, W.R. (ed.). Liss, New York, p. 183-205.
- Falesi, I.C. 1958. **Carta dos solos da região Bragantina – Estado do Pará**. Contribuição à carta de solos da Amazônia. IPEAN. Belém. s/p.
- Falesi, I.C.; Vieira, L.S.; Santos, W.H.P. & Oliveira Filho, J.P.S. 1967. Levantamento de reconhecimento dos solos da Região Bragantina, Estado do Pará. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. 2. p.1-63.
- Fearnside, P.M. 1999. Biodiversity as an environmental service in Brazil's Amazonian forest: risk, value and conservation. **Environmental Conservation**, 26:305-321.
- Fernandes, E.C.M.; Motavalli, P.P.; Castilla, C. & Mukurumbira, L. 1997. Management control of soil organic matter dynamics in tropical land-use systems. **Geoderma**, 79:49-67.
- Field, C.B. & Mooney, H.A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. **In: The Economy of Plant Form and Function**. Givnish, T.J. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 25-55.
- Forseth, I.N. & Ehleringer, J.R. 1983. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals, III. Gas exchange responses to light, CO₂, and VPD in relation to long-term drought. **Oecologia**, 47:344-315
- Fortini, L.B.; Mulkey, S.S.; Zarin, D.J.; Vasconcelos, S.S. & Carvalho, C.J.R. 2003. Drought constraints on leaf gas exchange by *Miconia ciliata* (Melastomataceae) in the understory of an eastern Amazonian, regrowth forest stand. **American Journal of Botany**, 90(7):1064-1070.
- Frankie, G.W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. **In: Coevolution of animals and plants**. Gilbert, L. & Raven, P. (eds.). Univ. Texas Press, Austin. p.193-209.

- Franklin, J.F.; Swanson, F.J.; Harmon, M.E.; Perry, D.A.; Spies, T.A.; Dale, V.H.; McKee, A.; Ferrell, W.K.; Means, J.E.; Gregory, S.V.; Lattin, J.D.; Schowater, T.D. & Larsen, D. 1991. Effects of global climatic change on forests in northwestern North America. **Northwest Environmental Journal**, 7: 233-254.
- Grace, J. & Rayment, M. 2000. Respiration in the balance. **Nature**, 404:819-820.
- Grace, J.; Lloyd, J.; McIntyre, J.; Miranda, A.C.; Meir, P.; Miranda, H.S.; Moncrieff, J.; Massheder, J. Wright, I. & Gash, J. 1995. Fluxes of carbon dioxide and water vapor over an undisturbed tropical forest in south-west Amazonia. **Global Change Biology**, 1:1-12.
- Hake, D.R.; Powell, J.; Mcpherso, J.K.; Claypool, P.L. & Dunn, G.L. 1984. Water stress of tallgrass prairie plants in Central Oklahoma. **Journal of Range Management**, 32(2):147-151.
- Hanson, A.D. & Hitz, W.D. 1982. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. **Annual Review of Plant Physiology**, 33:163-203.
- Harrison, R. D. 2001. Drought and the consequences of El Niño in Borneo: a case study of figs. **Population Ecology**, 43:63-75.
- Hilty, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. **Biotropica**, 12(4):292-306.
- Hodnett, M.G.; da Silva, L.P.; da Rocha, H.R. & Cruz Senna, R. 1995. Seasonal soil water storage changes beneath central Amazonian rainforest and pasture. **Journal of Hydrology**, 170: 233-254.
- Holbrook, N.M.; Burns, M.J. & Field, C.B. 1995. Negative xylem pressure in plants: a test of the balancing pressure technique. **Science**, 270(5239):1193-1194.
- Hölscher, D.; Sá, T.D.; Bastos, T.X.; Denich, M. & Folster, H. 1997. Evaporation from young secondary forest in eastern Amazonia. **Journal of hydrology**, 193:293-305.
- Hsaio, T.C.; Acevedo, E.; Fereres, E. & Henderson, W.D. 1976. Water stress, growth, and osmotic adjustment. **Philosophical Transactions of the Royal Society London**, 273:479-500.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 24:519-70.
- Inpe. 2001. **Deforestation estimates in the Brazilian Amazon, 200**. National Institute for Space Research (INPE), São José dos Campos, Brazil. s/p.
- Jiip, P.H.; Nepstad, D.C.; Cassel, D.K. & Carvalho, C.R.D. 1998. Deep soil moisture storage and transpiration in forests and pastures of seasonally-dry Amazonia. **Climatic Chance**, 39: 395-412.
- Johnson, C.M.; Vieira, I.C.G.; Zarin, D.J.; Frizano, J. & Johnson, A.H. 2001. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forests in eastern Amazonia. **Forest Ecology and Management**, 147:245-252.

- Johnson, C.M.; Zarin, D.J. & Johnson, A.H. 2000. Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests: Climate, soil texture, and forest type effects. **Ecology**, 81:1395-1401.
- Jones, H.G. 1998. Stomatal, control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, 49:387-398.
- Kandeler, E. & Gerber, H. 1988. Short-term assay of soil urease activity using colorimetric determination of ammonium. **Biol. Fert. of Soils**, 6:68-72.
- Kiladis, G. N. & Diaz, H. F. 1989: Global climatic anomalies associated with extremes in the Southern Oscillation. **J. Climate**, 2:1069-1090.
- Kitajima, K.; Mulkey, S.S. & Wright, S.J. 1997. Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. **Oecologia**, 109:490-498.
- Kozlowski, T. T., Kramer, P. J., & Pallardy, S. G. 1991. **The Physiological Ecology of Woody Plants**. Academic Press, San Diego, 657p.
- Kursar, T.A. & Coley, P.D. 1999. Contrasting models of light acclimation in two species of rainforest understory. **Oecologia**, 121:489-498.
- Lambers, H. & Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. **Adv. Ecol. Res.**, 23:187-261.
- Larcher, W. 1980. **Physiological Plant Ecology**. 2nd edition. Springer, Berlin. s/p.
- Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. RiMa, São Carlos. 531p.
- Lavelle, P.; Blanchart, E. & Martins, A. 1992. Impacts of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics,. **In: Myths and science of soils of the tropics**. SSSA Special Publication n° 29. p. 157-185
- Lean, J. & Warrilow, D.A. 1989. Simulation of the regional climatic impact of Amazon deforestation. **Nature**, 342:411-413.
- Lean, J.; Bunton, C.B.; Nobre, C.A. & Rowntree, P.R. 1996. The simulated impact of Amazonian deforestation on climate using measured ABRACOS vegetation characteristics. **In: Amazonian deforestation and climate**. Gash, J.H.C.; Nobre, C.A.; Roberts, J.M., & Victoria, R.L. (eds.). John Wiley & Sons, New York, NY, U.S.A. s/p.
- Lemeé, G. 1956. Recherches éco-physiologiques sur la cacaoyer. **Rev. Gén. Bot.** 63:41-94.
- Lodge, D.J.; McDowell, W.H. & McSwiney, C.P. 1994. The importance of nutrient pulse in tropical forests. **Tree**, 9(10):384-387.
- Ludovino, R.M.R. 2001. **Análise da diversidade e da dinâmica da agricultura familiar na Amazônia Oriental. O caso da Zona Bragantina**. Tese de Doutorado. Universidade Técnica de Lisboa, Instituto Superior de Agronomia. 370p.

- Lugo, A.E.; Sanchez, M.J. & Brown, S. 1986. Land use and organic content of some sub-tropical soils. **Plant Soil**, 96:185-196.
- Luizão, R.C.C.; Bonde, T.A. & Rosswall, T. 1992. Seasonal variation of soil microbial biomass – the effects of clear felling a tropical rainforest and establishment of pasture in the central Amazon. **Soil Biol. Biochem.**, 24:805-813.
- Lynn, B.H.; Rind, D. & Avissar, R. 1995. The importance of sub grid-scale mesoscale circulations generated by landscape heterogeneity in general circulation models (GCMs). **Journal of Climate**, 8:191-205.
- Marschner, P.; Marino, W. & Lieberei, R. 2002. Seasonal effects on microorganisms in the rhizosphere of two tropical plants in a polyculture agroforestry system in Central Amazonia, Brazil. **Biol. Fertil. Soil**, 35:68-71.
- Meir, P.; Grace, J. & Miranda, A.C. 2001. Leaf respiration in two tropical rainforests: constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. **Functional Ecology**, 15:378-387.
- Miranda, A.C.; Miranda, H.S.; Lloyd, J.; Grace, J.; Francey, R.J.; McIntyre, J.A.; Meir, P.; Riggan, P.; Lockwood, R. & Brass, J. 1997. Fluxes of carbon, water, and energy over Brazilian cerrado: An analysis using eddy covariance and stable isotopes. **Plant, Cell and Environment**, 20: 315-328.
- Mooney, H.A. & Ehleringer, J.R. 1997. Photosynthesis. **In: Plant Ecology**. Crawley, M.J. (ed.). Second Edition. Black Well Science. p.1-27.
- Moulin, S.; Kergoat, L.; Voviovy, N. & Dedieu, G. 1997. Global-Scale assessment of vegetation phenology using NOAA/AVHRR satellite measurements. **Journal of Climate**, 10:1154-1170.
- Mulkey, S.S.; Kitajima, K. & Wright, S.J. 1996. Plant physiological ecology of tropical forest canopies. **Tree**, 11(10):408-412.
- Mulkey, S.S.; Smith, A.P. & Wright, S.J. 1991a. Comparative life history and physiology of two understory Neotropical herbs. **Oecologia**, 88:263-273.
- Mulkey, S.S.; Wright, S.J. & Smith, A.P. 1991b. Drought acclimation of an understory shrub in a seasonally dry tropical forest. **Am. J. Bot.**, 78:579-587.
- Mulkey, S.S.; Wright, S.J. & Smith, A.P. 1993. Comparative physiology and demography of tree Neotropical forest shrub: alternative shade-adaptive character syndromes. **Oecologia**, 117:s/p.
- Murphy, J., & J.P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. **Anal. Chim. Acta**, 27:31-36.
- Nakagawa, M., K. Tanaka, T. Nakashizuka, T. Ohkuo, T. Kato, T. Maeda, K. S. & H. Miguichi, H. Nagamasu, and K. Ogino. No prelo. Impact of severe drought associated with the 1997-1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. **Journal of Tropical Ecology**.

- Nepstad, D. C.; Carvalho, C. R. de; Davidson, E. A.; Jipp, P.; Lefebvre, P.; Negreiros, G. H.; Silva, E. D. da; Stone, T.; Trumbore, S. & Vieira, S. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. **Nature**, 372:666-669.
- Nepstad, D.; Moutinho, P.; Dias-Filho, M.B.; Davidson, E.; Cardinot, G.; Markewitz, D.; Figueiredo, R.; Vianna, N.; Chambers, J.; RAY, D.; Guerreiros, J.B.; Lefebvre, P.; Sternberg, L.; Moreira, M.; Barros, L.; Ishida, F.Y.; Tohlver, I.; Belk, E.; Kalif, K. & Schwalbe, K. 2002. The effects of partial through fall exclusion on canopy process, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. **Journal of Geophysical Research**, 107(D20):1-18.
- Nepstad, D.C., Moutinho, P. & Markewitz, R.S. 2001. The recovery of biomass, nutrient stocks, and deep-soil functions in secondary forests. **In: The Biogeochemistry of the Amazon Basin**. M.E. McClain, R.L. Victoria & J.E. Richey (eds.). New York: Oxford University Press. p. 139-155.
- Nepstad, D.C.; Moreira, A.G. & Alencar, A.A. 1999. **A Floresta em Chamas: Origem, Impactos e Prevenções de Incêndios Acidentais na Amazônia**. Brasília, PPG-7 Banco Mundial. 147p.
- Noss, R.F. 2001. Beyond Kyoto: forest management in a time of rapid climate change. **Conservation Biology**, 15:578-590.
- Nutman, F.J. 1937. Studies in the physiology of *Coffea arabica* L. Photosynthesis of coffee leaves under natural conditions. **Ann. Bot. N.S.**, 1:353-367.
- O'Neill, R.V. & De Angelis, D.L. 1981. Comparative productivity and biomass relation of Forest ecosystems. **In: Dynamics Properties of Forest Ecosystems**. Reichle, D.E. (ed.). Cambridge University Press. p.411-449.
- Oberbauer, S.F.; Strain, B.R. & Riechers, G. H. 1987. Field water relations of a wet-tropical forest tree species, *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). **Oecologia**, 71:369-374.
- Odum, H.T.; Lugo, A.; Cintrom, G. & Jordan, C.F. 1970. Metabolism and evapotranspiration in some rain forest plants and soil. **In: A tropical Rainforest**. Odum, H.T. & Pigeon, R.F. (eds.). Oak ridge, Tenn: U.S. Atomic Energy Commission. p.H3-H52.
- Pearcy, R.W. 1987. Photosynthesis gas exchange responses of Australian tropical forest tree in canopy, gap, and understory microenvironments. **Functional Ecology**, 1:169-178.
- Penteado, A.R. 1967. **O uso da terra na Região Bragantina – Pará**. Instituto de Estudos Brasileiros – Universidade de São Paulo. 112p.
- Pielke, S.R., R.A.; & Avissar, R. 1990. Influence of landscape structure on local and regional climate. **Landscape Ecology**, 4:133-155.
- Poorter, H. & Evans, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, 116:26-37.
- Pospíšilová, J.; Synková, H. & Rulcová, J. 2000. Cytokinins and water stress. **Biologia Plantarum**, 43(3):321-328.

- Priori, L. & Eamus, D. 1999. Seasonal changes in leaf water characteristics of *Eucalyptus tetrodonta* and *Terminalia ferdinandiana* saplings in a Northern Australian Savanna. **Australian Journal of Botany**, 47:587-599.
- Raaijmakers, D.; Boot, R.G.A.; Dijkstra, P.; Pot, S. & Pons, T. 1995. Photosynthesis rates in relation to leaf phosphorus content in pioneer versus climax tropical rain forest trees. **Oecologia**, 102:120-125.
- Raven, P.H.; Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 2001. **Biologia Vegetal**. Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, RJ. 906p.
- Reekie, E.G. & Bazzaz, F.A. 1987. Reproductive effort in plants. 3. Effect of reproduction on vegetative activity. **American Naturalist**, 129(6):907-919.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). **Ecology**, 63:294-299.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, 72:61-74.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 94:13730-13734.
- Reis, G.G. & Hall, A.E. 1986. Resposta de brotação de *Eucalyptus camaldulensis* Delm. submetidas a diferentes níveis de deficiência hídrica. **Revista Arvore**, 10(1):16-26.
- Robichaux, R.H.; Rundel, P.W.; Stemmermann, L.; Canfield, J.E.; Morse, S.R. & Friedman, E. 1984. In: Physiological ecology of plants of the wet tropics. Medina, E.; Mooney, H.A. & Vazquez-Yanes, C. (eds.). W. Junk, The Hague. p.129-138.
- Rocha, A.E.S. 2002. **Catálogo de espécies de floresta secundária**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2002. 212p.
- Sá, T.D.; Costa, J.de P.R. & Roberts, J.M. 1996. Forest pasture conductance in south Para, Amazonia. In: Amazonia Climate and Deforestation. Gash, J.H.C. et al. (eds.). John Wiley, New York. p.241-264.
- Santos, S.H.M. 1996. **Comportamento fisiológico de plantas jovens de espécies florestais sob diferentes regimes de água no solo**. Dissertação de Mestrado. Lavras: Universidade Federal de Lavras. 117p.
- SAS Institute. 1998. **JMP Statistics and Graphics Guide, version 3**. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Sassaki, R.M.; Machado, E.C.; Lagoa, A.M.M.A. & Fellipe, G.M. 1997. Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a cerrado tree species. **R. Bras. Fisiol. Veg.**, 9(2):83-87.
- Scholander, P.F.; Hammel, H.T.; Bradstreet, E.D.; Hemmingsen, E.A. 1965. Sap pressure in vascular plants. **Science**, 48(3):339-346.

- Schulze, E.F. 1986. Carbon dioxide and water vapor the soil. **Annual Review of Plant Physiology**, 37:247-274.
- Shukla, J.; Nobre, C.A. & Sellers, P. 1990. Amazon deforestation and climate change. **Science**, 247:1322-1325.
- Shuttleworth, W.J.; Gash, J.H.C. Lloyd, C.R., Moore, C.J.; Roberts, J.; Filho, A.D.O.M.; Fisch, G.; Filho, V.D.P.S.; Ribeiro, M.D.N.G; Molion, L.C.B.; Sá, L.D.D.A.; Nobre, J.C.A.; Cabral, O.M.R.; Patel, S.R. & Moraes, J.C. de. 1984. Eddy correlation measurements of energy partition for Amazonian forest. **Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society**, 110:1143-1162.
- Silva, B.N.R. & Carvalho, J.S. 1986. Os solos da Amazônia Oriental. **In: Pesquisas sobre utilização e conservação do solo na Amazônia Oriental. Relatório final do convênio EMBRAPA-CPATU / GTZ. Belém: EMBRAPA-CPATU (Documentos 36.).** p.31-41.
- Skole, D; Walker, R.; Salas, W. & Wood, C. 1999. Secondary vegetation: ecological, social, and remote sensing issue. **In: Measurement and Modeling of the Inter-Annual Dynamics of Deforestation and Regrowth in the Brazilian Amazon.** Walker, R.; Salas, W.; Urquhart, G.; Keller, M.; Skole, D. & Pedlowski, M. (eds.). Editor ____ .17p.
- Sperry, J.S. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. **Agricultural and Forest Meteorology**, 140:13-23.
- Tenhunen, J.D.; Pearcy, R.W. & Lange, O.L. 1987. Diurnal variation in leaf conductance and gas exchange in natural environments. **In: Stomatal function.** Zeiger, E.; Farquhar, G.D. & Cowan, I.R. (eds.). Stanford University Press, Stanford, CA. p.323-352.
- Tenório, A.R. de; Graça, J.J.da C.; Góes, J.E.M.M.; Mendez, J.G.R.; Gama, J.R.N.F.; Silva, P.R.O.da; Américo, R.R. & Pereira, W.L.M. 1999. **Mapeamento dos solos da Estação de Psicultura de Castanhal.** Belém: FCAP. Serviço de Documentação e Informação. p.1-27. (FCAP. Informe Técnico, 25)
- Tissue, D.T. & Wright, S.J. 1995. Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrub. **Functional Ecology**, 9:518-527.
- Tobin, F.M.; Lopez, O.R. & Kursar, T.A. 1999. Responses of Tropical Understory Plants to a Severe Drought: Tolerance and Avoidance of Water Stress. **Biotropica**, 31(4):570-578.
- Tonsor, S.J. & Goodnight, C.J. 1997. Evolutionary predictability in natural population: Do mating systems and nonadditive genetic variance interact to affect heritabilities in *Plantago lanceolata*? **Evolution**, 51:1773-1784.
- Turner, N.C. & Jones, M.M. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evolution. **In: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress.** Turner, N. C. & P.J. Kramer (eds.). Wiley, New York. p. 87-103
- van Gestel, M.; Merckx, R. & Vlassak, K. 1993. Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: the fate of fast- and slow- growing microorganisms in soils from different climates. **Soil Biol. Biochem.**, 25:109-123.

- von Caemmerer, S. & Farquhar, G.D. 1981. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. **Planta**, 153:376-387.
- Waring, R.H. & Schlesinger, W.H. 1985. **Forest Ecosystems: Concepts and Management**. Academic Press, Orlando. s/p.
- Waring, R.H. 1993. How ecophysiologicalists can help scale from leaves to landscapes . **In:** Scaling Physiological Process: Leaf to Globe. Ehleringer, J.R. & Field, C.B. (eds.). Academic Press, Inc. San Diego, California. p.159-165.
- Watson, M.A. & Casper, B.B. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. **Annual Review of Ecology and Systematic**, 15:233-258.
- Wei, C.; Tyree, M.T. & Bennink, J.P. 2000. The transmission of gas pressure to xylem fluid pressure when plants are inside a pressure bomb. **Journal of Experimental Botany**, 51(343):309-316.
- West, A.W.; Sparlin, G.P. & Speir, T.W. 1989. Microbial activity gradually dried or rewetted soils as governed by water substrate availability. **Aust. J. Soil Sci.**, 27:747-757.
- Wheeler, D.E. & Levings, S.C. 1988. The impact of the 1983 El Niño drought on the litter arthropods of Barro Colorado Island, Panama. **In:** Advances in Myrmecology. Trager, J.C. (ed.). E.J. Brill Academic Publishers, Leiden. p.309-326
- Whitehead, D.; Okali, D.U.U. & Fasehum, F.E. 1981. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **J. Appl. Ecol.**, 18: 571-587.
- Whitmore, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. **In:** Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. Laurance, W.F. & Bierregard, R.O. (eds.). University of Chicago. Press, Chicago. p.3-12.
- Williamson, G.B.; Laurance, W.F.; Oliveira, A.A.; Delamonica, P; Gascon, C. & Lovejoy, T.E. 2002. Amazonia tree mortality during the 1997 El Niño drought. **Conservation Biology**, 14:1538-1542.
- Wright, I.R.; Gash, J.H.C.; Rocha, H.R. da; Shuttleworth, W.J.; Nobre, C.A.; Maitelli, G.T.; Zamparoni, C.A.G.P. & Carvalho, P.R.A. 1992. Dry season micrometeorology of central Amazonian ranchland. **Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society**, 118:1083-1099.
- Wright, S.J. 1991. Seasonal drought and phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. **Ecology**, 72(5):1643-1657.
- Wright, S.J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. **In:** Tropical Forest Plant Ecophysiology. Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L. & Smith, A.P. (eds.). Chapman & Hall, New York. p.440-459.
- Wright, S.J.; Carrasco, C.; Calderon, O. & Paton, S. 1999. The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. **Ecology**, 80(5):1632-1647.

- Wright, S.J. & Cornejo, F.H. 1990. Seasonal drought and the timing of flowering and leaf fall in a Neotropical Forest. **In:** Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Bawa, K.S. & Hadley, M. (eds.). Man and Biosphere Series, UNESCO, Paris and Parthenon Publishing, Carnforth, England. p. 49-61.
- Wright, S.J.; Machado, J.L.; Mulkey, S.S. & Smith, A.P. 1992. Drought acclimation among tropical forest shrubs (*Psychotria*, Rubiaceae). **Oecologia**, 98:457-463.
- Yordanov, I.; Velikova, V.; Tsonev, T. 2000. Plant responses to drought, acclimation, and stress to tolerant. **Photosynthetica**, 38(1):171-186.
- Zarin, D.J.; Ducey, M.J.; Tucker, J.M. & Salas, W.A. 2001. Potential biomass accumulation in Amazonian regrowth forests. **Ecosystems**, 4:658-688.
- Zimmerman, U.; Meinzer, F.C.; Benkert, R.; Zhu, J.J.; Schneider, H.; Goldstein, G.; Kuchenbrod, E. & Haase, A. 1994. Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory? **Plant Cell Environ**, 17:1169-1194.

ARAGÃO, D.V. de. 2003. Comportamento ecofisiológico de *Miconia ciliata* (Rich.) DC. (Melastomataceae) sob déficit hídrico em uma floresta secundária de 15 anos, em Castanhal, Estado do Pará, Brasil. 75p. (Dissertação de Mestrado em Ciências Florestais), Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA. Belém – PA.