

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS

**Fotossíntese e eficiência do uso da água em vinte espécies
lenhosas tropicais sob condições de campo em um
reflorestamento utilizando espécies de mata**

Leonnardo Lopes Ferreira

São Carlos - SP
2003

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
RECURSOS NATURAIS

Fotossíntese e eficiência do uso da água em vinte espécies lenhosas tropicais sob condições de campo em um reflorestamento utilizando espécies de mata

Leonnardo Lopes Ferreira

Dissertação Apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado

São Carlos - SP
2003

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

F383fe

Ferreira, Leonnardo Lopes.

Fotossíntese e eficiência do uso da água em vinte espécies lenhosas tropicais sob condições de campo em um reflorestamento utilizando espécies de mata / Leonnardo Lopes Ferreira. -- São Carlos : UFSCar, 2004.
61 p.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2004.

1. Fotossíntese. 2. Ecofisiologia vegetal. 3. Trocas gasosas. 4. Sucessão florestal. I. Título.

CDD: 581.13342(20ª)

Agradecimentos

A realização deste trabalho só foi possível devido à cooperação e solidariedade de um grande número de pessoas, assim como o apoio de algumas instituições. De modo especial agradeço:

Ao meu orientador, Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado, pela estruturação deste trabalho, pelo aconselhamento científico prestado e pela amizade estabelecida.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pelas condições oferecidas para a realização do curso de mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro concedido durante a realização deste trabalho.

Ao meu amigo Anselmo Nogueira, pela ajuda nos trabalhos de campo.

Ao Prof. Dr. Carlos Martinez, pelas sugestões de grande valia ao trabalho.

Ao Biólogo Carlos Casali, pela constante manutenção e ajuste nos equipamentos.

A Prof^a. Dra. Elenice Varanda, pela iniciativa do Projeto *Floresta do Campus*, o que nos permitiu a realização deste trabalho.

A minha namorada Daniella, pelo apoio incondicional e prestimosas revisões ortográficas.

Sumário

Abstract.....	6
Resumo.....	7
Introdução.....	8
Revisão Bibliográfica.....	10
Objetivos.....	15
Materiais e Métodos.....	16
Resultados.....	25
Discussão.....	45
Conclusões.....	48
Referências Bibliográficas.....	50
Anexo 1: Tabelas de Dados.....	55

Abstract

Leaf gas exchange characteristics were evaluated in 20 woody species of differing successional status, ranging from pioneer species to non-pioneers (late successional species) in a Brazilian forest ecosystem. The principal aim of this work was to point out the correspondence of leaf gas exchange parameters and each ecological successional group of plant species. Light saturated photosynthetic rate was different both on leaf area (PNA) or on dry mass (PNM) basis between two successional groups. PNA and PNM were higher in pioneer species and lower in non-pioneer species. Variation among species was 3-fold (from 7 to 23 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for PNA, and 5-fold (from 50 to 275 $\mu\text{mol kg}^{-2} \text{s}^{-1}$) for PNM. The highest PNA (23 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and PNM (275 $\mu\text{mol kg}^{-2} \text{s}^{-1}$) values were recorded in the pioneer *Croton urucurana*, while the lowest PNA (7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and PNM (50 $\mu\text{mol kg}^{-2} \text{s}^{-1}$) values were recorded in the putative late successional species *Aspidosperma cylindrocarpon*. The sub-stomatal CO_2 concentration values (C_i) was also significantly different between pioneer and non pioneer species, but a considerable overlap was recorded between successional groups about leaf-atmosphere water vapor exchange such as stomatal conductance (g_s) and transpiratory (E) rates. However, the pioneer *C. urucurana* showed again the highest g_s and E values. Mass-based photosynthetic rate was highly correlated with specific leaf mass (SLM) in both pioneer and non-pioneer species ($r=-0.75$ and -0.90 , respectively). The highest values of instantaneous transpiratory efficiency (ITE) and intrinsic water use efficiency (iWUE) were also observed in the pioneer species when compared with the non-pioneer species. The results suggest that tropical early successional species have greater ITE and iWUE than later successional species both conditioned by higher photosynthetic capacity values. Therefore, the carbon assimilation parameters by themselves (PNA, PNM and C_i) or associated with leaf-atmosphere water vapor gas exchange were more suitable to separate both studied groups than single g_s or E. Os parâmetros estudados, quando considerados através de uma análise multivariada foram efetivos para separar em um espaço bidimensional as espécies pioneiras das não-pioneiras. Multivariate principal components analysis (PCA) was useful to separate in a two-dimensional space the pioneer and non-pioneers species using gas exchange and SLM parameters.

Resumo

Características das trocas gasosas foram avaliadas em 20 espécies lenhosas de diferentes estádios sucessionais, variando entre pioneiras e não pioneiras em um ecossistema de floresta. O principal objetivo deste trabalho foi indicar a correspondência entre os parâmetros de trocas gasosas e o grupo sucessional das espécies. A taxa fotossintética sob radiação saturante foi calculada em função da área (A_{max_A}) e da massa seca foliar (A_{max_M}). Os valores médios de A_{max_A} e A_{max_M} foram significativamente diferentes entre os grupos sucessionais, sendo maiores nas espécies pioneiras. A variação entre as espécies foi de 3 vezes (de 7 a 23 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para A_{max_A} e de 5 vezes (de 50 a 275 $\mu\text{mol kg}^{-2} \text{s}^{-1}$) para A_{max_M} . Os maiores valores de A_{max_A} (23 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e A_{max_M} (275 $\mu\text{mol kg}^{-2} \text{s}^{-1}$) foram observados na espécie pioneira *Croton urucurana*, enquanto que o menor valor de A_{max_A} (7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e A_{max_M} (50 $\mu\text{mol kg}^{-2} \text{s}^{-1}$) foram observados na espécie não-pioneira *Aspidosperma cylindrocarpon*. Os valores médios da concentração subestomática de CO_2 (C_i) também apresentaram diferenças significativas entre as espécies pioneiras e não pioneiras. Porém, uma considerável sobreposição foi observada entre os grupos sucessionais quanto aos parâmetros de trocas de vapor de água entre a folha e a atmosfera como a condutância estomática (g_s) e a taxa transpiratória (E). Todavia a espécie pioneira *C. urucurana* também mostrou os maiores valores de g_s e E . A taxa fotossintética expressa em massa mostrou forte correlação com os valores de massa específica foliar (MEF) tanto para as pioneiras ($r = -0.75$) quanto para as não-pioneiras ($r = -0.90$). O maior valor da eficiência transpiratória instantânea (EIT) e da eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) foram também observados nas espécies pioneiras. Estes resultados sugerem que as espécies tropicais iniciais possuem maiores valores de EIT e EIUA condicionados pela maior capacidade fotossintética. Os parâmetros relacionados ao carbono (A_{max_A} , A_{max_M} e C_i) utilizados de forma isolada ou associados com g_s e E separaram mais efetivamente os grupos sucessionais do que simplesmente g_s e E . Os parâmetros de trocas gasosas e MEF quando considerados através de uma análise multivariada de componentes principais (PCA) foram efetivos para separar em um espaço bidimensional as espécies pioneiras das não-pioneiras.

1. Introdução

Variações na capacidade fotossintética das espécies lenhosas durante os diferentes estádios da sucessão secundária podem refletir variações em suas características específicas (Begon, 1996). Bazzaz (1979) foi um dos primeiros autores a evidenciar a capacidade fotossintética distinta de espécies vegetais sucessionais iniciais e tardias. Todavia, ainda são escassas as informações disponíveis sobre fotossíntese e os aspectos fisiológicos relacionados a este processo entre as espécies de diferentes estádios sucessionais nos trópicos. Mais recentemente tem sido observado que as espécies pioneiras (sucessionais iniciais) possuem uma maior capacidade fotossintética que as espécies tardias (Reich et al., 1995; Vera et al., 1999; Krause et al., 2001).

Diferenças fisiológicas entre espécies durante os estádios da sucessão podem refletir variações na disponibilidade ou na capacidade de uso dos recursos do ambiente. As espécies pioneiras tendem a apresentar uma menor densidade de lenho, menor longevidade, maturação mais rápida, folhas com ciclo de vida curto e altas taxas de mortalidade foliar sob privação de recursos. Na ausência de distúrbios, as espécies tardias excluem competitivamente as espécies sucessionais iniciais (Reich, 1993). Estas espécies pioneiras persistem, principalmente, por meio de dois processos: alta fecundidade e ampla dispersão capaz de colonizar locais perturbados antes dos competidores dominantes chegarem. Em conjunto, sob condições de grande disponibilidade de recursos, as espécies pioneiras apresentam rápido crescimento, o que representa uma vantagem temporária sobre as espécies tardias (Begon, 1996).

É possível encontrar grande concentração de nutrientes e capacidade fotossintética em estádios sucessionais que apresentam alta disponibilidade de recursos. Por outro lado, em ambiente com baixa disponibilidade destes recursos uma duração maior das folhas juntamente com uma alta capacidade de retranslocação de nutrientes podem ser importantes características (Reich et al., 1991). Neste trabalho, descrevemos as características fotossintéticas e de uso da água em vinte espécies lenhosas, pioneiras e não-pioneiras, em uma área de reflorestamento com espécies de mata. Parâmetros de trocas

gasosas de carbono e água e de estrutura foliar (massa específica foliar) foram determinados com o intuito de esclarecer as relações entre as características fisiológicas e morfológicas foliares e a distribuição das espécies tropicais estudadas nos estádios sucessionais. Procuramos apontar os parâmetros capazes de diferenciar as espécies como pioneiras e não pioneiras no intuito de estabelecer referências fisiológicas quantitativas para cada grupo sucessional estudado.

2. Revisão Bibliográfica

1.1. Sucessão Ecológica

Muitas regiões apresentam condições desfavoráveis para o estabelecimento de seres vivos, apresentando algumas vezes somente rochas e solo nu. Alguns organismos superam estas condições adversas e se instalam nestes ambientes, modificando-os e permitindo que outros organismos ai se instalem. Sendo assim, as comunidades vão se sucedendo, criando um ambiente com condições cada vez mais estáveis. A este processo de evolução das comunidades ao longo do tempo chamamos “Sucessão Ecológica”. A substituição ou mudança de espécies ou da estrutura da comunidade ecológica ao longo do tempo freqüentemente progride para uma comunidade mais estável e dinâmica, este estágio é chamado de clímax (Smith, 1996).

Uma atividade que é muito comum no Brasil é a implantação de monoculturas. Geralmente essas monoculturas permanecem em grandes áreas por muitos anos não se tomando o cuidado de repor os nutrientes retirados do solo. O solo fica cada vez mais pobre, chegando a ponto de inviabilizar a própria monocultura (Varanda et al., 1998). Após o uso exaustivo dessa área, com o solo já sem condições para o desenvolvimento do plantio, a cultura é então abandonada. Neste solo quase nu, ocorrem estádios sucessionais distintos, com espécies vegetais características. No início, o predomínio de espécies pioneiras, seguidas das secundárias iniciais, secundárias tardias, até alcançar novamente o equilíbrio dinâmico (comunidade clímax), onde o predomínio é de espécies climáticas ou tardias (Rodrigues, 1995).

Segundo Begon (1996) sucessão ecológica é denominada primária (ou autogênica) quando tem início sobre um substrato novo, recém formado, e secundária (ou alogênica), quando se faz a partir de um substrato que já foi habitado (como é o caso da monocultura). Rodrigues (1995) define sucessão ecológica como o acréscimo ou a substituição seqüencial de espécies em uma determinada comunidade, acompanhada de alterações na abundância das espécies anteriormente presentes e nas condições ambientais locais.

Connell & Slatyer (1977) descrevem três modelos alternativos de sucessão ecológica. O primeiro, chamado de *facilitação*, equivale ao modelo

clássico, enquanto os outros dois (chamados de *tolerância* e *inibição*) são igualmente importantes, mas vem sendo freqüentemente negligenciados. O modelo de facilitação enuncia que as mudanças no meio abiótico são impostas pelo desenvolvimento da comunidade. Desta forma, a entrada e o crescimento das espécies tardias depende das pioneiras prepararem o terreno. Já o modelo de tolerância sugere que a seqüência previsível é produzida devido às diferentes espécies possuírem estratégias diferentes para explorar os recursos. As espécies tardias são capazes de sobreviver com menores disponibilidades de recursos e podem crescer e amadurecer na presença das espécies pioneiras, e, eventualmente, competindo com estas. O modelo de inibição se aplica quando todas as espécies resistem às invasões dos competidores. As espécies tardias gradualmente se acumulam pela reposição dos indivíduos pioneiros, quando estes morrem. A grande diferença entre os modelos é que, no caso da facilitação e tolerância, as pioneiras são mortas na competição por recursos, principalmente luz e nutrientes. No caso da inibição, as pioneiras perecem devido aos distúrbios locais causados pelas extremas condições físicas e ação de predadores.

1.2. Espécies pioneiras e não-pioneiras

Existem espécies vegetais que são capazes de suportar e sobreviver em condições ambientais adversas (como alta incidência de radiação solar e déficit hídrico), as chamadas espécies pioneiras ou sucessionais iniciais. Elas tendem a ocorrer preferencialmente nas clareiras e bordas de fragmentos florestais, sendo pouco freqüentes no sub-bosque. Segundo Begon (1996) as plantas sucessionais iniciais apresentam um modo de vida baseado no mecanismo de fuga. Sua sobrevivência contínua depende de sua dispersão para locais que sofreram recentes distúrbios. Este grupo de espécies não persiste quando competem com as sucessionais tardias, e, todavia, podem crescer e consumir os recursos disponíveis no ambiente de forma rápida e eficaz. Uma alta taxa de crescimento relativo é uma característica crucial deste estilo de colonização. Além deste fato, tem sido observado que a taxa de fotossíntese por unidade de área diminui com a posição na sucessão, e a taxa de crescimento relativo é menor nestas espécies (Mooney & Gulmon, 1982; Dalling et al. 1999).

As espécies pioneiras vão gradualmente mudando as condições do solo e microclima, permitindo assim que novas espécies vegetais colonizem a região. Os vegetais e animais vão mudando o ambiente e uma vegetação mais densa se forma. Árvores de pequeno e médio porte conseguem se estabelecer bem como aumenta a diversidade de animais. Neste momento, o ecossistema tende ao equilíbrio dinâmico (Souza, 1996).

Já as secundárias iniciais são aquelas espécies com uma dependência intermediária de luz em processos como germinação, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência. Em função disso, essas espécies podem se desenvolver nas bordas ou no interior das clareiras, nas bordas de uma floresta e também no sub-bosque. No sub-bosque geralmente elas tendem a ocorrer em áreas menos sombreadas (Dalling et al. 1999; Gandolfi, 2000). As espécies secundárias tardias são, comparativamente com as demais, menos exigentes em radiação durante seu ciclo de vida. Assim, elas tenderiam a apresentar uma maior ocorrência e permanência no sub-bosque. Todavia, é possível que essas espécies possam sobreviver em clareiras abertas ou em preenchimento (Gandolfi, 2000).

A tolerância ao sombreamento também é um fator de sucesso para as espécies tardias. Bazzaz (1979) e Begon (1996) sugerem o que os valores para a fotossíntese máxima sejam situados, em média, em torno de $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as pioneiras, $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as sucessionais iniciais e $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as tardias.

As espécies vegetais arbóreas são classificadas quanto aos estádios sucessionais, mas as definições dos grupos existentes nem sempre são claras. A ausência de dados sobre a auto-ecologia das espécies, e as modificações das matas tropicais do interior paulista nas últimas décadas (corte seletivo de árvores, queimadas e plantios) têm dificultado a classificação das espécies e a escolha dos caracteres que determinam os grupos ecológicos (Gandolfi, 2000). A determinação da capacidade de trocas gasosas foliares (carbono e água) e a tolerância dos processos fotossintéticos às irradiâncias e temperaturas extremas do ambiente poderão ser referências quantitativas capazes de completar a correspondência entre espécie e grupo funcional.

Bazzaz, 1979, demonstrou que a fotossíntese é freqüentemente mais alta em espécies pioneiras do que em espécies tardias e árvores de estágio sucessional inicial saturam-se somente com intensidades luminosas maiores. Souza (1996) relacionou o crescimento de espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais com a quantidade de luz ambiental disponível, verificando que a pleno sol as espécies pioneiras apresentavam um crescimento relativo maior que espécies tardias. Quando comparou diversos indivíduos de uma mesma espécie de estágio sucessional tardio, formando grupos de tratamentos distintos (um a pleno sol e o outro sombreado), os indivíduos a pleno sol desenvolveram-se mais rapidamente.

1.2. Trocas gasosas, massa específica foliar, eficiência do uso da água e concentração intercelular de CO₂.

O estudo de ecofisiologia vegetal estabelece relações entre a variação dos fatores ambientais e os processos de resposta das espécies vegetais. Os mecanismos fisiológicos por detrás dessas respostas e o significado evolutivo das mesmas trazem informações sobre a auto-ecologia dos indivíduos na comunidade que ajudam a esclarecer a dinâmica florestal como um todo (Larcher, 2000).

Crítérios ecofisiológicos podem melhor indicar a utilização de determinadas espécies para a recuperação de áreas degradadas, para o cultivo silvicultural ou o incremento de diversidade florística. Estes critérios levam em consideração as características fisiológicas específicas como os valores de condutância estomática máxima, capacidade fotossintética e eficiência do uso da água (Körner et al., 1979; Larcher, 2000).

As Florestas Estacionais Semidecíduais do interior paulista, como outros ambientes tropicais, apresentam alta diversidade florística (Martins, 1991). No entanto, os valores de Capacidade Fotossintética expressa em área (A_{max_A}) ou em massa (A_{max_M}) para as espécies de mata crescendo sob condições de campo são, até o momento, pouco descritos. Os valores de A_{max_A} revelam não só o potencial de assimilação líquida de carbono, mas fornecem informações que podem ser relacionadas com o cálculo da eficiência do uso de recursos disponíveis no ambiente, como a eficiência no uso dos nutrientes ou da água (Reich, 1991; Larcher, 2000). A Capacidade Fotossintética também pode ser expressa em massa de folha (A_{max_M}) utilizando-se os valores de massa específica foliar (MEF) (Prado & Moraes, 1997). Desta forma, valores máximos de fotossíntese líquida em conjunto com os valores de massa específica foliar podem revelar características ecofisiológicas importantes para um determinado grupo de espécies. Estes valores expressos em massa (A_{max_M} , $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) são mais significativos que os valores expressos em área (A_{max_A} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) pois guardam uma relação mais estreita com a longevidade das folhas (Reich, 1993; Ceulemans, 1991) e a deciduidade foliar (Prado & Moraes, 1997).

Os valores de massa específica foliar (MEF) caracterizam a estrutura foliar. Alguns autores como Ceulemans (1991), relacionam o alto investimento de carbono de algumas espécies vegetais com a formação da estrutura interna das folhas: folhas com maior longevidade teriam uma estrutura foliar mais resistente, e, normalmente, taxas fotossintéticas menores.

Os valores de eficiência instantânea da transpiração (EIT) relacionam a quantidade de carbono que a planta fixa por cada unidade de água que perde. Portanto, os valores de EIT das espécies são importantes

para avaliar o balanço hídrico e a utilização de recursos. A quantidade de água disponível em determinados ambientes ou em uma época particular pode ser muito pequena, e espécies com valores de EIT mais elevados poderiam apresentar vantagens para completar seu ciclo de vida.

Segundo Larcher (2000), os valores para a eficiência instantânea da transpiração (EIT) são obtidos dividindo-se os valores de fotossíntese máxima em área (A_{maxA}) pelos valores de transpiração (E), enquanto a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) podem ser obtidos dividindo os valores de fotossíntese máxima em área pelos valores de condutância estomática (gs).

Estudos recentes analisaram a eficiência do uso da água em plantas lenhosas nos últimos 140 anos, através dos anéis de crescimento ou através de isótopos de carbono (Beerling 1994; Bert et. al. 1997). Estes trabalhos relatam que o aumento no CO_2 atmosférico (de 280 ppm para 370 ppm) dos últimos séculos promoveram um aumento na eficiência do uso da água em até 20 % (Beerling 1994). Árvores que nasceram e cresceram nos últimos anos, apresentam um valor cerca de 5 % maior para este parâmetro que árvores que nasceram no século passado (Bert et. al. 1997). Isto ocorre devido à maior disponibilidade de CO_2 na atmosfera após a revolução industrial.

A concentração subestomática de CO_2 (C_i) é regulada pelo processo fotossintético (CO_2 que está sendo consumido), pela respiração, fotorrespiração e influxo de CO_2 do meio externo através dos estômatos. Uma redução moderada de gs limita muito mais a perda de água na forma de vapor que a entrada de CO_2 na câmara subestomática por fatores físicos (maior taxa de difusão e maior diferença de concentração de vapor de água que de CO_2) e biofísicos (rota mais curta para a saída da água da folha e mais longo para o ingresso de CO_2 até o sítio de carboxilação (Ehleringer, 1995). As plantas com maiores taxas fotossintéticas tendem a manter valores de C_i momentaneamente menores, através do consumo de CO_2 pelo processo fotossintético. A concentração de C_i tende a ser restabelecida pelo aumento da abertura dos estômatos, permitindo um maior influxo de CO_2 via atmosfera.

3. OBJETIVOS

Geral

Encontrar correspondência entre características ecofisiológicas (trocas gasosas e massa específica foliar) e ecológicas (sucessionais) em espécies denominadas de pioneiras e não-pioneiras.

Específico

Determinar os valores da Capacidade Fotossintética expressos em área (A_{max_A}) e em massa (A_{max_M}), massa específica foliar (MEF), concentração subestomática de CO_2 (C_i), taxa transpiratória (E), condutância estomática (g_s), eficiência instantânea da transpiração (EIT) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), evidenciando se os parâmetros são efetivos na separação das espécies em dois grupos distintos (pioneiras e não-pioneiras).

4. Materiais e Métodos

4.1. Área de estudo

Esta pesquisa foi realizada em uma área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto, situado a uma latitude de 21° 10' 30'' S e longitude de 47° 48' 30'' W, cujas altitudes variam de 500 a 650 m (Secretaria Municipal do Meio Ambiente de Ribeirão Preto, 1996).

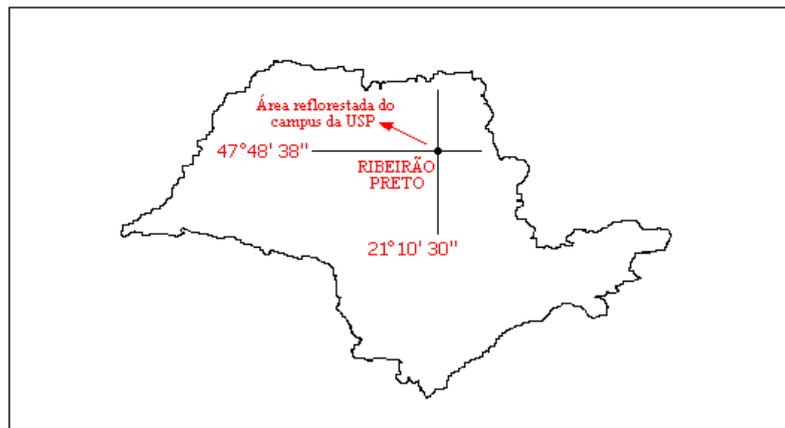


FIGURA 1: Localização da área reflorestada do *campus* da USP, município de Ribeirão Preto, estado de São Paulo, Brasil, onde as trocas gasosas entre a folha e a atmosfera foram determinadas em 20 espécies lenhosas de mata.

A região de Ribeirão Preto é formada por solos derivados de rochas eruptivas basálticas (Formação Serra Geral), divididos em duas unidades principais: Latossolo Roxo ou Terra Roxa Estruturada e pela Formação

Botucatu-Pirambóia originando Latossolos Vermelho Escuro ou Vermelho Amarelo (Comitê da Bacia Hidrográfica do Rio Pardo, 2000).

Nas dependências do *campus* está sendo realizado o projeto *Implantação da Floresta do Campus em Ribeirão Preto* que tem por objetivo, entre outros, a implantação de uma mata baseada em levantamento fitossociológicos de remanescentes da região (Meira Neto & Bernacci, 1986) visando à reestruturação de um ecossistema de Floresta Estacional Semidecidual, a fim de reconstruir as complexas interações de uma comunidade no espaço e no tempo (Varanda *et al.*, 1998). O projeto *Floresta do Campus*, além da implantação de uma mata, pretende servir de banco de sementes para futuras gerações e de ponto de referência para projetos de educação ambiental.

O projeto *Floresta do Campus* está implantado em um solo de tipo terra roxa estruturada, onde originalmente havia uma mata do tipo Estacional Semidecidual. (Pais *et al.*, 2000). A área total destinada ao Projeto *Floresta do Campus* da USP é de 75 ha. A implantação está sendo realizada em etapas, sendo que na ocasião dos experimentos já foram replantados 43,5 ha. Já ocorreram cinco plantios, o primeiro ocorreu em abril de 1998 (12,0 ha), o segundo em dezembro de 1998 (16,0 ha), o terceiro em dezembro de 1999 (3,5 ha), o quarto em dezembro de 2000 (6,0 ha) e o último em setembro de 2001 (6,0 ha). Este reflorestamento foi planejado segundo um modelo de revegetação no qual intercala-se diferentes grupos sucessionais (pioneiras e não pioneiras). O espaçamento entre as espécies de uma mesma linha é de 2 m, e o espaçamento entre as linhas é de 3 m (Varanda *et al.* 1998).

4.2. Clima da região

O clima, de acordo com a classificação de Köppen (1948), é considerado tropical do tipo Aw, bem demarcado sazonalmente por uma estação de verão quente e chuvoso, e uma estação de inverno ameno e seco. A média pluviométrica anual é de 1518 mm e a temperatura média é de 22,6 °C.

As informações meteorológicas (temperatura e precipitação pluviométrica) foram cedidas pelo Instituto Agronômico de Campinas (IAC), Estação Experimental de Ribeirão Preto. A partir destes dados foi organizado o gráfico de temperatura e de pluviosidade correspondente a maior parte do período em que foram realizadas as medições de campo (figura 2).

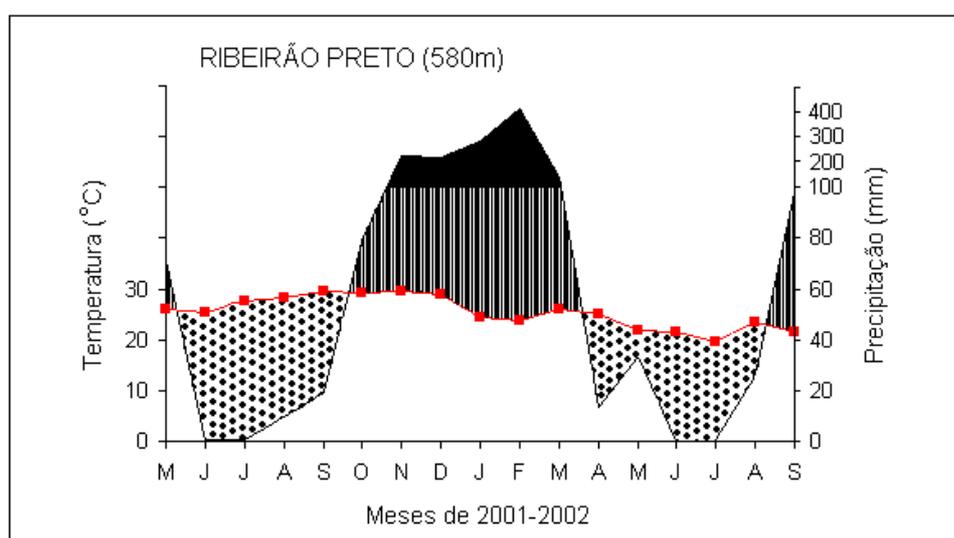


FIGURA 2: Diagrama climático contendo os dados de temperatura (°C) e precipitação (mm) de 2001-2002 (início em maio de 2001). A área pontilhada indica a estação de aridez, a área em barras indica a estação relativamente úmida e a área em preto indica a precipitação mensal superior a 100 mm.

4.3. Material Vegetal

Foram escolhidas 20 espécies para este trabalho, envolvendo 17 famílias. As espécies foram selecionadas buscando um maior número de famílias e equilibrar a quantidade de grupos ecológicos ou sucessionais (pioneiras e não-pioneiras, tabela 1). Também se adotou o critério de adaptabilidade das folhas de cada espécie na câmara do equipamento utilizado.

Na ocasião das medições de campo, os indivíduos das espécies estudadas apresentavam de 3,5 a 4,5 anos de idade, plantados na área de reflorestamento em 1998 e 1999. Todas as espécies do reflorestamento foram transplantadas para o solo quando plântulas (alguns meses de idade). Espécies de sombra que geralmente germinam no sub-bosque sombreado (quantidade e qualidade da radiação solar específicos), foram colocadas em uma situação ambiental atípica, compatível às clareiras e/ou bordas de fragmentos florestais. Espécies de sol (pioneiras) que frequentemente apresentam fotoblastismo positivo, que necessitam da radiação luminosa direta (ou das mudanças de temperatura geradas por essa radiação no solo) para germinar, também foram colocadas no mesmo ambiente. Dessa forma todas as espécies trabalhadas se encontravam em área aberta, recebendo radiação direta em toda a copa.

No sistema sucessional, as espécies foram enquadradas em grupos que se diferenciam, principalmente, quanto à necessidade de luz. Foi utilizado para isso o Anexo à Resolução 21 da secretaria do Meio Ambiente (SMA) de 21 de novembro de 2001, devido a ausência de uma referência que abrangesse todas estas espécies. Esta classificação utilizada concorda parcialmente com diversas referências bibliográficas (Gandolfi, 2000; Lorenzini, 1992; Varanda *et al.*, 1998; Souza, 1996), sem apresentar qualquer discordância conceitual.

Tabela 1 – As 20 espécies lenhosas escolhidas para este trabalho. Autores e famílias são descritos segundo Lorenzi (1992) e os grupos sucessionais com base na classificação sucessional do Anexo à Resolução Secretaria do Meio Ambiente número 21, de 21-11-2001.

nº	GRUPO*	FAMÍLIA	GÊNERO/ESPÉCIE	AUTOR
1	Não-pioneira	Apocynaceae	<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i>	Muell. Arg.
2	Pioneira	Cecropiaceae	<i>Cecropia pachystachya</i>	Trecul
3	Pioneira	Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i>	Vell.
4	Pioneira	Leguminosae	<i>Centrolobium tomentosum</i>	Guill. ex Benth.
5	Não-pioneira	Rhamnaceae	<i>Colubrina glandulosa</i>	Perk.
6	Pioneira	Euphorbiaceae	<i>Croton floribundus</i>	Spreng.
7	Pioneira	Euphorbiaceae	<i>Croton urucurana</i>	Baill
8	Pioneira	Verbenaceae	<i>Cytharexylum myrianthum</i>	Cham.
9	Não-pioneira	Moraceae	<i>Ficus guaranítica</i>	Schodat
10	Pioneira	Phytolaccaceae	<i>Gallesia integrifolia</i>	(Spreng.) Harms
11	Não-pioneira	Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	L.
12	Pioneira	Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Lam.
13	Não-pioneira	Leguminosae	<i>Hymenaea courbaril</i> L. var. <i>stilbocarpa</i>	(Hayne) Lee et Lang.
14	Pioneira	Lythraceae	<i>Lafoensia pacari</i>	St. Hil
15	Pioneira	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	L.
16	Não-pioneira	Cesalpinoiceae	<i>Pterogyne nitens</i>	Tul.
17	Pioneira	Anacardiaceae	<i>Schinus terebinthifolius</i>	Raddi
18	Pioneira	Solanaceae	<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	Dun.
19	Pioneira	Myrtaceae	<i>Syzygium cumini</i>	(L.)Skeels
20	Não-pioneira	Bignoniaceae	<i>Tabebuia roseo-alba</i>	(Ridl.)Sand.

4.4. Determinação da Massa Específica Foliar (MEF, g m^{-2})

Para a determinação da massa específica foliar (MEF) foram utilizados cinco indivíduos de cada espécie e cinco folhas de cada um dos indivíduos, seguindo o protocolo estabelecido por Westoby (1998). Em seguida, foram retirados três discos foliares por folha (ou folíolo), evitando a nervura central e a borda da folha. Dessa forma, para cada uma das espécies foram retirados 75 discos, sendo 15 discos por planta.

Foram utilizados na amostragem folhas ou folíolos de sol, totalmente expandidos e sem sinais de herbivoria ou senescência. Os disco foliares foram secos em estufa até peso constante e posteriormente foram pesados um a um em balança analítica. O valor da massa pela área (g m^{-2}) de cada disco retirado, foi calculado dividindo-se a massa de cada disco (g) pela área do mesmo (m^2). Desta forma, obtivemos a média e o erro padrão dos valores de MEF dos cinco indivíduos de cada espécie estudada. Os discos foliares foram retirados nos meses de janeiro e fevereiro de 2002, e em dezembro e janeiro de 2003 (estação chuvosa), das mesmas folhas nas quais eram realizadas as medições de trocas gasosas.

4.5. Determinação dos parâmetros de trocas gasosas.

Para a determinação da capacidade fotossintética em cada espécie, foi utilizado o mesmo critério estabelecido para a determinação da massa específica foliar: o valor médio foi calculado a partir de medições em cinco indivíduos de cada espécie e em cinco folhas de cada indivíduo. As folhas ou folíolos avaliados eram totalmente expandidos e sem sinais de herbivoria ou senescência.

A determinação da capacidade fotossintética líquida foi realizada em condições de campo, acontecendo em duas etapas. A primeira entre os meses de fevereiro a maio de 2002, e a segunda ocorreu de novembro de 2002 a fevereiro de 2003. Todas as medições foram realizadas entre 7:00 e 10:00 horas da manhã com folhas intactas, no horário mais favorável para a assimilação do CO_2 (Prado *et al.* 1994; Prado *t al.*, 1997; Eamus *et al.*, 1999; Larcher, 2000).

O aparelho utilizado para as medições das trocas gasosas foi o analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA), modelo LCA-4 (Analytical Development Company Limited ADC, Hoddesdon, UK). Este aparelho analisa as concentrações de CO₂ e H₂O por infravermelho. O IRGA LCA-4 trabalhou como um sistema aberto, em que as diferenças de concentração de CO₂ gasoso e de vapor de água entre as amostras de entrada e saída de ar na câmara foliar foram utilizadas para os cálculos de todas as medidas de trocas gasosas.

A câmara utilizada para encerrar a folha (também fabricada pela ADC), foi a do tipo “Parkinson Leaf Chamber” modelo PLCN-4 contendo sensores de fótons para monitorar o fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA), e com área de exposição da folha de 11,35 cm². Foi acoplado junto à câmara um canhão de luz que manteve o FFFA constante durante todas as medições no campo (1700 μmol m⁻² s⁻¹). Além disso, a temperatura da câmara também foi mantida em 28 °C durante todas as coletas.

Os dados provenientes dos volumes de ar analisados, e de variáveis previamente definidas (fluxo de ar no sistema, resistência máxima da camada fronteira e área foliar) foram processados automaticamente pelo aparelho que calculou a fotossíntese líquida através das diferenças da concentração de CO₂ nos dois volumes de ar analisados (o de entrada e o de saída da câmara foliar). A taxa de fotossíntese líquida foi expressa por unidade de área foliar (A_{maxA} , μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). Além da taxa fotossintética líquida, o aparelho também determinou a taxa de transpiração (E , mmol m⁻² s⁻¹), a condutância estomática (g_s , mol m⁻² s⁻¹) e a concentração subestomática de CO₂ (C_i , μmol mol⁻¹). Com os valores de A_{maxA} , E e g_s foi calculado a eficiência instantânea da transpiração (EIT) através da razão A/E , e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) através da razão A/g_s (Nobel, 2001). A principal distinção entre EIT e EIUA pode ser visualizada através do cálculo da transpiração (Larcher, 2000):

$$E = g_s \cdot \Delta H_2O$$

Onde:

E = transpiração em fluxo molar

gs = condutância estomática em fluxo molar

ΔH_2O = diferença de concentração de vapor de água entre a folha e a atmosfera, em moles por volume

Enquanto a condutância é a capacidade de condução de vapor de água pelos estômatos a transpiração é a perda de água efetiva (medida). Ou seja, se a transpiração for mantida constante sob uma maior diferença de concentração de vapor de água entre a folha e atmosfera, então a condutância é menor. Em termos fisiológicos estas duas eficiências são parecidas, mas a EIUA leva a palavra intrínseca, pois a condutância é medida em termos de “capacidade” de condução e não a perda “efetiva” de água como a transpiração.

A fotossíntese líquida também foi expressa em massa (A_{maxM} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), através da divisão do valor médio da MEF pela capacidade fotossintética (Prado & Moraes, 1997).

4.6. Determinação do potencial hídrico das plantas

O potencial hídrico foliar (Ψ) foi medido com o auxílio de uma bomba de pressão (modelo 3005, Santa Barbara Soil Moisture, Santa Barbara, USA). Foram realizadas medições de Ψ no horário de determinação das trocas gasosas e antes do amanhecer (“pre dawn”). As folhas ou folíolos utilizados não apresentavam sinais de herbivoria ou senescência e estavam expostos diretamente à radiação solar (folhas ou folíolos de sol). Usou-se o mesmo critério quanto ao número de plantas e folhas utilizado nas medições de trocas gasosas (cinco indivíduos de cada espécie e em cinco folhas de cada indivíduo).

Durante todas as medições de campo, o potencial hídrico foliar das espécies estudadas apresentou valores, tanto antes do amanhecer (pre-dawn) quanto às 10:00 horas relativamente altos, variando entre -0,05 a -1,0 MPa, respectivamente. Através destas medições constatou-se que todas as plantas estavam bem hidratadas na ocasião das medições, e, portanto, a

disponibilidade hídrica não foi um fator limitante considerável para as trocas gasosas.

4.7. Análise estatística

Foram traçadas correlações entre alguns parâmetros analisados no trabalho. Os dados foram também submetidos ao teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov e teste de Tukey para determinar diferenças significativas entre os valores médios obtidos entre o grupo de espécies pioneiras e não pioneiras. Para a realização das análises estatísticas foi utilizado o Software Minitab Statistical V.13, e para a confecção dos gráficos o software Microcal Origin V. 6.0. Para a análise multivariada de componentes principais foi utilizado o software MVSP Versão 3.13g, Kovach Computing Services, Anglesey, Wales.

5. Resultados

5.1 – Verificação da distribuição normal dos dados obtidos nas espécies pioneiras e não pioneiras.

Após o teste estatístico de Komogorov-Smirnov para os parâmetros obtidos (A_{max} , g_s , E , C_i , e MEF) e para os calculados (EIT e EIUA) verificou-se em todos a ocorrência de distribuição normal.

5.2. Capacidade Fotossintética Expressa em Área (A_{max_A} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Na figura 3 são apresentados os dados obtidos de A_{max_A} das 20 espécies estudadas. As espécies mostraram valores médios de A_{max_A} entre 6,1 e 21,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Neste parâmetro foram determinadas diferenças significativas nos valores médios de A_{max_A} entre as espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,001$). A espécie com maior capacidade fotossintética foi a pioneira *Croton urucurana* (21,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), seguida da também pioneira *Cecropia pachystachya* (20,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A espécie que apresentou o menor valor foi a não-pioneira *Aspidosperma cylindrocarpon* (6,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

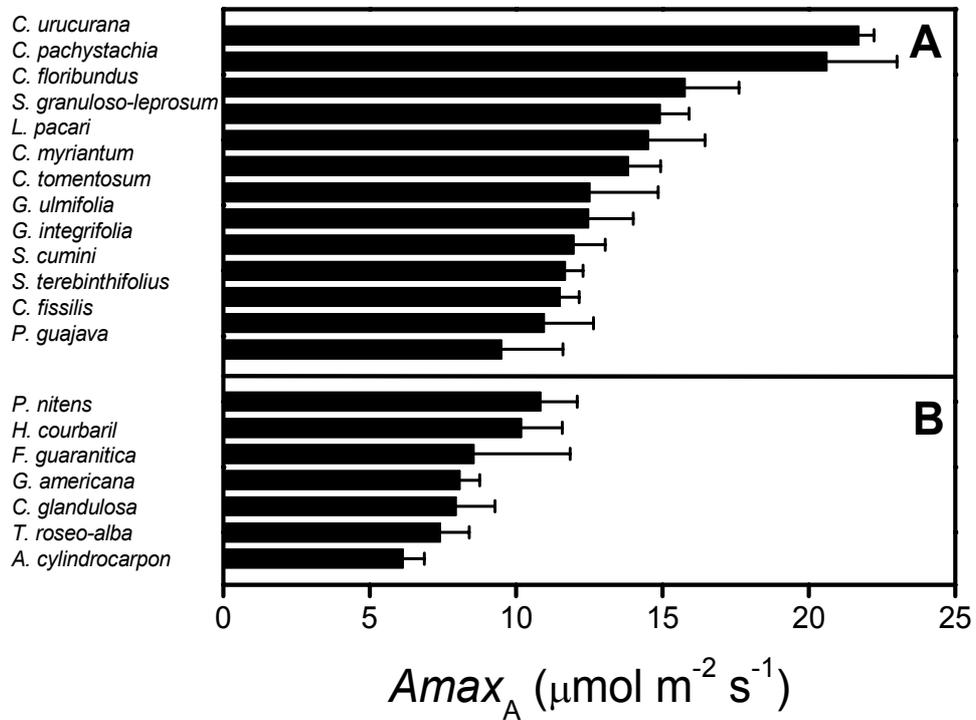


FIGURA 3 – Valores médios de A_{max_A} das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto e seus respectivos desvios-padrão. As espécies no quadro A correspondem às pioneiras, e as no quadro B às não-pioneiras. As médias apresentam diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,001$).

5.3. Massa Específica Foliar (MEF, g m^{-2}).

O valor da massa específica foliar (MEF) para cada uma das espécies estudadas é apresentado na figura 4. As espécies analisadas mostraram valores de MEF entre 67 e 170 g m^{-2} . Neste parâmetro não foram determinadas diferenças significativas nos valores médios entre as espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,57$). As espécies com menores valores de MEF foram as pioneiras *Centrolobium tomentosum* (67 g m^{-2}) e *Solanum granulatum-leprosum* (67 g m^{-2}). As espécies que apresentaram os maiores valores foram as também pioneiras *Lafoensia pacari* (170 g m^{-2}) seguida de *Syzygium cumini* (159 g m^{-2}).

5.4. Capacidade Fotossintética Expressa em Massa (A_{max_m} , $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$) e correlações entre A_{max_m} , A_{max_A} , e MEF.

Na figura 5 são apresentados os valores da Capacidade Fotossintética expressa em massa (A_{max_M}). Foram obtidos valores de A_{max_M} entre 47 e 267 $\mu\text{mol kg}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Para este parâmetro foram determinadas diferenças significativas nos valores médios de A_{max_A} entre as espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,04$). As espécies com maior capacidade fotossintética foram as pioneiras *Croton urucurana* ($267 \mu\text{mol kg}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e *Solanum granulatum-leprosum* ($224 \mu\text{mol kg}^{-2} \text{ s}^{-1}$). As espécies que apresentaram os menores valores foram as não pioneiras *Tabebuia roseo-alba* ($60 \mu\text{mol kg}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e *Aspidosperma cylindrocarpon* ($47 \mu\text{mol kg}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

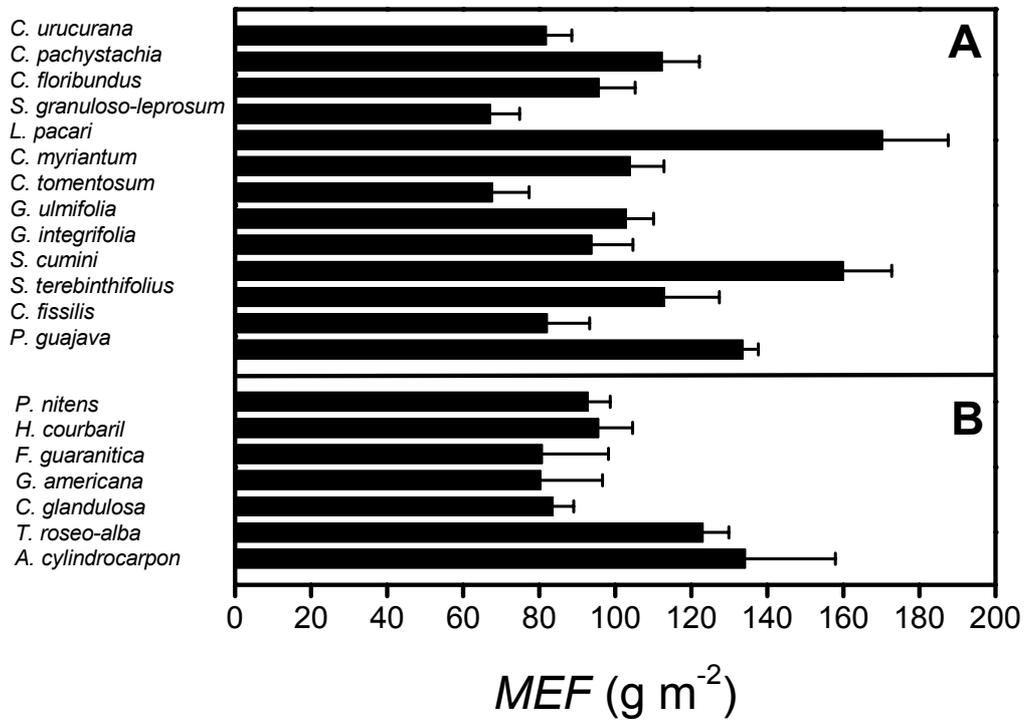


FIGURA 4: Valores médios de Massa Específica Foliar das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto e seus respectivos desvios-padrão. As espécies no quadro A correspondem às pioneiras, e as no quadro B às não-pioneiras. As médias não apresentam diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,57$).

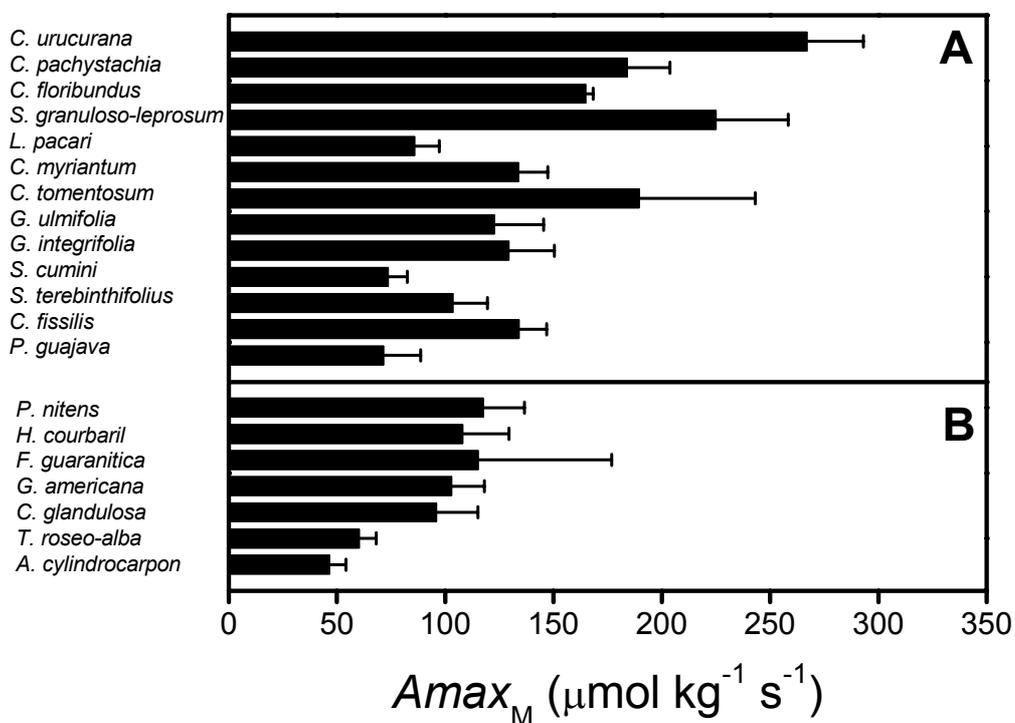


FIGURA 5 – Valores médios de A_{max_M} das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto e seus respectivos desvios-padrão. As espécies no quadro A correspondem às pioneiras e as no quadro B às não-pioneiras. As médias apresentam diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,04$).

Nas figuras 6 e 7 estão ilustradas as correlações entre as taxas fotossintéticas expressas em área (A_{max_A}) e em massa (A_{max_M}) com a MEF, respectivamente. Baixas correlações ($r = -0,20$ para pioneiras e $r = -0,55$ para não-pioneiras) foram obtidas entre a A_{max_A} com a MEF (figura 6). Alta correlação ($r = -0,90$ para pioneiras e $r = -0,76$ para não-pioneiras) foi obtida entre A_{max_M} - MEF (figura 7).

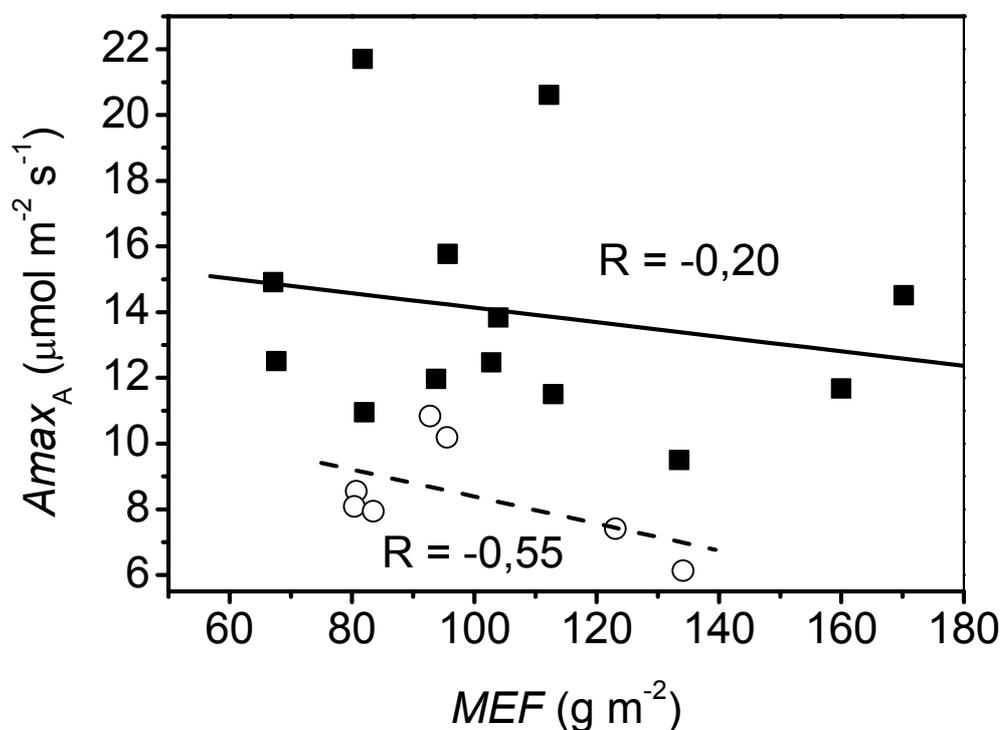


FIGURA 6 – Relação entre Capacidade Fotossintética expressa em área (A_{max_A}) e massa específica foliar (MEF) de 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. Os pontos representados por ■ indicam as espécies pioneiras, enquanto que os representados por ○ representam as não-pioneiras .

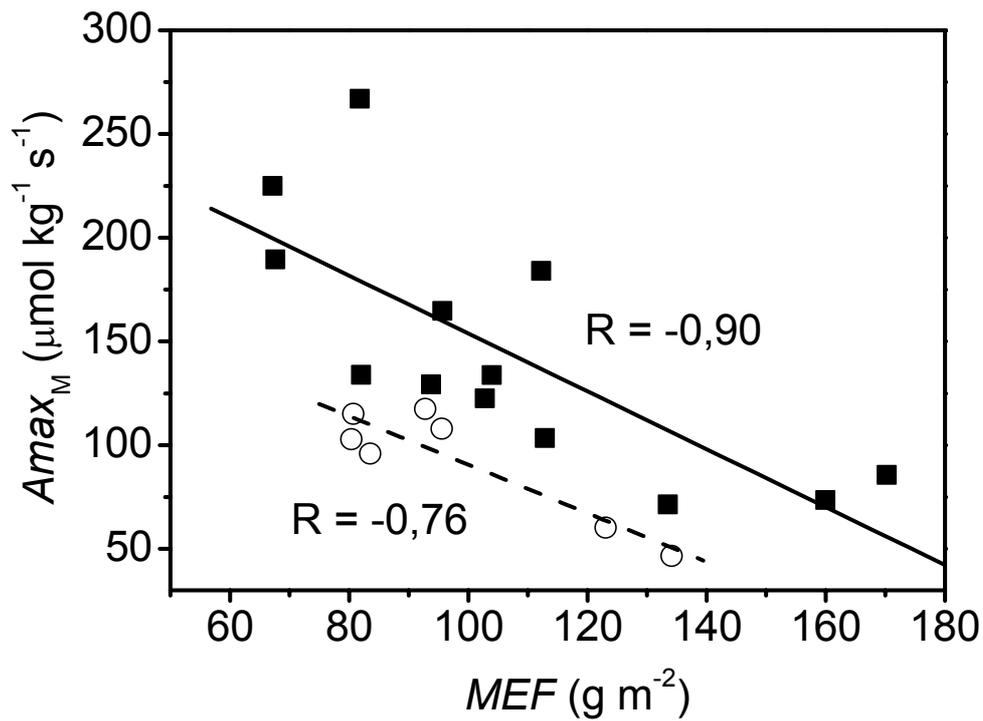


FIGURA 7 - Relação entre Capacidade Fotossintética expressa em massa (A_{max_M}) e massa específica foliar (MEF) de 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. Os pontos representados por ■ indicam as espécies pioneiras, enquanto que os representados por ○ representam as não-pioneiras.

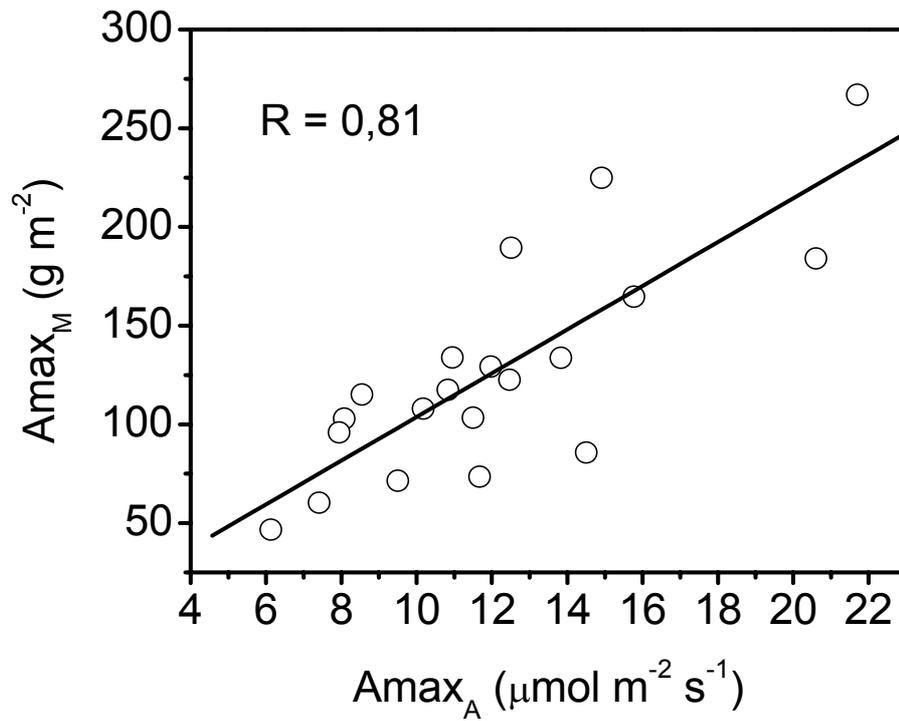


FIGURA 8 - Relação entre a Capacidade Fotossintética expressa em área (A_{max_A}) e a Capacidade Fotossintética expressa em massa (A_{max_M}) de 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto.

5.5. Relação entre A_{max_A} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e A_{max_M} ($\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$)

A figura 8 mostra a correlação entre Capacidade Fotossintética expressa em área (A_{max_A}) e Capacidade Fotossintética expressa em massa (A_{max_M}). Alta correlação ($r = 0,81$) foi determinada entre ambas formas de expressão da capacidade fotossintética.

5.6. Taxa transpiratória (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e concentração interna de CO_2 (C_i , ppm).

Na figura 9 são apresentados os valores médios da taxa transpiratória (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para as 20 espécies avaliadas. Foram obtidos valores entre 1,5 e 3,5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para os dois grupos de espécies estudados. Neste parâmetro não foram determinadas diferenças significativas entre os grupos ($P = 0,43$). A maior taxa de transpiração (3,6 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foi observada na espécie pioneira *Croton urucurana*. As menores taxas transpiratórias (entre 1,5 e 2,0 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foram observadas nas espécies *Solanum granuloso-leprosum*, *Cedrela Fissilis*, *Psidium guajava*, *Colubrina glandulosa* e *Schinus terebinthifolius*.

Na figura 10 são apresentados os valores médios da condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) das 20 espécies avaliadas. As médias variaram entre 0,12 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 0,34 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Neste parâmetro não foram obtidas diferenças significativas entre os valores médios dos dois grupos estudados ($P = 0,48$). O maior valor de condutância foi obtido na espécie pioneira *Croton urucurana* (0,34 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), seguido por *Cecropia pachystachia* (0,31 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Menores valores de g_s (0,12 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foram observados nas espécies *Schinus terebinthifolius*, *Tabebuia roseo-alba* e *Colubrina glandulosa*.

Foi determinada correlação alta ($r = 0,80$) entre a condutância estomática (g_s) e taxa transpiratória (E , figura 11).

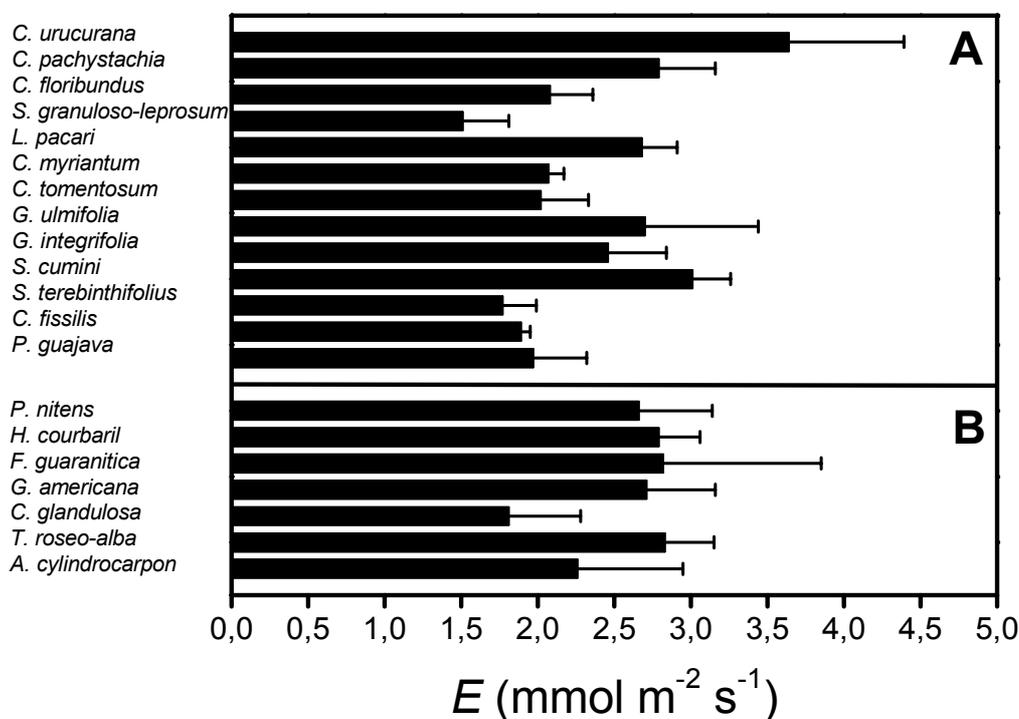


Figura 9: Valores médios de transpiração (E) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto e seus respectivos desvios-padrão. As espécies no quadro A correspondem às pioneiras, e as no quadro B às não-pioneiras. As médias não apresentam diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,43$).

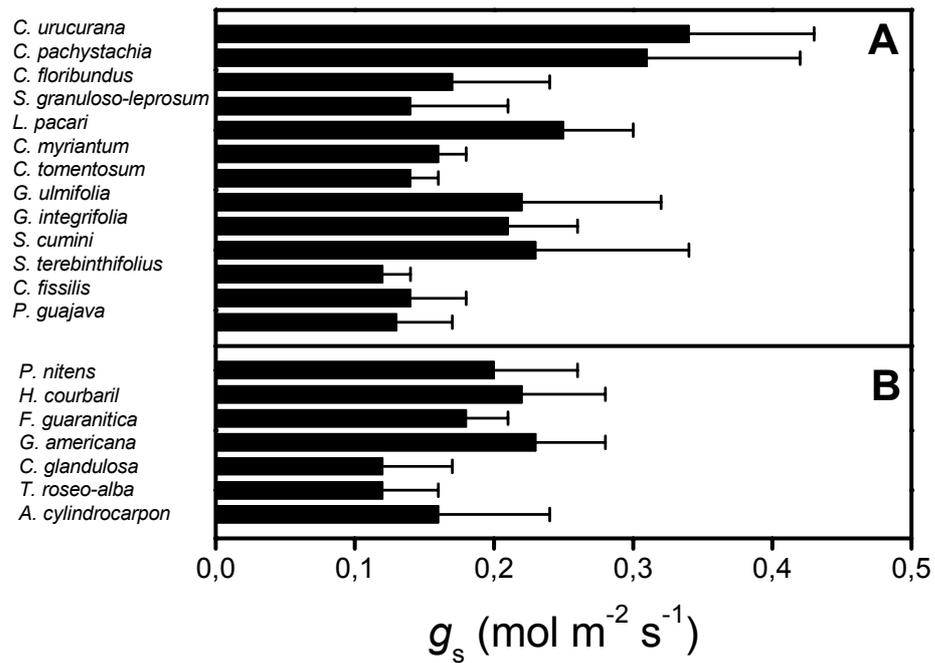


FIGURA 10: Valores médios de condutância estomática (g_s) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto e seus respectivos desvios-padrão. As espécies no quadro A correspondem às pioneiras, e as no quadro B às não-pioneiras. As médias não apresentam diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,48$).

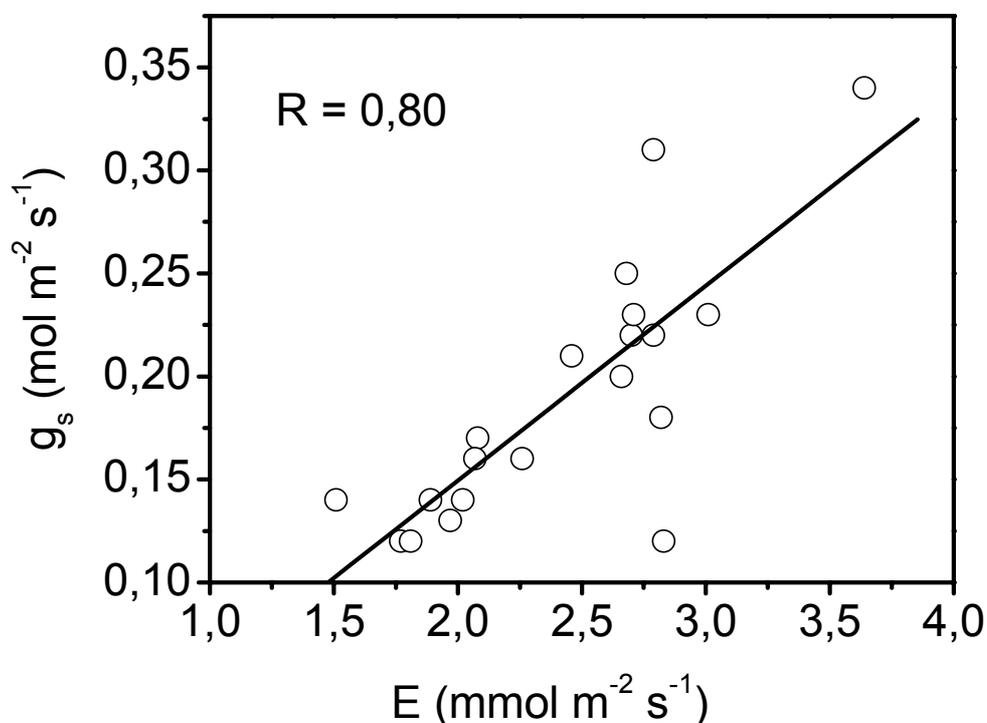


FIGURA 11: Relação entre condutância estomática (g_s) e transpiração (E) de 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto

Na figura 12 são apresentados os valores médios da concentração interna de CO₂ (C_i , ppm) das 20 espécies avaliadas. As médias variaram entre 301 ppm e 132 ppm. Para este parâmetro ocorreu uma diferença significativa entre os valores médios das espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,0002$). Menores valores foram encontrados nas espécies pioneiras *Croton floribundus* (133 ppm) e *Centrolobium tormentosum* (134 ppm). O maior valor de C_i (301 ppm) foi observado na espécie não-pioneira *Aspidosperma cylindrocarpon*.

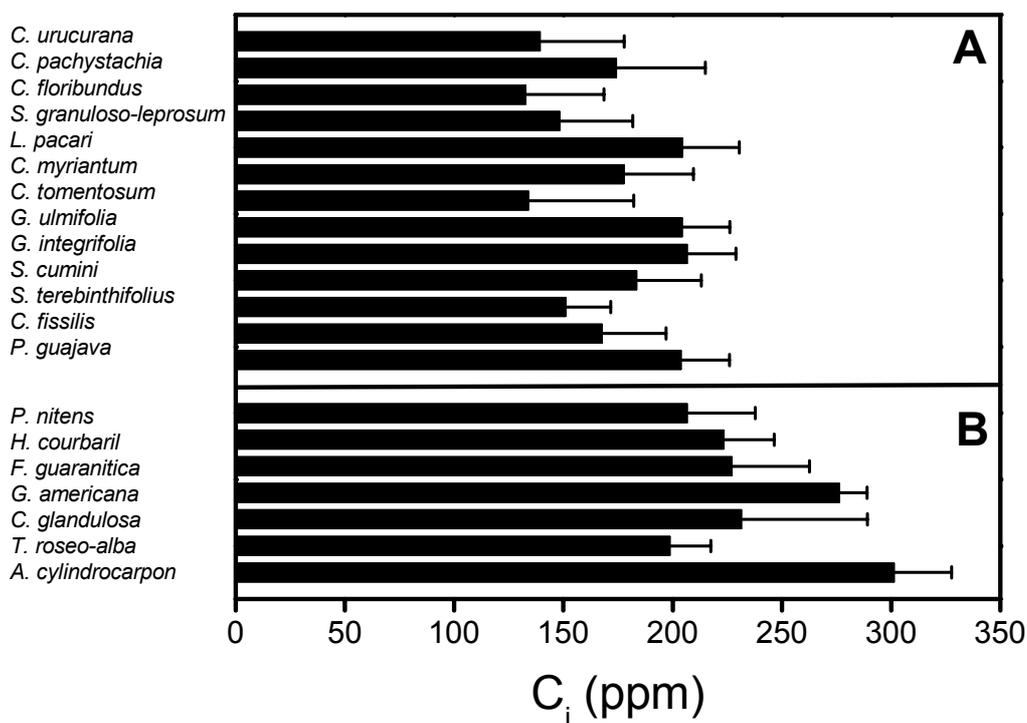


Figura 12: Valores médios de concentração subestomática de CO₂ (C_i, mmol m⁻² s⁻¹) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto e seus respectivos desvios-padrão. As espécies no quadro A correspondem às pioneiras, e as no quadro B às não-pioneiras. As médias apresentam diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras (P = 0,0002).

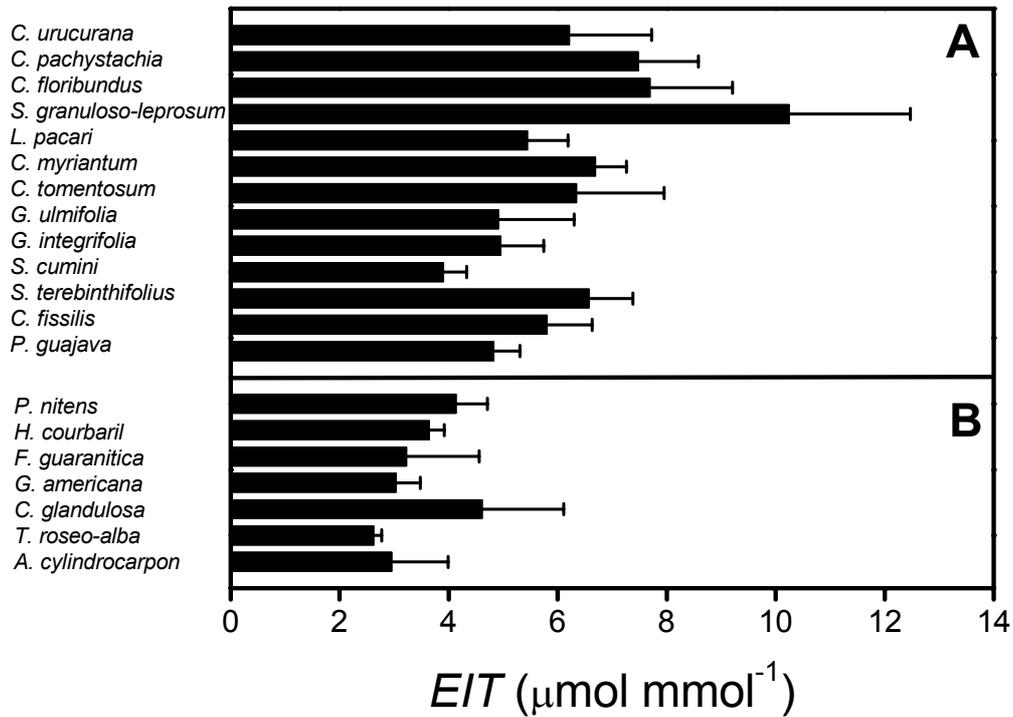


Figura 13 - Valores médios de Eficiência instantânea da transpiração (EIT, $\mu\text{mol mol}^{-1}$) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto e seus respectivos desvios-padrão. As espécies no quadro A correspondem às pioneiras, e as no quadro B às não-pioneras. As médias apresentam diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras ($P = 0,0004$).

5.7. Eficiência instantânea da transpiração (EIT).

As médias da eficiência instantânea da transpiração (EIT) em cada espécie estão ilustradas na figura 13. Os valores de EIT relacionam os dados de fotossíntese expressa em área (A_{max_A}) com os dados de transpiração (E) na forma A_{max_A}/E , ou seja a quantidade de carbono fixado expresso como fotossíntese líquida por água perdida na forma de transpiração

Os valores de EIT variaram entre $10,24 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ e $2,62 \mu\text{mol mmol}^{-1}$. Para este parâmetro foram obtidas diferenças significativas entre os dois grupos de espécies ($P = 0,0004$). Menores valores foram encontrados nas espécies não-pioneiras *Tabebuia roseo-alba* e *Aspidosperma cylindrocarpon*. ($2,62$ e $2,95 \mu\text{mol mmol}^{-1}$). A pioneira *Solanum granuloso-leprosum*, foi a espécie que apresentou o maior valor médio ($10,24 \mu\text{mol mmol}^{-1}$).

5.8. Eficiência intrínseca do uso da água (EIUA, $\mu\text{mol mol}^{-1}$).

As médias da eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) estão ilustradas na figura 14. Os valores de EIUA relacionam os dados de fotossíntese expressa em área com os dados de condutância estomática (A/gs).

As 20 espécies avaliadas apresentaram valores de EIUA entre $37,34$ a $127,05 \mu\text{mol mol m}^{-1}$. Para este parâmetro foram determinadas diferenças significativas entre as espécies, isto é, os dados encontrados dividem os indivíduos estudados em dois grupos distintos ($P = 0,004$). Espécies como *Solanum granuloso-leprosum* e *Croton floribundus* apresentaram altas taxas de EIUA ($127,05$ e $120,05 \mu\text{mol mol m}^{-1}$, respectivamente). A menor EIUA foi observada em *Aspidosperma cylindrocarpon* ($\mu\text{mol mol m}^{-1}$) ou seja, no decorrer do processo fotossintético esta espécie fixou menor quantidade de carbono por cada unidade de água transpirada em comparação com as outras espécies citadas acima (Tabela 9).

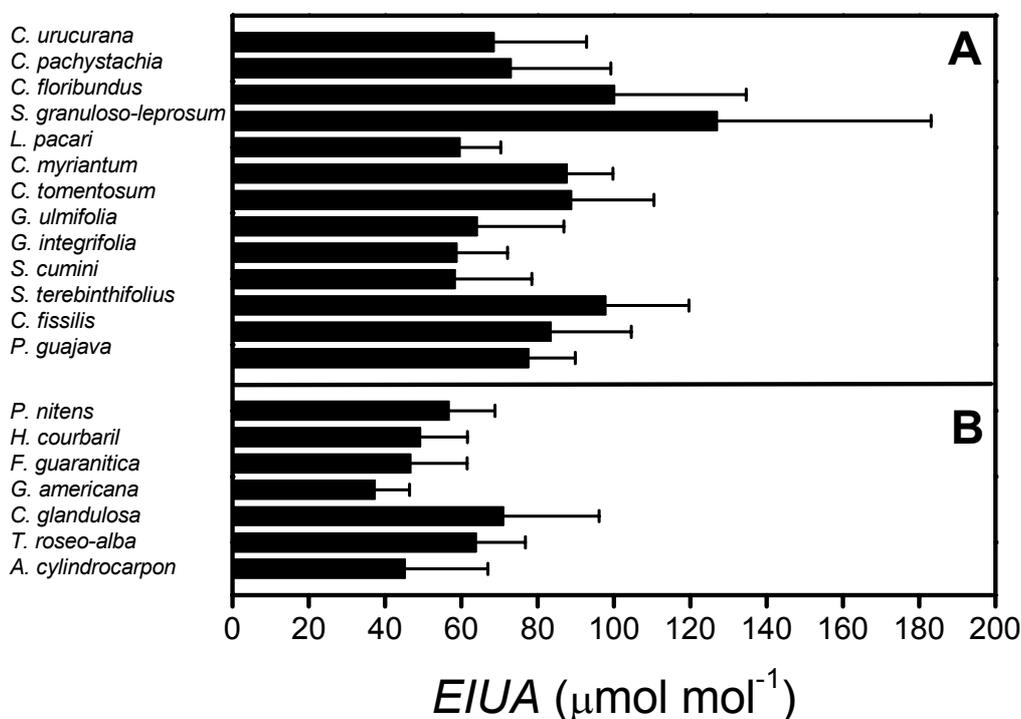


FIGURA 14 – Valores médios da eficiência intrínseca do uso da água das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. As espécies no quadro A correspondem às pioneiras, e as no quadro B às não-pioneiras. As médias apresentam diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras (P = 0,004).

5.9. Taxas Fotossintéticas e Classificação Sucessional

Dividimos os dados da Capacidade Fotossintética expressa em área (A_{maxA}) e a Capacidade Fotossintética expressa em massa (A_{maxM}), arbitrariamente, em 3 grupos. Os resultados, confrontados com as classes

sucessionais em que as espécies foram enquadradas podem ser visualizados nas tabelas 2 e 3.

TABELA 2 – Grupos arbitrários de Capacidade Fotossintética expressa em área (A_{maxA} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ao lado da classe sucessional correspondente de cada uma das 20 espécies estudadas.

Amax_A	ESPÉCIES	CLASSE SUCESS.
16,5 a 21,7	<i>C. urucurana</i>	pioneira
	<i>C. pachystachia</i>	pioneira
11,3 a 16,4	<i>C. floribundus</i>	pioneira
	<i>S. granuloso-leprosum</i>	pioneira
	<i>L. pacari</i>	pioneira
	<i>C. myriantum</i>	pioneira
	<i>C. tomentosum</i>	pioneira
	<i>G. ulmifolia</i>	pioneira
	<i>G. integrifolia</i>	pioneira
	<i>S. cumini</i>	pioneira
	<i>S. terebinthifolius</i>	pioneira
	6,1 a 11,2	<i>C. fissilis</i>
<i>P. guajava</i>		pioneira
<i>P. nitens</i>		não-pioneira
<i>H. courbaril</i>		não-pioneira
<i>F. guaranitica</i>		não-pioneira
<i>G. americana</i>		não-pioneira
<i>C. glandulosa</i>		não-pioneira
<i>T. roseo-alba</i>		não-pioneira
<i>A. cylindrocarpon</i>	não-pioneira	

TABELA 3 – Grupos arbitrários de Capacidade Fotossintética expressa em Massa (A_{maxM} , $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) ao lado da classe sucessional correspondente de cada uma das 20 espécies estudadas.

Amax_M	ESPÉCIES	CLASSE SUCESS.
194 – 267	<i>C. urucurana</i> (Cur)	pioneira
	<i>S. granuloso-leprosum</i> (Sol)	pioneira
120 – 193	<i>C. pachystachia</i> (Cpa)	pioneira
	<i>C. floribundus</i> (Cfl)	pioneira
	<i>C. myriantum</i> (Cmy)	pioneira
	<i>C. tomentosum</i> (Cto)	pioneira
	<i>G. ulmifolia</i> (Gul)	pioneira
	<i>G. integrifolia</i> (Gin)	pioneira
46 – 119	<i>L. pacari</i> (Lpa)	Pioneira
	<i>S. cumini</i> (Scu)	pioneira
	<i>S. terebinthifolius</i> (Ste)	pioneira
	<i>C. fissilis</i> (Cfi)	pioneira
	<i>P. guajava</i> (Pgu)	pioneira
	<i>P. nitens</i> (Pni)	não-pioneira
	<i>H. courbaril</i> (Hco)	não-pioneira
	<i>F. guaranítica</i> (Fgu)	não-pioneira
	<i>G. americana</i> (Gam)	não-pioneira
	<i>C. glandulosa</i> (Cgl)	não-pioneira
<i>T. roseo-alba</i> (Tro)	não-pioneira	
<i>A. cylindrocarpon</i> (Acy)	não-pioneira	

Pôde-se observar que duas das espécies pioneiras avaliadas (*Croton urucurana* e *Solanum granuloso-leprosum*) apresentaram altas taxas fotossintéticas ficando inseridas no grupo de A_{maxA} entre 16,5 a 21,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (tabela 2).

Quando agrupadas de acordo com a capacidade fotossintética expressa em massa, as espécies pioneiras *Solanum granuloso-leprosum* e *Croton urucurana* ainda persistiram no grupo com maior taxa fotossintética (46 – 120 $\mu\text{mol kg}^{-2} \text{s}^{-1}$, Tabela 3). Em ambas as classificações, as espécies não-pioneiras permaneceram no grupo de menores taxas fotossintéticas. Nos grupos intermediários temos a presença de espécies pioneiras, mas que apresentaram características fotossintéticas intermediárias.

5.10. Análise multivariada dos dados

A análise multivariada (AMV) de componentes principais (PCA) mostrou a separação entre as espécies pioneiras e não-pioneiras utilizando os parâmetros de trocas gasosas e MEF (figura 15). Ao longo do eixo 1 (PCA1) dos 4 quadrantes, das 13 espécies consideradas pioneiras, a maior parte (8 espécies) estão nos quadrantes 1 e 3. Estas espécies estão, portanto, distribuídas à esquerda do eixo PCA1, o eixo vertical. Pode ser observado também que todas as espécies consideradas não pioneiras estão à direita do eixo PCA1, nos quadrantes 2 e 4.

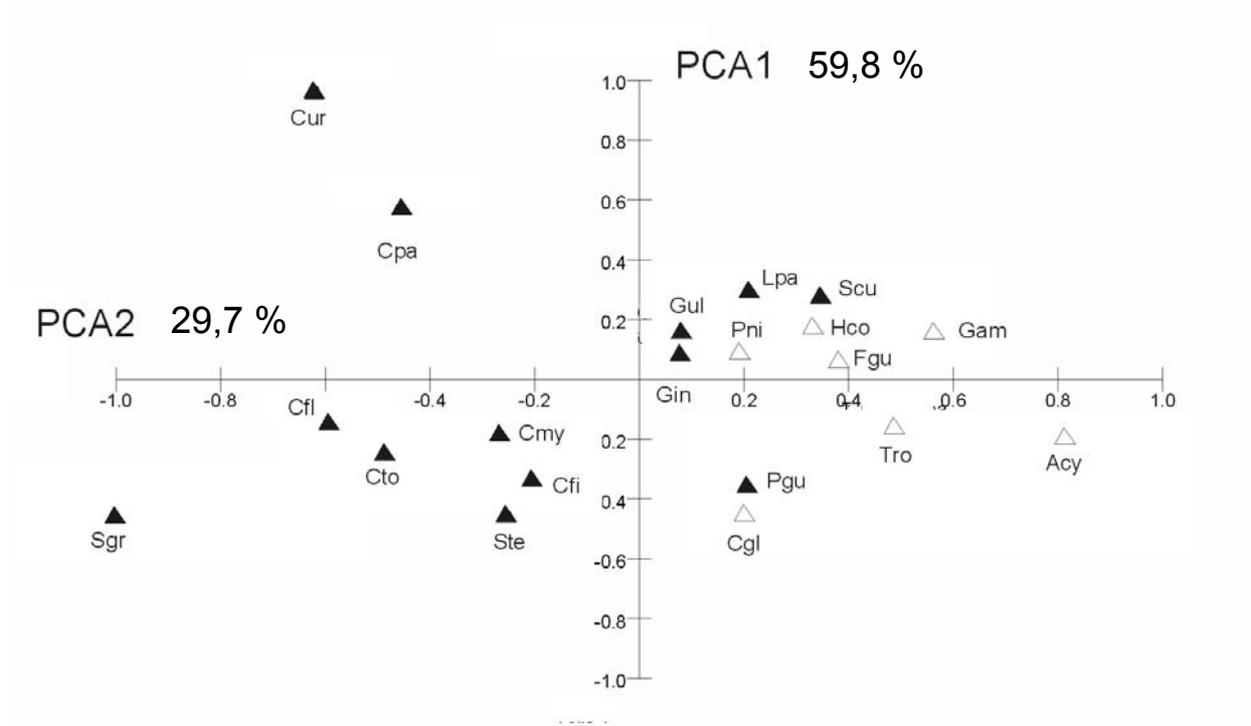


Figura 15: Distribuição das espécies no primeiro e segundo eixo de componentes principais (eixos PC1 e PC2, respectivamente). Os triângulos negros representam as espécies pioneiras, e os brancos as não pioneiras. Os nomes das espécies e as abreviações estão descritos na tabela 3. Pode-se observar que os parâmetros de trocas gasosas e massa específica foliar considerados em conjunto foram efetivos para separar as espécies pioneiras das não-pioneiras em um espaço bidimensional.

6. Discussão

Grande parte da variabilidade de respostas fisiológicas encontradas pode ser explicada pelas características intrínsecas ao grupo sucessional ao qual pertence a espécie estudada. A capacidade fotossintética em função da área (A_{max_A}) foi significativamente maior nas espécies sucessionais iniciais (pioneiras). Duas espécies pertencentes à família Euphorbiaceae, *Croton urucurana* e *Croton floribundus* e uma pertencente à família Cecropiaceae (*Cecropia pachystachia*), bem caracterizadas como espécies pioneiras mostraram os maiores valores de A_{max_A} . Por outro lado, uma espécie da família Apocynaceae, *Aspidosperma cylindrocarpon*, uma típica planta climácica (não-pioneira) apresentou o menor valor de A_{max_M} ($6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). De acordo com Bazzaz (1979), sob condições ambientais favoráveis, a taxa fotossintética das espécies pioneiras pode ser superior a $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Em nosso experimento, sob $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFFA e $26 \text{ }^\circ\text{C}$, o valor de A_{max_A} apresentado pelas espécies pioneiras *C. urucurana* e *C. floribundus* foram 23 e $22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

A classificação das espécies das florestas tropicais nos grupos sucessionais é frequentemente resultado de experiências subjetivas (Vera et al. 1999). Categorizar as espécies em grupos ou classes impõe um grau de simplificação que reduz a quantidade de informações mas revela os padrões gerais e facilita as predições a respeito de processos no nível de organização da comunidade. A classificação subjetiva é frequentemente utilizada para o manejo florestal (Hutchinson, 1988). Todavia, experimentos com medidas fisiológicas e de crescimento determinam referências quantitativas na definição dos grupos sucessionais, podendo indicar com maior precisão a correspondência entre estes grupos e as espécies (Reich et al. 1995, Vera et al. 1999, Thomas & Bazzaz 1999).

Em termos fisiológicos, a taxa de fotossíntese líquida é uma das mais importantes na distinção dos grupos sucessionais. As espécies pioneiras geralmente possuem maiores taxas e maior plasticidade fotossintética que as espécies não-pioneiras (Chazdon et al., 1996; Reich et al. 1995; Vera et al., 1999). As espécies pioneiras apresentaram uma tendência de valores de fotossíntese líquida maiores neste estudo, tanto em área quanto em massa, corroborando os resultados da literatura. De acordo com Medina & Klinge (1983), as altas taxas fotossintéticas exibidas pelas espécies pioneiras são provavelmente associadas às suas elevadas taxas de crescimento. A

dominância das espécies sucessionais iniciais em locais que sofreram recentes distúrbios dependem deste rápido crescimento (Rees 2001).

Uma ampla faixa de valores para MEF entre as espécies (67 - 170 g m⁻²) foi obtida neste estudo, não definindo um claro padrão de MEF entre pioneiras e não-pioneiras. Dados similares para massa foliar por área entre os diferentes grupos sucessionais também foram encontrados por Bassow & Bazzaz (1997) em uma floresta decídua alterada. É possível que nas folhas utilizadas (folhas de sol) a alta irradiância tenha condicionando valores de MEF mais elevados (o que é uma resposta universal para as folhas) e homogêneos entre as espécies estudadas.

Reich et al (1998), estudando nove espécies boreais, observou que as plantas de crescimento mais rápido apresentavam valores de fotossíntese líquida em massa maiores, mas valores de fotossíntese líquida em área similares às espécies de crescimento lento. Neste estudo, no entanto, foi observado que tanto a fotossíntese em função da área quanto em massa foi maior nas espécies de crescimento geralmente mais rápido (pioneiras). Fica claro que a fotossíntese expressa em massa pode ser uma referência melhor na separação de grupos funcionais (e.g. crescimento rápido ou lento), independente de ser um conjunto de espécies tropicais (este estudo) ou boreais (Reich et al., 1998). A capacidade fotossintética expressa em massa também pode ser mais conveniente que A_{max_A} na separação de grupos fenológicos de comunidades de ecossistemas muito distintos e crescendo em diferentes macroclimas (Prado & Moraes, 1997).

Duas das treze espécies pioneiras estudadas, *C. urucurana* e *C. pachystachia*, apresentaram os maiores valores de g_s e E . Em compensação, *S. granuloso-leprosum*, outra espécie pioneira, apresentou os menores valores de g_s e E . Ocorreu uma notável sobreposição entre as espécies pioneiras e não pioneiras nos valores de g_s e E , o que certamente resultou em uma correlação não significativa entre as médias dos valores para estes dois grupos. Estes resultados mostram que os dados relativos às trocas de vapor de água entre a folha e a atmosfera (E e g_s) são, diretamente, muito menos importantes na separação das espécies em pioneiras e não pioneiras que os dados de carbono (A_{max_A} ou A_{max_m}). No entanto, os dados de trocas de vapor de água quando associados aos de carbono (EIT e $EIUA$) podem servir como referência de distribuição das espécies entre os grupos.

Os resultados comprovam que as pioneiras estudadas possuem geralmente maiores valores de EIT e $EIUA$ associadas com sua alta capacidade fotossintética. Habitats abertos ocupados pelas espécies pioneiras apresentam maior variabilidade nas condições ambientais (intensidade luminosa, disponibilidade de água e temperatura do solo e do ar). Uma maior eficiência do uso da água sob estas condições pode ser uma

grande vantagem para manter um balanço hídrico favorável, principalmente em épocas de seca e veranicos.

Ambientes reflorestados com alta densidade de árvores jovens em crescimento liberam durante a noite grande quantidade de CO₂ via respiração. Verificamos esta situação na área experimental, onde a concentração de CO₂ atmosférico (Ca) atingiu no início da manhã valores em torno de 440 ppm, ultrapassando a concentração atmosférica média de CO₂ ambiente, que é de aproximadamente 360 ppm. Embora exista a possibilidade da fotossíntese estar sendo influenciada por uma maior concentração de CO₂ atmosférico no período da manhã, os valores de Ci (figura 12) não corroboram esta teoria. As espécies que apresentaram as maiores taxas fotossintéticas também apresentaram os menores valores de Ci. Como os valores de Ca foram semelhantes para todas as espécies (uma vez que foram medidas nas mesmas condições), a diminuição nos valores de Ci, teria ocorrido não por limitação estomática (redução de gs), dado que os valores médios de gs não apresentaram diferenças significativas, e sim pela alta taxa de fixação de CO₂ como verificado através dos valores de Amax_A.

Os resultados de capacidade fotossintética expressa em área e em massa divididos em três grupos arbitrários foram associados com a classificação sucessional (pioneiras e não-pioneiras). Entretanto, nem todas as espécies se encaixaram na mesma classificação. É importante salientar a existência de uma tendência, na qual a taxa fotossintética diminui para espécies de estágio sucessional tardio. A classificação em grupos ecológicos sucessionais hoje ainda é problemática, pelas poucas informações disponíveis sobre a auto-ecologia das espécies e pelas modificações que os ambientes florestais do interior paulista sofreram, dificultando a observação do comportamento das espécies vegetais em locais preservados (Gandolfi, 2000). No entanto, os resultados aqui apresentados demonstram que é possível e conveniente utilizar parâmetros ecofisiológicos quantitativos e de obtenção relativamente simples para a identificação do grupo sucessional nas espécies lenhosas tropicais.

A análise multivariada de componentes principais mostrou que os parâmetros estudados de trocas gasosas e de massa específica foliar, quando considerados em conjunto, foram efetivos para separar as espécies pioneiras das não-pioneiras. Este tipo de análise confirmou a correspondência das características fisiológicas e morfológicas foliares intrínsecas de cada grupo com a sua posição sucessional (pioneiras e não-pioneiras).

7. CONCLUSÕES

Os valores médios de fotossíntese máxima expressa em área (A_{max_A}) ou em massa (A_{max_M}), a eficiência instantânea da transpiração (EIT), a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e a concentração subestomática de CO_2 (C_i) apresentaram diferenças significativas entre espécies pioneiras e não pioneiras quando estes parâmetros são medidos em condições favoráveis para o trabalho da folha. Portanto, estes parâmetros, são referências ecofisiológicas quantitativas importantes para a distribuição das espécies estudadas em categorias sucessionais muito distintas (pioneiras e não-pioneiras), com implicações práticas evidentes para o manejo destas espécies em atividades de recomposição da flora ou da estrutura da vegetação.

Os valores médios de condutância estomática (g_s), transpiração (E) e massa específica foliar (MEF) não apresentaram diferenças significativas entre as espécies pioneiras e não-pioneiras. Portanto, estes parâmetros *per se* não são capazes isoladamente de diferenciar as espécies estudadas em pioneiras e não-pioneiras nas condições favoráveis de trabalho da folha. No entanto, quando associados com os de carbono (EIT e EIUA) diferenciam as espécies pioneiras (maiores valores) das não pioneiras (menores valores).

A capacidade fotossintética expressa em área (A_{max_A}) mostrou-se um parâmetro eficaz na classificação de espécies como pioneiras e não-pioneiras. Devido à facilidade de obtenção dos valores de A_{max_A} , este parâmetro pode ser uma referência inicial útil para a distribuição das espécies nos grupos sucessionais.

Os parâmetros medidos neste trabalho, quando considerados mesmo tempo (análise multivariada de componentes principais) e não aos pares (correlações), foram efetivos para separar as espécies pioneiras das não-pioneiras em um espaço bidimensional.

8. Referências Bibliográficas

- BASSOW, S.L. and BAZZAZ, F.A.: Intra- and inter-specific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. - *Oecologia* 109: 507-515, 1997.
- BAZZAZ, F. A. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst. Illinois*, v.10, p.351-371, 1979.
- BEERLING, D. J: Predicting leaf gas exchange and $\delta^{13}\text{C}$ responses to the past 30.000 years of global environmental change. *New Phytologist* 128:425-433, 1994.
- BEGON, M.; HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Oxford, Blackwell.
- BERT D, LEAVITT, S. W AND DUPOUYET, J: Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use-efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology*, 78(5) pp 1588-1596, 1997.
- CEULEMANS, R. J. & SAUGIER, B. Photosynthesis. *Physiology of Trees*, Chicester, n.2, p.21-50, 1991.
- CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W.; LEE, D.W.; FETCHER, N.: Photosynthetic responses of tropical forests plants to contrasting light environments, - In: Mulkey, S.S., (ed.): *Tropical Forests Plant Ecophysiology*. Pp. 5-55, Chapman and Hall, New York, 1996.
- COMITÊ DA BACIA HIDROGRÁFICA DO RIO PARDO. Diagnóstico da situação atual dos recursos hídricos estabelecimento de diretrizes para a elaboração do Plano de Bacia Hidrográfica do Rio pardo – relatório final. IPT, 2000.
- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111:1119–1144.
- DALLING, J. W.; LOVELOCK, C. E. & HUBBELL, S. P. Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated

- forest gap environments. *Journal of Tropical Ecology*, v.15, p.827-839, 1999.
- EAMUS, D.; MYERS, B.; DUFF, G.; WILLIAMS, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Tree*, v.14, n.1, p.11-16, 1999.
- EHLERINGER, J.R. Variations in gas exchange characteristics among desert plants. In: "Ecophysiology of Photosynthesis" (Eds. Schulze, E-D, Caldwell, MM), New York, p. 361-392, 1995.
- GANDOLFI, S. História natural de uma floresta estacional semidecidual no município de campinas (São Paulo, Brasil). 2000. 520f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal)- Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- HUTCHINSON, I.D. Points of departure for silviculture in humid tropical forests. *Commonwealth Forestry Rev.* 67: 223-230, 1988.
- KÖPPEN, W. *Climatología*. México: Editora Fondo de Cultura e Economía, 1948, 478 p.
- KÖRNER, C.; JUDITH A.; SCHEEL, A. & BAUER, H. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, v.13, n.1, p.45-82, 1979.
- KRAUSE, G.H., KOROLEVA, O.Y., DALLING, W. & WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment*, 24: 1345-1352, 2001.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos: Editora Rima, 2000, 531p.
- LORENZINI, H. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Obra em 2v. Nova Odessa: Editora Plantarum, 1992, 368p.
- MARTINS, F. R. *Estrutura de uma floresta mesófila*. Campinas, Editora da UNICAMP, 1991, 246p.
- MEDINA, E., KLINGE, H.: Productivity of tropical forests and tropical woodlands – In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H.Z. (ed.): *Encyclopedia of Plant Physiology - Physiological Plant Ecology*, Vol IV. Pp 281-303. Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg – New York, 1983.

- MEIRA NETO, J. A. A. & BERNACCI, L. C. Levantamento das angiospermas arbóreas ocorrentes na fazenda Santa Carlota, Município de Cajuru, SP. 1986. Monografia (Conclusão do Curso) - Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- MOONEY, H.A. & GULMON, S.L. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience*, v.32, p.198-206, 1982.
- NOBEL, P. S. *Plant Physiology*. 2. ed., California: Academic Press, 2001, 374p.
- PAIS, M. P.; MANÇO, A. D.G. & VARANDA, E. M. Uma flora ilustrada – Guia para plantas do Museu do Café. Ribeirão Preto: Ed. Holos, 2000, 160p.
- PRADO, C. H. B. A. & DAMASCOS, M. A. Gas Exchange and Leaf Specific Mass of different foliar cohorts of the wintergreen shrub *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Eleocarpaceae) fifteen days before the flowering and the fall of the old cohort. *Brasilian Archives os Biology and Technology*, v.44, n.3, p.277-282, 2001.
- PRADO, C. H. B. A. & MORAES, J. A. P. V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, v.33, n.1, p.103-112, 1997.
- PRADO, C. H. B. A., MORAES, J. A. P. V.: Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions.- *Photosynthetica* 33: 103-112, 1997.
- PRADO, C. H. B. A.; MORAES, J. A. P. V. & de MATTOS, E. A. Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorffii*. 1. Responses to water stress. *Photosynthetica*, v.30, n.2, p.207-213, 1994.
- REES, M., CONDIT, R., CRAWLEY, M., PALACA, S., TILMAN, D.: Long-term studies of vegetation dynamics. - *Science* 293: 650-655, 2001.
- REICH, P.B. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: “the blind men and the elephant retold”. *Functional Ecology*, v.7, p.721-725, 1993.

- REICH, P.B., ELLSWORTH, D. S., UHL, C.: Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing status in an oligotrophic Amazonian forest. -Funct. Ecol 9: 65-76, 1995.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B., TJOELKER, M.G., VANDERKLEIN, D., BUSCHENA, C.: Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. - Funct. Ecol. 12: 395-405, 1998.
- REICH, P.B.; UHL, C.; WALTERS, M. B. & ELLSWORTH, D. S. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia*, v.86, p.16-24, 1991.
- RODRIGUES, R. R. A sucessão florestal. In: MORELLATO, P. C. et al. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*. Campinas: Editora da Unicamp, 1995. p.30-35.
- SMA - Secretaria do Meio Ambiente de Ribeirão Preto. Anexo à resolução de 21/06/2001. Volume 111 - Número 221 - São Paulo, sexta-Feira, 23 de novembro de 2001.
- SMITH, R. L. (1996) - *Ecology and Field Biology* (5ª ed.). California, Longman.
- SMMA - Secretaria Municipal do Meio Ambiente de Ribeirão Preto. Carta de Zoneamento ambiental, 1996, 51p.
- SOUZA, R. P. Germinação, crescimento, atividade fotossintética e translocação de compostos de carbono em espécies arbóreas tropicais: estudo comparativo e influência do sombreamento natural. 1996. 300f. Tese (Doutorado em Ciências) - Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- THOMAS, S.C.; BAZZAZ, F.A.: Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology* 80: 1607-1622, 1999.
- VARANDA, E. M.; PINTO, J. M. R.; OLIVEIRA, C.; DEL'ARCO, D. J.; RAMOS, L. C. G.; BARBIERI, J. L.; OLIVEIRA, H.; SILVA, G.A. P. Implantação da Floresta do campus em Ribeirão Preto. Projeto da Prefeitura do campus Administrativo de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 1998, 31p.

- VERA, N.E., FINEGAN, B., NEWTON, A.C.: The photosynthetic characteristics of saplings of eight canopy tree species in a disturbed neotropical rain forest. - *Photosynthetica* 36: 407-422, 1999.
- WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy schema. *Plant and Soil*, v.199, p.213-227, 1998.

Anexo 1

Índice de Tabelas

Tabela 1:	
Capacidade Fotossintética expressa em Área (A_{max_A}).....	54
Tabela 2:	
Massa Específica Foliar (MEF).....	55
Tabela 3:	
Capacidade Fotossintética expressa em massa (A_{max_M}).....	56
Tabela 4:	
Taxa Transpiratória (E).....	57
Tabela 5:	
Condutância Estomática (g_s).....	58
Tabela 6:	
Concentração Interna de CO_2 (C_i).....	59
Tabela 7:	
Eficiência instantânea da transpiração (EIT).....	53
Tabela 8:	
Eficiência intrínseca do uso da água (EIUA).....	61

Tabelas de Dados

TABELA 1 – Valores médios da Capacidade Fotossintética expressa em Área (A_{maxA} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. As espécies acima da linha pontilhada são classificadas como pioneiras e as situadas abaixo como não-pioneiras.

Espécie	A_{maxA}	Desvio Padrão
<i>C. urucurana</i>	21,70	± 0,52
<i>C. pachystachia</i>	20,61	± 2,40
<i>C. floribundus</i>	15,77	± 1,84
<i>S. granuloso-leprosum</i>	14,91	± 1,00
<i>L. pacari</i>	14,51	± 1,95
<i>C. myrianthum</i>	13,83	± 1,10
<i>C. tomentosum</i>	12,51	± 2,35
<i>G. ulmifolia</i>	12,47	± 1,53
<i>G. integrifolia</i>	11,97	± 1,07
<i>S. cumini</i>	11,68	± 0,61
<i>S. terebinthifolius</i>	11,50	± 0,65
<i>C. fissilis</i>	10,95	± 1,69
<i>P. guajava</i>	9,50	± 2,10
<i>P. nitens</i>	10,83	± 1,26
<i>H. courbaril</i>	10,18	± 1,40
<i>F. guaranitica</i>	8,55	± 3,29
<i>G. americana</i>	8,08	± 0,68
<i>C. glandulosa</i>	7,94	± 1,34
<i>T. roseo-alba</i>	7,41	± 0,99
<i>A. cylindrocarpon</i>	6,13	± 0,74

TABELA 2 – Valores médios da massa específica foliar (MEF) das folhas das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. As espécies acima da linha pontilhada são classificadas como pioneiras e as situadas abaixo como não-pioneiras.

Espécie	MEF	Desvio Padrão
<i>C. urucurana</i>	81,79	± 6,72
<i>C. pachystachia</i>	112,23	± 9,88
<i>C. floribundus</i>	95,64	± 9,62
<i>S. granuloso-leprosum</i>	67,14	± 7,68
<i>L. pacari</i>	170,22	± 17,32
<i>C. myrianthum</i>	103,93	± 8,84
<i>C. tomentosum</i>	67,66	± 9,65
<i>G. ulmifolia</i>	102,8	± 7,22
<i>G. integrifolia</i>	93,78	± 10,84
<i>S. cumini</i>	159,95	± 12,73
<i>S. terebinthifolius</i>	112,89	± 14,48
<i>C. fissilis</i>	82,03	± 11,21
<i>P. guajava</i>	133,52	± 4,05
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>		
<i>P. nitens</i>	92,79	± 5,84
<i>H. courbaril</i>	95,55	± 9,01
<i>F. guaranitica</i>	80,71	± 17,48
<i>G. americana</i>	80,38	± 16,26
<i>C. glandulosa</i>	83,52	± 5,53
<i>T. roseo-alba</i>	123,06	± 6,81
<i>A. cylindrocarpon</i>	134,13	± 23,76

TABELA 3 – Valores médios da Capacidade Fotossintética expressa em massa (A_{maxM}) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. As espécies acima da linha pontilhada são classificadas como pioneiras e as situadas abaixo como não-pioneiras.

Espécie	A_{maxM}	Desvio Padrão
<i>C. urucurana</i>	267,00	± 26,08
<i>C. pachystachia</i>	184,05	± 19,70
<i>C. floribundus</i>	164,68	± 3,59
<i>S. granuloso-leprosum</i>	224,93	± 33,37
<i>L. pacari</i>	85,67	± 11,60
<i>C. myrianthum</i>	133,70	± 13,56
<i>C. tomentosum</i>	189,47	± 53,63
<i>G. ulmifolia</i>	122,53	± 22,89
<i>G. integrifolia</i>	129,25	± 21,19
<i>S. cumini</i>	73,53	± 8,85
<i>S. terebinthifolius</i>	103,40	± 16,09
<i>C. fissilis</i>	133,89	± 13,00
<i>P. guajava</i>	71,40	± 17,30
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>		
<i>P. nitens</i>	117,42	± 19,19
<i>H. courbaril</i>	107,94	± 21,44
<i>F. guaranitica</i>	115,09	± 61,71
<i>G. americana</i>	102,77	± 15,35
<i>C. glandulosa</i>	95,87	± 19,27
<i>T. roseo-alba</i>	60,25	± 7,94
<i>A. cylindrocarpon</i>	46,54	± 7,67

TABELA 4 - Valores médios da taxa transpiratória (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. As espécies acima da linha pontilhada são classificadas como pioneiras e as situadas abaixo como não-pioneiras.

Espécie	E	Desvio Padrão
<i>C. urucurana</i>	3,64	± 0,75
<i>C. pachystachia</i>	2,79	± 0,37
<i>C. floribundus</i>	2,08	± 0,28
<i>S. granuloso-leprosum</i>	1,51	± 0,3
<i>L. pacari</i>	2,68	± 0,23
<i>C. myriantum</i>	2,07	± 0,10
<i>C. tomentosum</i>	2,02	± 0,31
<i>G. ulmifolia</i>	2,70	± 0,74
<i>G. integrifolia</i>	2,46	± 0,38
<i>S. cumini</i>	3,01	± 0,25
<i>S. terebinthifolius</i>	1,77	± 0,22
<i>C. fissilis</i>	1,89	± 0,06
<i>P. guajava</i>	1,97	± 0,35
<i>P. nitens</i>	2,66	± 0,48
<i>H. courbaril</i>	2,79	± 0,27
<i>F. guaranitica</i>	2,82	± 1,03
<i>G. americana</i>	2,71	± 0,45
<i>C. glandulosa</i>	1,81	± 0,47
<i>T. roseo-alba</i>	2,83	± 0,32
<i>A. cylindrocarpon</i>	2,26	± 0,69

TABELA 5 - Valores médios de condutância estomática (g_s , mol m⁻² s⁻¹) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. As espécies acima da linha pontilhada são classificadas como pioneiras e as situadas abaixo como não-pioneiras.

Espécie	g_s	Desvio Padrão
<i>C. urucurana</i>	0,34	± 0,09
<i>C. pachystachia</i>	0,31	± 0,11
<i>C. floribundus</i>	0,17	± 0,07
<i>S. granuloso-leprosum</i>	0,14	± 0,07
<i>L. pacari</i>	0,25	± 0,05
<i>C. myriantum</i>	0,16	± 0,02
<i>C. tomentosum</i>	0,14	± 0,02
<i>G. ulmifolia</i>	0,22	± 0,10
<i>G. integrifolia</i>	0,21	± 0,05
<i>S. cumini</i>	0,23	± 0,11
<i>S. terebinthifolius</i>	0,12	± 0,02
<i>C. fissilis</i>	0,14	± 0,04
<i>P. guajava</i>	0,13	± 0,04
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>		
<i>P. nitens</i>	0,20	± 0,06
<i>H. courbaril</i>	0,22	± 0,06
<i>F. guaranitica</i>	0,18	± 0,03
<i>G. americana</i>	0,23	± 0,05
<i>C. glandulosa</i>	0,12	± 0,05
<i>T. roseo-alba</i>	0,12	± 0,04
<i>A. cylindrocarpon</i>	0,16	± 0,08

TABELA 6 - Valores médios da concentração interna de CO₂ (C_i, mmol m⁻² s⁻¹) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. As espécies acima da linha pontilhada são classificadas como pioneiras e as situadas abaixo como não-pioneiras.

Espécie	C_i	Desvio Padrão
<i>C. urucurana</i>	139,30	± 38,57
<i>C. pachystachia</i>	174,20	± 40,79
<i>C. floribundus</i>	132,66	± 35,88
<i>S. granuloso-leprosum</i>	148,18	± 33,58
<i>L. pacari</i>	204,36	± 26,12
<i>C. myriantum</i>	177,69	± 31,81
<i>C. tomentosum</i>	133,91	± 48,35
<i>G. ulmifolia</i>	204,29	± 21,81
<i>G. integrifolia</i>	206,51	± 22,39
<i>S. cumini</i>	183,47	± 29,61
<i>S. terebinthifolius</i>	150,96	± 20,68
<i>C. fissilis</i>	167,62	± 29,27
<i>P. guajava</i>	203,82	± 22,09
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>		
<i>P. nitens</i>	206,56	± 31,24
<i>H. courbaril</i>	223,39	± 23,15
<i>F. guaranitica</i>	227,04	± 35,54
<i>G. americana</i>	276,25	± 12,68
<i>C. glandulosa</i>	231,39	± 57,84
<i>T. roseo-alba</i>	198,64	± 18,88
<i>A. cylindrocarpon</i>	301,27	± 26,45

TABELA 7 - Valores médios da Eficiência instantânea da transpiração (EIT, mmol mol^{-1}) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, *campus* de Ribeirão Preto. As espécies acima da linha pontilhada são classificadas como pioneiras e as situadas abaixo como não-pioneiras.

Espécie	EIT	Desvio Padrão
<i>C. urucurana</i>	6,21	± 1,51
<i>C. pachystachia</i>	7,47	± 1,11
<i>C. floribundus</i>	7,69	± 1,52
<i>S. granuloso-leprosum</i>	10,24	± 2,23
<i>L. pacari</i>	5,44	± 0,75
<i>C. myriantum</i>	6,69	± 0,57
<i>C. tomentosum</i>	6,34	± 1,61
<i>G. ulmifolia</i>	4,91	± 1,39
<i>G. integrifolia</i>	4,95	± 0,79
<i>S. cumini</i>	3,90	± 0,43
<i>S. terebinthifolius</i>	6,57	± 0,81
<i>C. fissilis</i>	5,80	± 0,83
<i>P. guajava</i>	4,82	± 0,49
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>		
<i>P. nitens</i>	4,13	± 0,58
<i>H. courbaril</i>	3,64	± 0,28
<i>F. guaranítica</i>	3,22	± 1,34
<i>G. americana</i>	3,03	± 0,45
<i>C. glandulosa</i>	4,61	± 1,50
<i>T. roseo-alba</i>	2,62	± 0,15
<i>A. cylindrocarpon</i>	2,95	± 1,04

TABELA 8 – Valores médios da eficiência intrínseca do uso da água (EIUA, $\mu\text{mol mol}^{-1}$) das 20 espécies avaliadas numa área reflorestada dentro da Universidade de São Paulo, campus de Ribeirão Preto. As espécies acima da linha pontilhada são classificadas como pioneiras e as situadas abaixo como não-pioneiras.

Espécie	EIT	Desvio Padrão
<i>C. urucurana</i>	68,54	± 24,26
<i>C. pachystachia</i>	73,01	± 26,23
<i>C. floribundus</i>	100,05	± 34,65
<i>S. granuloso-leprosum</i>	127,05	± 56,03
<i>L. pacari</i>	59,58	± 10,71
<i>C. myriantum</i>	87,61	± 12,09
<i>C. tomentosum</i>	88,78	± 21,72
<i>G. ulmifolia</i>	64,07	± 22,81
<i>G. integrifolia</i>	58,74	± 13,34
<i>S. cumini</i>	58,29	± 20,22
<i>S. terebinthifolius</i>	97,76	± 21,88
<i>C. fissilis</i>	83,47	± 21,02
<i>P. guajava</i>	77,64	± 12,22
<i>P. nitens</i>	56,73	± 12,11
<i>H. courbaril</i>	49,26	± 12,35
<i>F. guaranítica</i>	46,67	± 14,81
<i>G. americana</i>	37,34	± 9,06
<i>C. glandulosa</i>	71,00	± 25,05
<i>T. roseo-alba</i>	63,81	± 12,99
<i>A. cylindrocarpon</i>	45,25	± 21,67