INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CLIMA E AMBIENTE.

"Comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô, vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus."

LISSANDRA ALVES DE SOUZA

Manaus – AM
2013

LISSANDRA ALVES DE SOUZA

"Comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô, vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus."

Orientador: Dra. Flávia R. Capellotto Costa

Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Clima e Ambiente.

Manaus – AM
2013

A todos aqueles que:
Estiveram comigo durante todo este tempo
Ofereço.

Bancas Julgadora

Examinadores	Instituição de origem	Parecer
Flávia Regina Capelloto Costa	INPA	Aprovada
Eduardo Arcoverde de Mattos	Universidade Fedaral do Rio de Janeiro	Aprovada
Maria Astrid Rocha Liberato	Universidade do Estado do Amazonas	Aprovada
Jair Max Furtunato Maia	Universidade do Estado do Amazonas e Pesquisador da Università degli Studi Roma Tre	Aprovada, com modificações
Eneida Regina Nascimento de Oliveira	FUCAPI	Aprovada

S729 Souza, Lissandra Alves de
Trocas gasosas em duas espécies de palmeiras separadas topograficamente em escala local em uma floresta primária na Amazônia Central / Lissandra Alves de Souza. --- Manaus: [s.n.], 2014.
xiv, 78 f. : il. color.

Tese (Doutorado) --- INPA/UEA, Manaus, 2013.
Orientador : Flávia R. C. Costa.
Área de concentração : Interações Clima-Biosfera na Amazônia.

1. Palmeiras. 2. Fotossíntese. 3. Ecofisiologia. I. Título.

CDD 584.5

Sinopse:

Foi estudado o comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô, vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus.

Palavras-chave: topografia, palmeiras, composição de espécies, fotossíntese, nutrientes, potencial da água, folha, sub-bosque.

Key-words: topography, palmtrees, species compositions, photosynthesys, nutrients, water potential, leaf, understory.

AGRADECIMENTOS

Segundo as normas de apresentação de trabalho de conclusão do INPA os agradecimentos são pré-requisitos obrigatórios, não deveriam ser, pelo menos a meu ver. Devemos agradecer com o coração não como uma obrigação ou ética. E é como dever do meu coração que agradeço a todos que estiveram comigo durante o processo de planejamento e realização deste trabalho. Não vou citar nomes, pois cada um conhece sua conta, e conhece o quanto eu vous sou grata.
E são tantas pessoas a agradecer que as páginas de agradecimento seriam mais númerosas que o número de páginas desta tese. Mais aqui vai alguns nomes:
Agradeço a Deus por ter estado com todos nós em todos os momentos;
A minha familia por todo apoio recebido durante todo este percurso. A minhã mãe, mais que mãe amiga e conselheira. A minha tia Rose uma segunda mãe para mim;
Ao esposo Cédric por ser forte por mim;
Ao professor Manzi e a coordenação do CLIAMB, Dr Rita e suas secretárias, pelo incentivo e paciência;
Aos meus professores por tudo que me foi ensinado;
A minha orientadora Flávia Costa e ao Dr. Saleska, pela orientação, respeito, amizade e oportunidade;
A familia vegetal pelo companheirismo e espírito de equipe;
Aos meu colegas de classe do CLIAMB pela convicência, pela amizade e momentos de confraternização;
A pessoal de campo, seu Juruna e sobretudo ao Célio mais que um mateiro, um companheiro de campo, de bom caracter e boa índole, e ávido de aprender e ser útil;
Ao pessoal do Rubneildo e da logistica do LBA pelas caronas e a todo pessoal do LBA;
Ao pessoal do Laboratorio de Fisiologia e Bioquímica Vegetal dirigido pelo Dr Francisco, dos anos 2004 a 2013, à todos sem dinstinção meu muito obrigado, pelo emprestimo de material, pelas boas discusões, conselho, ajuda, apoio, amizade e companheirismo;
Ao Dr. Marenco pelo emprestimo de material e opiniões e a Dr Keila e pela ajuda no campo;
Ao Laboratorio do Dr Saleska;
Ao Dr. Ulysses e Marciel pela amizade e conselhos;
Ao colega Rodrigo Taciolle e ao Marcio do LTSP (INPA);
Ao nosso grupo de estudos do CLIAMB: Fabi, Serjana, Jane, Daniel, Thiago entre tantos outros que contribuiram para meu aprendizado;
A minhas Amigas: Michele, pela amizade e Sabrina pelo incentivo, por seu bon humor, e companheirismo na coleta de dados;
A todos que contribuíram e participaram da realização deste trabalho, mesmo aqueles que não citei nome, pois a folha esta acabando, meu muitissimo obrigado!

Os seres humanos nascem ignorantes, mas são necessários anos de escolaridade para deixá-los estúpidos.

George Bernard Shaw
Dramaturgo Irlandês

RESUMO

A disponibilidade dos recursos primários (água, CO_2, disponibilidade de nutrientes, luz e temperatura) exercem pressões seletivas sobre as espécies vegetais, desta forma, as estratégias ecofisiológicas adotadas por cada espécie podem determinar o sucesso do seu estabelecimento em ambientes específicos. A Amazônia apresenta alta variabilidade topográfica que determinam a formação de microambientes com modificação na disponibilidade de água, luz, nutrientes e concentrações de dióxido de carbono. Assumindo que a topografia impõe condições que podem ser limitantes para determinadas espécies, pesquisas estão sendo realizadas com intuito de determinar o papel da topografia como fator (direto ou indireto) preditor da distribuição de espécies na Amazônia Central. Considerando que plantas reconhecem limites ambientais este trabalho propôs avaliar os efeitos de fatores que variam segundo a topografia, que possam influenciar a distribuição e abundância de palmeiras de sub-bosque por afetarem o desempenho fotossintético destas, conferindo vantagens adaptativas a elas, de acordo com os ambientes topográficos onde se encontram. O objetivo deste estudo foi investigar o comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart. (palmeiras pertencem à família botânica Arecaeae), ao longo do gradiente topográfico, em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus em dois períodos de precipitação distintos. O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolfo Ducke, localizada a 26 km a noroeste de Manaus, a estrutura e a florística são basicamente, definidas pelo tipo de solo e relevo, sendo: platô, vertente, campinarana e baixio. Foi determinado o índice de abertura de dossel por meio de câmera hemisférica; as variações na área foliar específica (AFE); o potencial da água na folha, por meio da bomba de pressão e a eficiência do uso da água a eficiência intrínseca; os teores de Nitrogênio (N) e Fósforo (P) foliar e a eficiência fotossintética no uso do nitrogênio (EUN) e do fósforo (EUP); o índice de conteúdo de clorofila (ICC) via clorofilômetro portátil e os padrões das trocas gasosas e os parâmetros fotossintéticos via um analisador de gás a infravermelho (IRGA) portátil. Os maiores valores de A_{max} foram observados na espécie *A. microcarpa*. Os valores médios de A_{max} em *A.microcarpa* foram de 3,65 µmol m^{-2} s^{-1} e 2,66 µmol m^{-2} s^{-1} nos períodos de maior e menor precipitação, respectivamente. Na espécie *A. attaleoides* no período de maior precipitação foi de 2,86 µmol m^{-2} s^{-1} e no período de menor precipitação 2,45 µmol m^{-2} s^{-1}. As curvas de resposta à intensidade luminosa das espécies estudadas foram semelhantes às encontradas para outras espécies de sub-bosque, sendo estes valores típicos de espécies naturais de ambientes de baixa luz. A condutância estomática (gs), transpiração (E), respiração no escuro Rd, Irradiância de compensação (Ic), Irradiância de saturação (Is), eficiência quântica (α), a eficiência no uso da água (EUA) e eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) não apresentaram diferenças significativas entre ambientes topográficos em ambas as espécies. Os valores de gs, E, Is, EUA e EUIA apresentaram maiores valores no período de alta precipitação em relação a baixa precipitação, em plantas da espécie *A. attaleoides*. Nesta espécie o Rd apresentou valores mais elevados no período de baixa precipitação. As taxas da gs (0,05 mol $m^{-2}s^{-1}$), E (1, 62 $molm^{-2}s^{-1}$) nas plantas da espécie *A. microcarpa* foram maiores no período de alta precipitação, este comportamento entre os dois períodos de precipitação revelam que ambas as espécies exercem controle estomático a demanda evaporativa é alta. A EUA e EUIA apresentaram maiores valores no período de alta precipitação em relação à

baixa precipitação, em plantas da espécie *A. attaleoides*, comportamento oposto em *A. microcarpa*, o que poderia ser entendido como resultado das condições edáficas do solo. No entanto o potencial da água na folha ao amanhecer (Ψ_{am}) ao meio dia (Ψ_{md}) não diferiu nem entre ambientes topográficos nem períodos nas duas espécies. O ambiente de luz ao qual as espécies estão submetidas indica condições bem sombreadas, os valores médios por espécie foram de 4,68 % em *A. attaleoides* e 4,65 % em *A. microcarpa*. A AFE diferiu entre as espécies, sendo maior em *A. attaleoides*,média 82 cm^2g^{-1}, que em *A. microcarpa* 68 cm^2g^{-1}. Os teores de N e de fósforo P foliares não diferiram estatisticamente ao longo do gradiente topográfico, assim como a EUN e da EUP. O ICC em ambas as espécies ficou em tonro de 80, valores típicos de plantas de sub-bosque. Apesar das espécies apresentarem características típicas de plantas de sub-bosque não foi possível determinar comportamentos ecofisiológicos que confiram vantagens adaptativas de acordo com o ambiente topográfico onde se encontram. Algumas das tendências observadas necessitam mais estudos ao longo do tempo para serem confirmadas.

Palavras-chave: topografia, palmeiras, composição de espécies, fotossíntese, nutrientes, potencial da água, folha, sub-bosque.

ABSTRACT

The availability of primary resources (water, CO_2, nutrient availability,light and temperature) exert selective pressures on plant species thus ecophysiological strategies adopted by each species can determine the success of their establishment in specific environments. The Amazon has high topographic variability that determine the formation of microenvironments with changes in the availability of light, water , nutrients and carbon dioxide concentrations. Assuming that topography imposes conditions that may be limiting for certain species researches are being conducted with the aim of determining the role of topography factors like a predictor of species distribution in Central Amazonia. Whereas plants recognize environmental limits this paper proposed to evaluate the effects of factors that vary according to the topography, which may influence the distribution and abundance of understory palms by affecting the photosynthetic performance of these, conferring adaptive advantages to them, according to the topographical environments where they are. The aim of this study was to investigate the ecophysiological behavior of *Attalea microcarpa Spruce* and *Attalea attaleoides Mart* . (palms belong to the botanical family Arecaeae) along the topographic gradient in an upland forest north of Manaus at two distinct periods of precipitation . The study was conducted at the Adolfo Ducke Forest Reserve , located 26 km northwest of Manaus , the structure and floristic are basically defined by soil type and topography , being : plateau, slope, lowland and campinarana . It was determined the canopy opening through hemispheric camera, variations in specific leaf area (SLA), the leaf water potential by pressure pump and water use efficiency, the concentrations of nitrogen (N) and phosphorus (P) and leaf photosynthetic efficiency in the use of nitrogen (EUN) and phosphorus (PUE), the chlorophyll content index with a portable chlorophyll meter, gas exchange and photosynthetic parameters via a infrared gas analyzer (IRGA). The average values of P_{max} *A.microcarpa* were 3,65 µmol m^{-2} s^{-1} and 2,66 µmol m^{-2} s^{-1} during periods of high and low precipitation , respectively. At *A. attaleoides* specie during highest precipitation period P_{max} were 2,86 µmol m^{-2} s^{-1} and in periods of low precipitation 2,45 µmol $m^{-2}s^{-1}$. Light curves of the species studied were similar to those found for other species of understory which are typical values of low-light species. The stomata conductance, transpiration, dark respiration, compensation irradiance, saturation irradiance, quantum efficiency and the water use efficiency showed no significant differences between topographical environments at both species. The differences between periods of precipitation showed that those species exert stomata control avoiding water lost during low precipitation when the evaporative demand is high . The WUE showed higher values during high precipitation at *A. attaleoides* plants, opposite behavior was observed at *A. microcarpa*, which could be understood as a result of soil conditions. The light canopy opening indicated shade environments, the average of values were 4,68% at *A. attaleoides* and 4,65 % at *A. microcarpa* . The SLA differed among species, being highest at *A. attaleoides* , than *A. microcarpa*. The N and P phosphorus did not differ along the topographic gradient. The chlorophyll index showed values around 80 to both species, typical values to understory plants. Although the species have typical understory plants characteristics was not possible to determine ecophysiological behaviors that confer adaptive advantages to those species, according the environment they are found, being require further study over the time. **Key-words:** topography, palmtrees, species compositions, photosynthesys, nutrients, water potential, leaf, understory.

SUMÁRIO

Resumo vii
Abstract ix
Sumário x
Lista de Figuras xii
Lista de Tabelas xiv
1. INTRODUÇÃO 11
2 OBJETIVOS 15
2.1 Objetivo Geral 15
2.2 Objetivos específicos 15
3 Material e Métodos 16
3.1 Caracterização da área de estudo 16
3.1.1 Espécies estudadas 19
3.1.2 Delineamento amostral e análises estatísticas 19
CAPÍTULO I – **Comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô, vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus** 21
Resumo 22
Abstract 24
Introdução 25
Métodos 28
Resultados 33
Discussão 39
Conclusão 47
Referências Bibliograficas 48
3 CONCLUSÃO GERAL 67
4 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 68

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Área da Reserva Florestal Adolpho Ducke, 10 000 hectares, coordenadas geográficas 03°00’02" e 03°08’00"de latitude sul e 59°58'00" de longitude oeste 16
Figura 2: O sistema de grade no interior da reserva, com as trilhas de 8 km e parcelas permanentes (pontos pretos – parcelas terrestres, pontos claros – parcelas aquáticas) 17
Figura 3: Perfil da vegetação em uma catena, na Reserva Ducke. De Ribeiro *et al*. (1999) 18
CAPÍTULO I – Comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô, vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus.
Figura 1: Abertura de dossel de *A. attaleoides* (♦) e *A.microcarpa* (□) 60
Figura 2: Teores de nitrogênio (N) e fósforo (P) foliares em *A. attaleoides* e *A. microcarpa* em relação à altitude, p = platô, va=vertente alta, vb=vertente baixa, b= baixio 60
Figura 3: Relação entre fotossíntese (A) nitrogenio (N) e fósforo (P) em *A.attaleoides e A. microcarpa*, nos quatro ambientes topográficos. P = platô, va=vertente alta, vb=vertente baixa, b=baixio 61
Figura 4: Curva resposta da fotossíntese ajustada em função do aumento da irradiância em *Attalea attaleoides* (♦) e *Attalea microcarpa* (■), em dois períodos de precipitação..... 61
Figura 5: Curva média de resposta da fotossíntese ajustada ao aumento da irradiância de duas espécies de palmeiras de sub-bosque em diferentes ambientes topográficos: (p) platô, (va) vertente alta, (vb) vertente baixa, (b) baixio; em dois períodos de precipitação 62
Figura 6: Taxa de assimilação líquida máxima de CO_2 sob luz saturante (A_{max}) em *A. attaleoides* e em *A.microcarpa* nos dois períodos de precipitação e em diferentes ambientes topográficos: platô (p); vertente alta (va); vertente baixa (vb); baixio (b). Linha central do Box-plot representa à média, linha tracejada inferior valor atípico mínimo, linha tracejada superior valor atípico máximo 63
Figura 7: Parâmetros estimados derivados das curvas de saturação de luz Taxa respiratória na ausência de luz (*Rd*). E transpiração, condutância estomática (gs), em plantas de *A.*

attaleoides e *A. microcarpa* nos períodos de alta precipitação (■) e baixa precipitação (□), em diferentes ambientes topográficos: platô (p); vertente alta (va); vertente baixa (vb); baixio (b)64

Figura 8: Eficiência no uso da água (EUA) e Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) em *A. attaleoides* e *A. microcarpa* em dois períodos distintos de precipitação (alta precipitação =◊; baixa precipitação = ■) 65

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I – Comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô, vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus

Tabela 1: Abertura de dossel em *A. attaleoides* e *A. microcarpa* 66

Tabela 2: Eficiência no uso de nitrogênio (EUN) e eficiência no uso do fósforo (EUP) em plantas de *A. attaleoides* e *A. microcarpa* nos quatro ambientes topográficos, médias seguidas do desvio padrão 67

Tabela 3: Índice de clorofila em *A. attaleoides* e *A. microcarpa* nos diferentes ambientes topográficos 68

Tabela 4: Rendimento quântico aparente (α), Irradiância de compensação (Ic), Irradiância de saturação (Is) em indivíduos de *A. attaleoides* e *A. microcarpa* em dois períodos distintos de precipitação..... 69

Tabela 5: Potencial de água na folha em dois períodos do dia (Ψ_{am}= amanhecer; Ψ_{md}= meio-dia, MPa) em *A. attaleoides* e *A. microcarpa*, em dois períodos de precipitação nos quatro ambientes topográficos..... 70

1 INTRODUÇÃO

A disponibilidade dos recursos primários exercem pressões seletivas sobre as espécies vegetais, sendo assim, as estratégias ecofisiológicas adotadas por cada espécie podem ser determinantes para o sucesso do seu estabelecimento em ambientes altamente específicos (MacGraw, 1987; Jackson *et al*., 1994; Burton e Bazzaz, 1995; van Der Kooji e de Kok, 1996; Lee *et al*., 1996; Dewar *et al*., 1998; Stuefer e Huber, 1998; Thornley, 1998).

Dentre os fatores abióticos, a água se destaca, por reconhecidamente, determinar a distribuição das plantas e influenciar o seu desempenho fotossintético, pois as taxas fotossintéticas são relacionadas com a taxa de condutância estomática, uma vez que, para absorver CO_2 do meio externo, as plantas perdem vapor de água e, para diminuir estas perdas, as plantas fecham os estômatos restringindo a entrada de CO_2 para o interior das folhas, limitando a fotossíntese (Bjorkman e Powels, 1984; Davies *et al.*, 1990; Eckstein e Robison, 1996; ; Buckley *et al*., 1999; Dalling *et al.*, 1999; Souza *et al.*, 2001; Engelbrechet *et al.*, 2007).

A disponibilidade de água para um sistema é modulada tanto pelo regime de chuvas quanto pelo transporte horizontal, desta forma, a disponibilidade hídrica no solo varia não somente com as características físicas e químicas do solo, mas também com a profundidade, densidade de raízes e altura do lençol freático que, por sua vez, responde ao gradiente topográfico (Guillaumet e Kahn, 1982; Chauvel *et al.*,1987; Hodnett *et al*.,1997; Luizão *et al*., 2004; Tomasella *et* al., 2007).

A Amazônia apresenta alta variabilidade topográfica, de grandes a pequenas escalas, em nível regional e local. Por exemplo, na Amazônia Central, na bacia do Rio Negro a

topografia acidentada apresenta uma variação altimétrica de 43 a 3000 m, determinando a formação de microambientes com modificação na disponibilidade de água, luz, nutrientes e concentrações de dióxido de carbono (devido ao fluxo horizontal de CO_2 dentro da floresta) ao longo do gradiente topográfico (Guillaumet e Kahn, 1982; Chauvel *et al.* 1987; Luizão *et al*., 2004; Tomasella *et al.* 2007; Araújo *et al.*, 2008; Tota *et al.*, 2008, 2012).

Ao norte da cidade de Manaus, na Reserva Biológica do Cuieiras, Luizão *et al.* (2004), ao estudar a distribuição de nutrientes, entre platô, vertente e baixio encontrou clara influência da topografia. Outro estudo, desta vez sobre fluxos de carbono, na mesma área, observou que a topografia permite maior concentração de carbono no baixio, em certas horas do dia. Isto provavelmente se deve ao fluxo horizontal de CO_2 entre platô e baixio e às maiores taxas de decomposição no baixio (Araújo *et al.*, 2008). Estudos realizados a fim de avaliar a distribuição de espécies ao longo do gradiente topográfico encontraram forte dependência entre essas variáveis onde, em áreas altas, de solo argiloso, a biomassa de espécies arbóreas tende a ser superior que a de espécies arbóreas em solos arenosos, ocorrentes na região mais baixa da floresta. Nestas áreas de solo arenoso, a biomassa de palmeiras é maior (Castilho et al. 2006, Castilho, não publicados).

As palmeiras estão entre as espécies de plantas vasculares mais abundantes nos trópicos (Henderson, 2002), ocupando posição importante na estrutura e funcionamento de diversos ecossistemas (Lieberman *et al.* 1985; Terborgh, 1986; Galetti & Aleixo, 1989). Seus frutos, de alto valor energético, são utilizados como recurso alimentar por uma ampla variedade de animais, fazendo com que as palmeiras sejam consideradas recursos-chave para frugívoros tropicais, uma vez que seus frutos ficam disponíveis durante grande parte do ano (Bondar, 1964; Terborgh, 1986; Negrão, 1999; Henderson *et al.* 2000). Dentro do seu papel ecológico, as palmeiras constituem um modelo útil para entender os processos de formação das comunidades, devido a sua grande área de distribuição (Couvreur *et al.*, 2011). Além de

fatores tais como a fertilidade e disponibilidade de água no solo, que influenciam a riqueza, distribuição, a similaridade e composição da comunidade das palmeiras, a topografia, por influenciar fatores primários, parece exercer um papel importante no controle da distribuição das palmeiras na escala local da paisagem (Kahn e Castro, 1985; Svenning e Balslev, 1998; Svenning, 1999; Svenning, 2001; Vormisto *et al.* 2004; Bjorholm *et al.* 2005; Bjorholm *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2009; Andersen *et al.*, 2010; Kristiansen *et al.*, 2011).

As palmeiras pertencem à família botânica Arecaeae, com aproximadamente 205 gêneros e 2.500 espécies. Dentre eles destaca-se o gênero *Attalea* por ser, entre as palmeiras tropicais, o gênero com maior número de espécies descritas, possuindo ampla distribuição geográfica. O gênero *Attalea* possui cerca de 29 espécies, dentre as quais 20 ocorrem no Brasil e seis, ocorrem no domínio da Floresta Amazônica (Lorenzi *et al.*, 2004).

Do ponto de vista ecológico, palmeiras com forma de crescimento semelhante exibem respostas diferentes no micro-habitat (Svenning, 1999). Inventário realizado na Reserva Ducke, na periferia nordeste de Manaus, mostrou que a espécie *Attalea microcarpa* Spruce ocorre exclusivamente no baixio e a espécie *Attalea attaleoides* Mart. predominantemente no platô, ocorrendo algumas vezes em áreas mais baixas, seguindo terrenos mais inclinados (Costa *et al.* 2009; Freitas *et al.*, 2012). Estas características fazem destas espécies bons modelos para estudos de questões ligadas a distribuição de espécies em floresta tropical úmida, como a Amazônia.

A teoria de nichos assume que se duas espécies ocupam o mesmo biótopo, estas devem de alguma forma ocupar nichos distintos. Esta teoria explica melhor às comunidades animais que às vegetais. Pois plantas, independente da área que se encontram, necessitam os mesmos recursos primários: água, luz e nutrientes. A teoria de nichos não explica a existência de diferentes grupos funcionais (Silvertown, 2004). Desta forma, para entender a diversidade vegetal em uma área foi desenvolvida a teoria neutra, na qual as espécies de mesmo nível

trófico são consideradas ecologicamente iguais, e sua coexistência depende de processos aleatórios (Hubbell, 2001).

Porém estudos realizados avaliando atributos funcionais de árvores equatorianas observaram que as espécies são menos similares ecologicamente que o esperado ao acaso, e nenhuma destas teorias explica satisfatoriamente a distribuição destas plantas. Essa questão tem sido avaliada do ponto de vista da ecologia funcional, que define que as características ecofisiológicas (atributos funcionais) estariam relacionadas, direta ou indiretamente, à capacidade dessas espécies de se dispersar, estabelecer e persistir num dado ambiente (Hérault, 2007).

Assumindo que a topografia impõe condições que podem ser limitantes para determinadas espécies, pesquisas estão sendo realizadas com intuito de determinar o papel da topografia como fator (direto ou indireto) preditor da distribuição de espécies na Amazônia Central (Daws *et al.* 2002; Kinupp e Magnusson, 2005; Costa *et al.* 2005 e 2009; Drucker *et al.* 2008; Brum, 2011; Renninger e Phillips, 2011; Freitas, 2012). Assim sendo, considerando que plantas reconhecem limites ambientais, trabalhos que identifiquem os mecanismos que definam a distribuição espacial e os mecanismos envolvidos na resposta funcional das plantas a seus ambientes são importantes. Desta forma, desconsiderando os controles bióticos diretos (dados por predação e competição) e a limitação de dispersão, e admitindo-se que os fatores abióticos do meio interagem dirigindo a resposta fisiológica das plantas, este trabalho propôs avaliar os efeitos de fatores que variam segundo a topografia, que possam influenciar a distribuição e abundância de palmeiras de sub-bosque por afetarem o desempenho fotossintético destas, conferindo vantagens adaptativas a elas, de acordo com os ambientes topográficos onde se encontram.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

O objetivo deste estudo foi investigar o comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus.

2.2 Objetivos específicos

- Caracterizar o índice de abertura de dossel na área de ocorrência da espécie *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico ;

- Determinar as variações na área foliar específica (AFE) em plantas das espécies *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart.;

- Determinar o potencial da água na folha e a eficiência do uso da água a eficiência intrínseca do uso da água em plantas da espécie *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart.ao longo do gradiente topográfico;

- Determinar os teores de Nitrogênio (N) e Fósforo (P) foliar e a eficiência fotossintética no uso do nitrogênio e do fósforo em plantas da espécie *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico;

- Determinar o índice de conteúdo de clorofila (ICC) em plantas da espécie *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico;

- Determinar os padrões das trocas gasosas (fotossíntese, respiração no escuro, transpiração, condutância estomática) e os parâmetros fotossintéticos (rendimento quântico aparente, irradiância de compensação, irradiância de saturação) *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico.

3 Material e Métodos

3.1 Caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolfo Ducke, a noroeste de Manaus (coordenadas geográficas de 03°00’02" e 03°08’00"de latitude sul e 59°58'00" de longitude oeste), que possui uma área de 10.000 hectares (10 km x 10 km) de floresta tropical de terra firme (Figura 1). Embora a reserva esteja em à área urbana da cidade, ainda não está totalmente isolada da floresta contínua, e sua cobertura vegetal é pouco alterada (Ribeiro *et al.*, 1999).

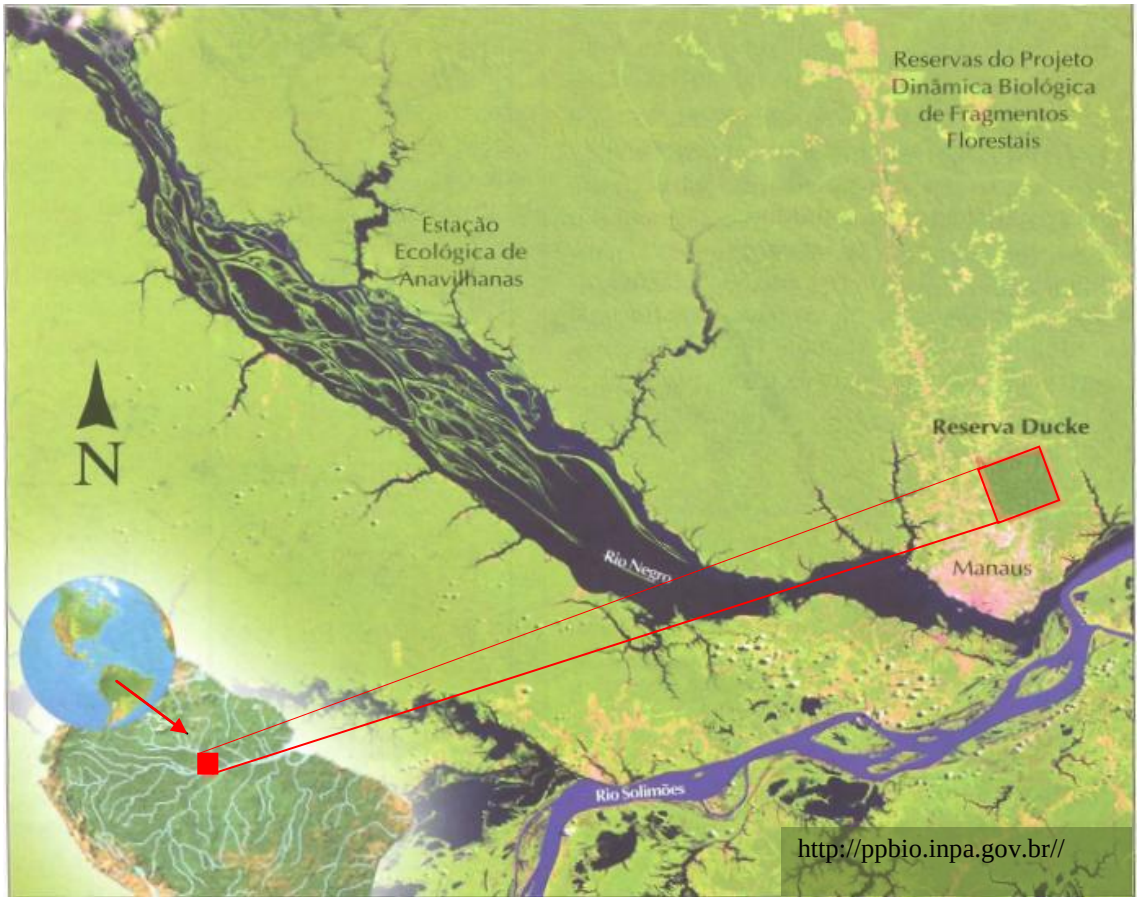

Figura 1: Área da Reserva Florestal Adolpho Ducke, 10 000 hectares, coordenadas geográficas 03°00’02" e 03°08’00"de latitude sul e 59°58'00" de longitude oeste.

O relevo da Reserva é ondulado, com altitude variando de 40 a 120 m, e desníveis entre os platôs e as áreas mais baixas até 40 m. No sentido norte-sul, o platô central (Figura 2), cotas de 120 a 140 ms.n.m. é o divisor das duas bacias hidrográficas. A oeste deste platô drenam os afluentes do igarapé do Tarumã (Barro Branco, Acará e Bolívia), que deságua no rio Negro, nas proximidades da Ponta Negra – praia urbana de Manaus. A leste do platô drenam os igarapés do Tinga, Uberê e Ipiranga, que são afluentes do igarapé do Poraquequara. Este, por sua vez, é afluente direto do rio Amazonas a jusante de Manaus (Ribeiro *et al.*, 1999).

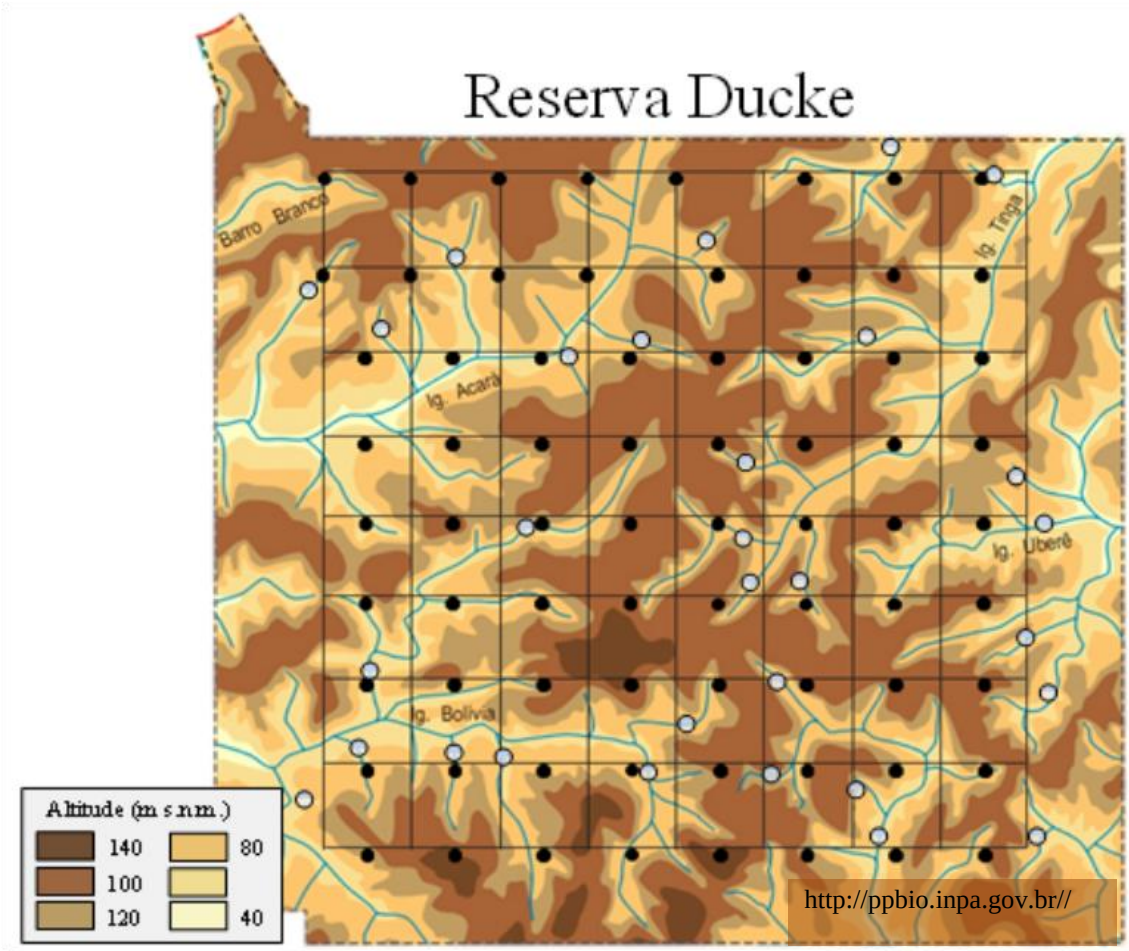

Figura 2: O sistema de grade no interior da reserva, com as trilhas de 8 km e parcelas permanentes (pontos pretos – parcelas terrestres, pontos claros – parcelas aquáticas).

O clima da Reserva Ducke é quente (temperatura media anual é de 26°C) com média anual de precipitação de 2360 mm. Em valores médios mensais a temperatura varia de um

mínimo de 24,5ºC na estação chuvosa, para pouco mais de 27ºC na estação seca. A variação térmica diurna é maior que a anual, com temperaturas médias variando entre 23,5ºC e 31,2ºC (Leopoldo *et al.*1987).

Os dados da variável meteorológica (precipitação) foram obtidos da Coordenação de Pesquisas em Clima e Recursos Hídricos/CPCR, do Instituto Nacional de Pesquisa na Amazônia-INPA, para os anos 2011 e 2012. A precipitação é registrada diariamente, e a partir destes registros calcularam-se as médias mensais.

A área da Reserva é formada por floresta de terra firme, o que a designa como uma área não inundada sazonalmente. Na Reserva ocorrem quatro tipos de floresta de terra firme, além da vegetação secundária das bordas e arredores. A estrutura e a florística destas formações são, basicamente, definidas pelo tipo de solo e relevo, sendo: platô, vertente, campinarana e baixio (Figura 3). Nos platôs os solos são argilosos (latossolo amarelo-álico), com sedimentos mais antigos; e nas regiões mais baixas são arenosos (podzóis e areias quartzosas). O reconhecimento da floresta de vertente apresenta maior dificuldade, pois esta ocorre em solos areno-argilosos. A vertente representa um gradiente, fisionomicamente mais semelhante ao platô nas áreas mais altas, onde o solo é argiloso, e à campinarana nas partes mais baixas, onde o solo é areno-argiloso (Ribeiro *et al.*, 1999).

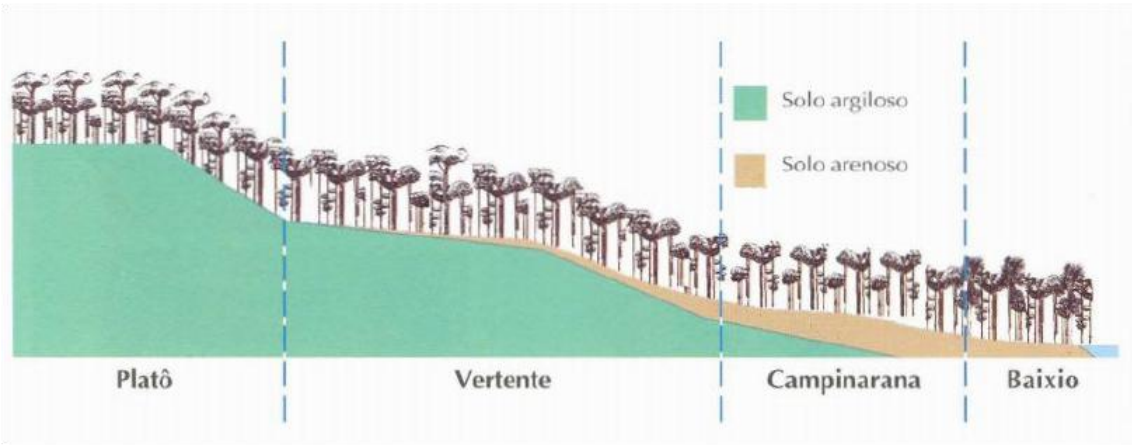

Figura 3: Perfil da vegetação em uma catena, na Reserva Ducke. De Ribeiro *et al*. (1999).

O dossel da floresta mede cerca de 35 a 40 metros de altura, com poucas árvores emergentes por volta dos 45 m de altura (Ribeiro *et al.*, 1999) e possui um índice de área foliar de 5 a 6 (Malhi *et al.*, 1998).

3.1.1 Espécies estudadas

Foram estudadas duas espécies de palmeiras pertencentes à família Arecaeae, do gênero *Attalea*, que inclui 29 espécies, das quais 20 ocorrem no Brasil (Lorenzi *et al*., 2004). *Attalea micorcarpa* e *A. attaleoides* habitam o sub-bosque da floresta, ambas são palmeiras monoicas, com caules curtos e subterrâneos, as folhas são pinadas com pinas organizadas de forma regular. Na paisagem local, nas florestas de terra firme próximas a Manaus, elas ocorrem em ambientes diferentes. *Attalea attaleoides* ocorre em maior abundância nos platôs, e diminui em abundância nas encostas em direção ao baixio, enquanto que *Attalea microcarpa* tem distribuição inversa, sendo abundante nos baixios e ausente nos platôs (Costa *et al.*2009; Freitas *et al.*2012).

3.1.2 Delineamento amostral e análises estatísticas

Os indivíduos amostrados foram selecionados para cobrir todo o gradiente de condições topográficas nas quais as espécies ocorrem. Parte dos indivíduos foi amostrada nas parcelas permanentes da grade regular de trilhas do Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio), que cobre toda a reserva. A altitude foi medida a cada 100 m ao longo das trilhas por um topógrafo, Andrade Construção e Comércio- ACC, Av. Irianeópolis, Nº 717 – Q/ 71 – LT/ 4 – CJ. Fca Mendes – Cidade Nova – Manaus. Foram usadas preferencialmente as parcelas

localizadas dentro de uma sub-grade de 4 x 4 km, próximas ao acampamento sede. Plantas localizadas ao longo das trilhas também foram usadas. Neste caso, a altitude das plantas foi calculada com base em sua posição em relação aos piquetes com altitude conhecida ao longo das trilhas.

Foram selecionadas 12 plantas da espécie *A. microcarpa* e 21 plantas da espécie *A. attaleoides*. A distância mínima entre cada planta foi de 200 m. Foram escolhidas plantas saudáveis e maduras, tendo como critério a marca da inflorescência, que indica que a planta já reproduziu e, portanto já atingiu o estágio adulto, e quantidade mínima de seis folhas. Não foi definida altura mínima nem tamanho mínimo das folhas, pois estes variavam segundo o terreno onde se encontravam. Somente folhas maduras, aparentemente sem ataques por fungos e que não estivessem cobertas por liquens foram usadas.

Os ambientes topográficos foram baseados nas altitudes e na inclinação do terreno. Platôs: altitude em torno de 96 a 110 m e inclinação menor que 10 graus; vertentes altas com altitude de 76 a 96 m e inclinação maior que 10 graus; vertentes baixas 56 a 95 m e valores abaixo de 60 m foram considerados baixios. Foram realizadas 2 campanhas de campo, uma em agosto/setembro de 2011 (período de menor precipitação na região) e outra em abril de 2012 (período de maior precipitação).

Foram feitas análises de gráficos parciais, análises de regressão para todas as variáveis quantitativas. Diferenças entre categorias topográficas foram analisadas mediante análise de variância (ANOVA). Para testar a diferença entre médias de parâmetros foi usado o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Para todas as análises foi utilizado o programa estatístico R 3.0.0 (The R Foundation for Statistical Computing Platform: i386-w64-mingw32/i386 (32-bit).

CAPÍTULO I

Souza, L.A e Costa, F.R.C. Comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô, vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus.Formatado no padrão Acta Amazônica**.**

“Comportamento ecofisiológico de *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart., ao longo do gradiente topográfico (platô, vertente e baixio), em uma floresta de terra firme ao norte de Manaus.”

Lissandra A. Souza*[1], Flávia R.C. Costa[*1]

[1] Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. Ephigênio Sales 2239, CEP 69011 – 70, Manaus, Amazonas, Brasil.

Resumo

Topografia é um gradiente complexo ao qual estão associadas diversas mudanças de fatores ambientais: água, luz, nutrientes e, até mesmo concentrações de dióxido de carbono (CO_2). A combinação destes fatores pode ser à base da diferenciação da composição de espécies ao longo da topografia, se as espécies possuem respostas fisiológicas diferentes à um deles. Desta forma o intuito deste trabalho foi avaliar se variáveis físicas e biológicas realacionadas a fotossíntese podem estar relacionadas com as associações ambientais. Esperando que o teor de nitrogênio e fósforo, índice de clorofilas, eficiência no uso de nutrientes, trocas gasosas e parâmetros fotossintético sejam altos em plantas localizadas na porção do gradiente topográfico onde a espécie ocorre em maior frequência e baixo na categoria topográfica onde a espécie ocorre com baixa frequência, refletindo desta forma, em nível fisiológico sua adaptação ao seu ambiente preferencial. Foram estudadas duas espécies de palmeiras de sub-bosque *A. attaleoides* e *A. microcarpa* na Reserva Florestal Adolfo Ducke, coordenadas geográficas de 03°00’02" e 03°08’00"de latitude sul e 59°58'00" de longitude oeste, onde relevo é ondulado. Os valores médios da abertura de dossel foram, em torno, de 4%, indicando condições bem sombreadas. A AFE diferiu entre as espécies, sendo maior em *A. attaleoides*,média 82 cm^2g^{-1}, que em *A. microcarpa* 68 cm^2g^{-1}, sugerindo espessura foliar mais fina, na primeira. A concentração média do N foliar, das espécies, foi 11 g kg^{-1}. Os valores médios de P foliar foram em torno de 0,55 g kg^{-1}, P se destaca como nutriente limitante, a

ausência de diferenças dos teores destes nutrientes em nível foliar indica a ausência de especialização das espécies à disponibilidade destes nutrientes em seus ambientes preferências. O ICC ficou em torno de 70 - 80 de acordo com o esperado para plantas tropicais em áreas sombreadas. Os valores médios de A_{max} não diferiram ao longo do gradiente topográfico, assim como todos os outros parâmetros analisados em ambas as espécies. A_{max} em *A.microcarpa* foi de 3,65 µmol m^{-2} s^{-1} e 2,66 µmol m^{-2} s^{-1} nos períodos de alta e baixa precipitação, respectivamente, na espécie *A. attaleoides* no período de alta precipitação foi de 2,86 µmol m^{-2} s^{-1} e no período de baixa precipitação 2,45 µmol m^{-2} s^{-1}. As taxas de gs, E foram maiores no período de alta precipitação em ambas as espécies, revelando a ocorrência de controle estomático. A Rd em *A. attaleoides* foi menor no período de alta precipitação. A EUA e EIUA também variaram entre períodos de precipitação em ambas espécies. Quanto ao potencial da água na folhas das espécies avariação diurna foi mais importante que a variação entre os períodos de chuva e entre ambientes topográficos. As espécies apresentam características típicas de plantas de sub-bosque, contudo não foi possivel afirmar que fatores ligados à topografia poderiam determinar a associação de habitats e das espécies.

Palavras-chave: topografia, palmeiras, composição de espécies, fotossíntese, nutrientes, potencial da água, folha, sub-bosque.

Abstract

Topography is a complex gradient which are associated with several changes of environmental factors: light, water, nutrients, and carbon dioxide (CO_2). The combination of these factors can be the basis of the differentiation of species composition along the topography, if species have different physiological responses to one of them. Thus the aim of this study was to evaluate if physiological parameters may be related to environmental associations. It was verified if nitrogen and phosphorus content, chlorophyll content, nutrient use efficiency, gas exchange and photosynthetic parameters are high in plants located in the portion of the topographic gradient where the species occurs at higher frequency and lower in the category where the topographic species occurs with low frequency, thereby reflecting on the physiological level of adaptation to their preferred environment. We used a pair of palm species of understory, *A. attaleoides* and *A. microcarpa*,at the Adolfo Ducke Forets forest reserve, geographic coordinates of 03 °00'02 " and 03 ° 08'00 " south and 59 °58'00 " west, with wavy terrain. The average of canopy cover was around 4%, indicating well- shaded conditions. The SLA differed among species, being higher in *A. attaleoides* , mean 82 cm^2g^{-1} and 68 cm^2g^{-1} for *A. microcarpa*, suggesting leaf thickness thinner in the first. The N averaged were around of 11 g kg^{-1} and P around 0, 55 g kg^{-1} to both species, P was the most limiting nutrient. The chlorophyll index was around 70 - 80, according expected for shaded tropical areas, this occurs in low irradiance because of chlorophyll degradation is lower. The average of P_{max} did not differ along the topographic gradient as well as all other parameters analyzed in both species. P_{max} in *A.microcarpa* was 3,65 µmol m^{-2} s^{-1} and 2,66 µmol m^{-2} s^{-1} during the periods of high and low precipitation , at *A. attaleoides* during high precipitation was 2,86 µmol m^{-2} s^{-1} and the period of low precipitation 2,45 µmol m^{-2} s^{-1}, The both species showed stomata control, one time transpiration and stomata opening diminish during low precipitation season. The WUE also varied between periods of precipitation in both species, being the variation trough the day most important than along the topography. The species have typical characteristics of understory plants, it was not possible justify the hypothesis that factors related to topography could determine the habitats associations.

Key-words: topography, palmtrees, species compositions, photosynthesys, nutrients, water potential, leaf, understory.

Introdução

Os atributos funcionais das espécies são importantes para ajudar a compreender o estabelecimento de plantas em diferentes ambientes. A topografia tem sido reconhecida em diversos estudos como associada à distribuição local de espécies, havendo grupos de espécies restritos às áreas baixas, intermediárias, altas ou combinações destas ou ainda generalistas, indiferentes a estes ambientes (Chauvel *et al.* 1987; Ribeiro *et al.*, 1999; Costa *et al.* 2009). Entretanto, as causas desta associação ainda são pouco conhecidas.

"Topografia" é um gradiente complexo ao qual estão associadas diversas mudanças de fatores ambientais (Svenning, 2001). Disponibilidade de água, luz, nutrientes e, até mesmo concentrações de dióxido de carbono mudam ao longo do gradiente topográfico (Guillaumet e Kahn, 1982; Chauvel *et al.* 1987; Luizão *et al*. 2004; Tomasella *et al.* 2007; Araújo *et al.* 2008). Na região de Manaus, as áreas mais altas da topografia estão a 20-30 m de distância do lençol freático, possuem solos argilosos, mais secos durante a estação seca, com maior conteúdo de nitrogênio e menor conteúdo de fósforo. As áreas baixas nos vales possuem solos arenosos, com baixo teor de nitrogênio e maior teor de fósforo se comparados às áreas altas, são encharcadas durante a estação de chuvas e com o lençol freático sempre próximo da superfície (0-2 m profundidade); áreas intermediárias formam um contínuo entre estes dois extremos (Luizão *et al.*, 2004; Marques *et al*. 2007). Não existe uma variação bem demarcada de luz ao longo do gradiente topográfico, embora as áreas baixas próximas aos cursos d'água tendam a permitir maior entrada de luz (Brandão, 2011). Esta combinação de fatores pode ser à base da diferenciação da composição de espécies ao longo da topografia, se as espécies possuem respostas fisiológicas diferentes à água e nutrientes.

Fine *et al.* (2004) mostraram que a associação de espécies a tipos de solo (relacionados com a topografia) na Amazônia peruana estava relacionada à herbívoria, rejeitando a hipótese de controle ambiental direto das taxas de crescimento como causa da especialização das espécies ao ambiente. Os ambientes examinados, entretanto foram extremos, com teores de nutrientes muito baixos em florestas arenosas em comparação com as florestas argilosas (Ruokolainen e Tuomisto,1998). Portanto, a conservação de nutrientes deve ter um forte papel na regulação da alocação de recursos da planta, e dos padrões de crescimento associados nestes habitas. No entanto, na Amazônia central, a maioria dos solos é de baixa fertilidade, e o maior gradiente associado à topografia é de água. Alguns estudos de fisiologia têm mostrado uma boa correspondência entre a condutância estomática e o potencial da água aos ambientes topográficos de florestas tropicais (Gibbons & Newberry 2002; Baltzer *et al.* 2005).

Baltzer *et al.*(2005) em um experimento de transplante recíproco de espécies de duas áreas, onde os dois principais tipos de solos diferem na disponibilidade de nutrientes assim como de água. Com intuito de analisar adaptações fisiológicas para as diferenças de luz, nutrientes e disponibilidade de água, observou baixa condutância dos estomática em espécies de plantas especialistas de solos derivados de arenito em comparação as espécies de solos aluviais. As espécies arenito especialistas apresentaram, também, alta eficiência no uso da água, a uma dada taxa de assimilação. Assim como elevadas taxas de respiração de escuro (Rd), resultado do fechamento dos estômatos. Também foi mostrado que a distribuição de espécies de árvores no Panamá está associada a resistência à seca (Engelbrecht e Kursar, 2003). Entretanto os mecanismos pelos quais as espécies são filtradas para os ambientes topográficos não são completamente estabelecidos.

Poderia-se esperar que espécies capazes de ter controle estomático seriam melhor adaptadas para viver em ambientes mais secos, contudo essas espécies teriam menor taxa de crescimento, devido à redução na absorção de carbono. E no outro extremo, maior abertura

estomática implica em maior disponibilidade de CO_2 para fotossíntese e possibilidade de maiores taxas de crescimento, com o custo de maior perda de água pela transpiração, o que deveria estar associado a plantas restritas a ambientes com bastante água disponível. Estas relações podem estar relacionadas à associação entre espécies e ambientes topográficos quando os nutrientes não variam muito entre eles, e o gradiente de água no solo é mais extremo.

Afim de, encontrar indícios de que características fisiologicas reflitam a associação de habitats e de espécies foi utilizado um par de espécies de palmeiras de sub-bosque, *A. attaleoides* e *A. microcarpa*; com associações opostas no ambiente topográfico, *A. attaleoides* ocorre nos platôs e vertentes quase não sendo encontrada em áreas mais baixas, enquanto que a *A. microcarpa* é restrita aos baixios e vertentes baixas (Costa *et al.* 2009) , como modelos para entender se a distribuição de plantas pode estar relacionada com as associações ambientais. Sendo a hipótese alternativa: O teor de nitrogênio e fósforo, índice de clorofilas e eficiência no uso de nutrientes assim como as trocas gasosas e as características fotossintéticas são maiores nas plantas localizadas na porção do gradiente topográfico onde cada espécie ocorre com alta frequência e baixo na categoria topográfica onde a espécie ocorre com baixa frequência, refletindo desta forma sua adaptação ao seu ambiente preferencial.

Métodos

A descrição da área de estudo e delineamento amostral foram apresentados na seção geral de métodos.

Área foliar Específica

A área foliar específica foi obtida por meio de média de quatro plantas por espécie. As determinações foram realizadas em folhas maduras, sem aspecto de deficiência nutricional e/ou senescência, sem patologias, herbívora ou presença de outros organismos sobre a lâmina foliar. Para cada indivíduo, coletaram-se quatro pinas de quatro folhas diferentes, das quais se retirou quatro discos de área conhecida, não incluindo nervura central. Os discos foram mantidos em estufa a 70◦C até atingirem peso seco constante. O peso final foi anotado é utilizado na determinação da área foliar específica (AFE).

A fórmula de AFE:

AFE = (quantidade de discos x área individual do disco) / massa seca total dos discos (cm^2g^{-1}).

Abertura de dossel

Para determinação do grau de abertura do dossel e incidência luminosa, foram realizadas fotografias hemisféricas tomadas a partir do centro de todas as plantas. As fotos foram obtidas com o auxílio de uma câmera fotográfica digital NIKON Coolpix 4500, com uma lente olho de peixe (Self Leveling Mount, type SLM2 fabricada por DELTA-T Cambridge). As fotos foram feitas no começo (05h30) ou final (17h) do dia ou em dias

cobertos de nuvens, a câmera foi colocada dentro (no funil central) das palmeiras estudadas, com o auxílio de um tripé, sendo todas realizadas a uma altura de 1,40 m do solo.

Os cálculos de abertura de dossel foram realizados com o programa GLA (Gap Light Analiser). Primeiro selecionou-se manualmente áreas na foto com brilho mais intenso, e diminuiu-se este brilho tornando-as mais escuras, evidenciando, desta forma, as áreas claras. Após este tratamento a foto foi convertida em pixels brancos (áreas abertas) e pixels pretos (áreas cobertas), avaliando-se cada pixel preto em relação a um pixel branco, obtendo-se o contraste que determina a abertura do dossel.

Determinação das concentrações de Nitrogênio e Fósforo foliar

As amostras foram coletadas em abril 2012, em dias sem chuva. Cinco folíolos de cinco folhas diferentes de diferentes posições na raque foram coletados. Somente folhas em bom estado fitossanitário, de cada planta em que foram feitas as medidas de trocas gasosas foliares, foram utilizadas. Após a coleta, as folhas foram processadas no laboratório da Reserva Ducke, desidratadas em estufa a 60 ºC até massa constante. Após atingir massa constante elas foram transportadas ao Laboratório Temático de Solos e Plantas do INPA, onde foram moídas e submetidas à análise química para determinação das concentrações de nutrientes. Para determinação do conteúdo de nitrogênio (N) foliar utilizou-se o método Kjeldahl, o teor de fósforo (P) foi determinado por colorimetria e espectrofotometria segundo Silva (2009).

Eficiência no uso de nutrientes

A estimativa da eficiência no uso dos nutrientes (EUnut) foi feita de acordo com Hirose e Bazzaz (1998):

EUnut = A/teor nutricional

Onde, Nut é o nutriente específico por unidade de área (N, P) e A e a fotossíntese líquida determinada na irradiância de 1000 µmol m^{-2} s^{-1} (A_{max}), transformada em base de massa segundo Santos Júnior *et al*., (2006).

Determinação do índice de conteúdo de clorofilas

A determinação do índice de conteúdo de clorofilas (ICC) foi realizada pelo método óptico, utilizando-se clorofilômetro modelo CCM-200 (Opti-Science), em folhas maduras e em bom estado fitossanitário. Foram realizadas seis leituras, três em cada lado da nervura central da folha, na face adaxial, em três folhas por planta, durante o mês de abril 2012.

Parâmetros das trocas gasosas

A determinação das taxas de fotossíntese líquida (A), respiração no escuro (Rd), transpiração (E) e condutância estomática (gs) foram obtidas por meio de analisador de gás a infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI 6400 xt. Foram utilizadas folhas maduras em bom estado fitossanitário, duas a três folhas por planta, coletadas aleatoriamente entre 8h e 14h, durante as duas campanhas de campo.

Os dados da curva de resposta fotossintética à intensidade luminosa, curva A/RFA (fotossíntese/ radiação fotossinteticamente ativa), foram obtidos para uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) de 0, 25, 50, 75, 100, 200, 500, 1000 µmol m^{-2} $s^{-1,}$ no mês de agosto/setembro 2011 e de 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75,100, 200, 500, 1000 µmol m^{-2} s^{-1}, em abril

2012. Foram acrescentados mais pontos de irradiância na campanha de 2012 para aumentar a sensibilidade das curvas, uma vez que em 2011 confirmou-se que estas plantas são mais responsivas a baixas irradiâncias. A ordem dos níveis de irradiância partia do 250-1000 µmol m^{-2} s^{-1} e de 1000 - 0 µmol m^{-2} s^{-1}.

A curva de resposta à luz foi construída com o Li 6400xt ajustado para trabalhar com fluxo de 500 µmol m^{-2} s^{-1}, concentração de CO_2 (proveniente da mistura de CO_2 de cilindros de gás da própria Li-cor) e do vapor de água dentro da câmara de medição em torno de 380 µmol mol m^{-2} s^{-1} e de 21 mmol mol $^{-1}$, respectivamente, e temperatura do bloco em torno de 31°C. Antes da determinação das curvas as folhas foram submetidas a uma irradiância de adaptação, que dependia do nível de irradiância capturado pelo sensor PAR (do inglês Photosynthetically Active Radiation) externo do LI 6400 xt, por um período de 5 a 10 min.

O modelo de equação usado para ajustar a curva A/RFA para cada planta foi o exponencial (Iqbal *et al.*, 1997):

$$A = (A_{max} + Rd)\,[1- \exp(-\alpha I / (A_{max} + Rd))] - Rd$$

Onde:

A: corresponde a taxa de fotossíntese líquida (µmol m^{-2} s^{-1});

A_{max}: corresponde a taxa fotossintética máxima sob condições de luz saturante (1000 µmol m^{-2} s^{-1}, determinada após várias medidas até o ponto 1500 e 2000 onde se verifica forte queda das taxas fotossintéticas, caracterizando fotoinibição);

($I \rightarrow \infty$) (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1});

Rd: corresponde a respiração no escuro (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1});

α: representa o rendimento quântico aparente (mol CO_2 mol $quanta^{-1}$);

I: representa o nível de irradiância fotossinteticamente ativa (µmol fótons m^{-2} s^{-1}).

Neste trabalho os valores de A_{max} e de α foram estimados por meio do programa Statistica 6.0 versão Windows (StatSoft, Inc., Tulsa, USA). A irradiância de compensação de

luz (Ic; DFFF no qual Pn = 0) foi calculada pela fórmula Ic=Rd/α e a irradiância de saturação de luz (Is; DFFF no qual A_{sat}= 90% A_{max}) foi estimada como:

Is = [(Pnmax + Rd)/- α] ln{-[(0,9Pnmax + Rd)/(Pnmax + Rd)]+1}

A eficiência do uso da água (EUA) e a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) foram calculadas por meio das razões:

EUA (µmol mol ^{1}) = A/E

EIUA (µmol mol ^{1}) = A/gs.

Onde:

Gs = condutância estomática, mol H_2O m $^{-2}$ s $^{-1}$

E = transpiração, mol H_2O m $^{-2}$ s $^{-1}$

Potencial da Água na Folha (Ψ_w)

O potencial da água na folha (Ψ_w) das espécies foi determinado sob condições de campo nos períodos do amanhecer (Ψ_{wam}) entre 05h00min e 06h00min e ao meio dia (Ψ_{wmd}) entre 12h00min e 13h00min, durante as duas campanhas de campo, utilizando-se uma bomba de pressão tipo PMS, Instrument company, Corvallis, Oregon (Scholander *et a.*, 1965). Foi coletado uma parte da raque, de cerca de 1 m da porção terminal para cada medida no período seco (ago/set 2011) e chuvoso (abril 2012). As amostras foram recolhidas no campo, acondicionadas em caixas de isopor com gelo, toda precaução foi tomada para que as folhas fossem bem isoladas e mantidas em bom estado de integridade, transportadas para a base do acampamento onde ocorreu a determinação do potencial da água na folha. Para acondicionar o material vegetal na câmara da bomba de pressão um segundo corte na extremidade final da raque foi feito, aproximadamente 40 min após a coleta.

Resultados

O ambiente de luz ao qual as espécies estão submetidas, medido com fotografias hemisféricas, indica condições bem sombreadas, sempre com menos de 10 % de abertura do dossel. Para a espécie *A. attaleoides* a abertura de dossel não apresentou diferença significativa entre os ambientes topográficos (F = 0,46, P = 0,714). O mesmo ocorreu para a espécie *A. microcarpa* (F = 2,624, P = 0,144) (Figura 1). Os valores médios por espécie foram de 4,68 % em *A. attaleoides* e 4,65 % em *A. microcarpa* (Tabela 1).

A área foliar específica (AFE) diferiu entre as espécies, sendo maior em *A. attaleoides*, média 82 ± 13,26 cm^2g^{-1}, que em *A. microcarpa* 68 ± 9,11 cm^2g^{-1}(F = 3,971; P = 0,081). O teor de nitrogênio (N) foliar médio foi de 11,77 ± 1,18 g kg^{-1} em *A. attaleoides* e 10,48 ± 1,74 g kg^{-1} em *A. microcarpa*. Os valores médios dos teores de fósforo (P) foliar em *A. attaleoides* e *A. microcarpa* ficaram entre 0,59 ± 0,06 e 0,50 ± 0,12 gkg^{-1}, respectivamente. O teor de N foliar não apresentou diferenças significativas entre ambientes topográficos tanto em plantas de *A. attaleoides* (F = 0,615; P = 0,615) quanto em plantas de *A.microcarpa* (F = 0,065; P=0,803). O teor de P foliar não variou significantemente entre ambientes topográficos nem em *A. attaleoides*, F = 1,208; P = 0,339, nem em *A.microcarpa*, F = 0,006; P = 0,938, (Figura 2).

A eficiência no uso do nitrogênio (EUN) foliar em ambas as espécies não apresentou diferenças significativas entre ambientes topográficos (*A. attaleoides* F = 1,302 e P = 0,308; *A. microcarpa* F= 0,014 e P= 0,907). Assim como a eficiência no uso do fósforo (EUP), *A. attaleoides* F= 0,81e P= 0,507; *A. microcarpa* F= 0,553 e P= 0,474, (Tabela 2).

A relação de N e A não foi significativa em plantas da espécie *A. attaleoides* (F= 0,002, P= 0,963, R^2= 0,169, r = -0,0113), nem em plantas da espécie *A. microcarpa* (F= 0,212, P= 0,655, R^2= 0,288, r = -0,144). A relação entre P e A foi significativa em plantas da

espécie *A.microcarpa* (F= 3,514; P= 0,0903; R^2= 0,26; r = 0,509), não sendo significativa na espécie *A.attaleoides* (F= 2, 134; P= 0,162; R^2= 0,143; r= 0,339) (Figura 3).

O índice de conteúdo de clorofila (ICC) na espécie *A. attaleoides* não variou significantemente entre os ambientes topográficos e foram de 71,43 (no platô) a 80,89 (no baixio) . A espécie *A. microcarpa* (F= 0,06; P= 0,813) apresentou o mesmo comportamento que *A. attaleoides* (F= 0,527; P= 0,67), com valores médios em torno de de 80,46 na vertente baixa e 83,55 no baixio (Tabela 3).

Curva da resposta da fotossíntese em função da irradiância

Os maiores valores de A_{max} foram observados na espécie *A. microcarpa*. Os valores médios de A_{max} em *A.microcarpa* foram de 3,65 ± 0,69 µmol m^{-2} s^{-1} e 2,66 ± 1,47 µmol m^{-2} s^{-1} nos períodos de maior e menor precipitação, respectivamente, na espécie *A. attaleoides* no período de maior precipitação foi de 2,86 ± 0,56 µmol m^{-2} s^{-1} e no período de menor precipitação 2,45 ± 0,64 µmol m^{-2} s^{-1} (Figura 4).

Para ambas as espécies, as respostas fotossintéticas de maneira geral diminuíram no período de menor precipitação, as plantas de *A. attaleoides* localizadas nas regiões mais baixas da floresta apresentaram aumento na fotossíntese no período de menor precipitação (Figura 5).

Trocas gasosas e características fotossintéticas

A fotossíntese máxima (A_{max}) não apresentou diferenças significativas entre os ambientes topográficos nas plantas de *A. attaleoides* (F = 0,054; P = 0,983) e nas plantas de *A.microcarpa* (F = 0,059; P = 810). Entre os dois períodos de precipitação não foram encontradas diferenças significativas para a espécie *A. attaleoides*, F = 1,292; P = 0, 264, para a espécie *A.microcarpa* A_{max} foi mais elevada no período de maior precipitação em ambos ambientes topográficos. Entretanto, os desvios são altos (F = 3, 342; P = 0,082) (Figura 6).

A condutância estomática máxima (gs) e a transpiração máxima (E) de *A. attaleoides* não mostraram diferenças entre os ambientes topográficos (gs F = 0,628; P= 0,602; E F= 0,146; P=0,932). As taxas de respiração no escuro (Rd) observadas, para esta espécie, variaram entre 0,15 $\mu molm^{-2}s^{-1}$ (período chuvoso) e 0,44 $\mu molm^{-2}s^{-1}$ (período menos chuvoso) sem diferença significativa entre ambientes, F = 0,471 e P=0,704. Havendo diferenças significativas entre período de alta e baixa precipitação para gs (F = 14,941; P = 0,000492), E (F = 20,665; P = 0, 0000698) e Rd (F = 7,647; P = 0,00924) (Figura 7).

As plantas da espécie *A.microcarpa* revelaram taxas de respiração no escuro (Rd) nos valores de 0,28 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$, em média, na vertente baixa e 0,27 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ no baixio, durante o período de menor precipitação. No período chuvoso de 0,23 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ na vertente baixa; 0,14 $\mu molm^{-2}s^{-1}$ no baixio. O valor médio da condutância estomática (gs) no período de baixa precipitação foi de 0,05 $mol\ m^{-2}s^{-1}$, e no período de alta precipitação foi de 0,09 $molm^{-2}s^{-1}$. A transpiração média variou de 0, 87$molm^{-2}s^{-1}$ no período baixa precipitação e 1, 62 $molm^{-2}s^{-1}$ no período de alta precipitação (Figura 7).

A Rd em *A.microcarpa,* manteve o mesmo comportamento de *A. attaleoides* sem diferenças significativas entre ambientes topográficos (F = 0,389 e P = 0, 540), assim como condutância estomática (F = 0,317, P = 0, 579) e a transpiração (F = 2,527; P = 0,128). Entre os perídos de precipitação o Rd desta espécie não apresentou diferenças significativas (F = 1,640 e P = 0,215), contudo a gs e E apresentaram diferenças significativas, F = 5,818 e P = 0,025, F = 14, 988 e P = 0,001, respectivamente (Figura 7).

Observou-se, para os indivíduos de *A. attaleoides,* valores médios de irradiância de compensação (Ic) entre 3,18 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ e 6,45 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ e a irradiância de saturação (Is) média de 95,29 $\mu molm^{-2}s^{-1}$ e 68,03 $\mu molm^{-2}s^{-1}$, nos períodos de mais chuva e o menos chuvoso, respectivamente. Is não apresentou diferença significativa entre ambientes topográficos (F = 2,677; P = 0,063), tanto no período chuvoso como no seco. Com diferenças

significativas entre os dois períodos (F = 8, 780; P = 0,006) (Tabela 4). Não houve diferenças significativas entre os valores Ic entre os ambientes topográficos (F = 0,043; P = 0,987) nem entre períodos de precipitação (F = 3,146; P = 0,085). O rendimento quântico aparente (α) médio foi de 0,06 $\mu molm^{-2}s^{-1}$ (período de maior precipitação) e 0,07 $\mu molm^{-2}s^{-1}$ (período de menor precipitação), sem diferenças significativas para ambientes topográficos (F = 1,705; P = 0,186) e para regime chuvoso (F = 1,566; P = 0,220) (Tabela 4).

Os valores de α em plantas de *A. microcarpa* não variaram entre períodos de precipitação (F= 3,680; P = 0,071) e tão pouco entre os ambientes topográficos (F = 0,453; P = 0,509), assim como em *A. attaleoides.* O valor médio de α em *A. microcarpa* foi de 0,06 - 0,07 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ nos períodos de baixa e alta precipitação, respectivamente. Os valores de Ic mais elevado foram encontrados em plantas de *A. microcarpa* das partes mais altas durante o período de menor precipitação, o valor médio deste período foi de 6, 56 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$. No período de alta precipitação o valor médio da espécie foi de 2, 76 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$. O valor mais baixo de Ic de ambas as espécies foi 1,99 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$, observado no baixio em *A. microcarpa*, o Ic também não diferiu significantemente entre os ambientes topográficos (F = 1,693; P = 0,208) nem entre períodos de precipitação (F = 2,463; P = 0,132). Os valores de Is médios foram de 150 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$, período alta precipitação, e 106,98 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$, período baixa precipitação foram mais elevado em plantas de *A. microcarpa.* Não houve diferenças significativas entre os períodos de precipitação, F = 2,025; P = 0,170, nem entre ambientes topográficos, F = 2, 054; P = 0,167 (Tabela 4).

O valor médio de EUA e EIUA em *A. attaleiodes* foram de 2,81 $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ e de 54,63 $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$, respectivamente, no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação os valores médios foram de 3,34 $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ (EUA) e 63,89 $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ (EIUA). O EUA não mostrou diferenças significativas entre ambientes topográficos (F = 0,134; P= 0,938), foi encontrada diferença significativa entre os períodos de precipitação (F =

18,512; P = 0, 0001), principalmente nos baixios. Foi obsevado o mesmo comportamento no EIUA sem diferenças significativas entre os ambientes topográficos, F = 0,887; P = 0,459, diferença significativa entre os dois períodos de precipitação, F = 13,052; P = 0,001 (Figura 8). A EUA e EIUA em *A.microcarpa* assemelharam-se ao observado em *A. attaleoides*, não apresentando diferenças entre os ambientes topográficos, F = 2, 186; P = 0,154 e F = 1,268 e P = 0,273, respectivamente, com diferenças significativas entre períodos de precipitação visível nos baixios F = 18,420; P = 0,0003, para EUA e F = 8, 642 e P = 0,0081 para EIUA. Os valores médios de EUA foram de 2,62 mmol $m^{-2}s^{-1}$ (período de alta precipitação) e 4,01 mmol $m^{-2}s^{-1}$ (período de baixa precipitação). Em EIUA os valores médios foram de 50, 98 mmol $m^{-2}s^{-1}$, baixa precipitação, e 73, 49 mmol $m^{-2}s^{-1}$ durante alta precipitação (Figura 8).

Com relação ao status hídrico das espécies, aqui representado pelo potencial de água na folha (Ψ), observou-se que o potencial médio da água na folha em *A. attaleoides*, no período do amanhecer (Ψ_{am}), foi de -0,26 MPa, no período mais chuvoso, e -0, 29 MPa no período menos chuvoso. Sem diferenças estatísticas nem entre ambientes topográficos (F = 1, 657 e P = 0, 199) e nem entre períodos de precipitação (F = 0,010 e P = 0, 920). Ao meio-dia os valores de potencial da água na folha (Ψ_{md}) descerem para valores médios de -1,69 MPa, período alta precipitação, e -1,21 MPa, período de baixa precipitação (Tabela 5). Assim como os valores de Ψ_{am} os valores de Ψ_{md} não mostraram diferenças significativas nem entre ambientes topográficos (F = 1,657 e P = 0,199) nem entre períodos de precipitação (F = 0, 010 e P = 0,922). Nas plantas da espécie *A.microcarpa* o Ψ_w variou de -0,10 MPa, ao amanhecer, a -1,48 MPa, ao meio dia, no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação o potencial médio foi de -0,20 MPa (Ψ_{am}) e -1,60 (Ψ_{md}) (Tabela 5).Os valores encontrados de Ψ_{am} não apresentaram diferenças significativas entre os dois ambientes topográficos (F = 0,191; P = 0,668) tão pouco entre períodos de precipitação (F = 0,768; P =

0,393), os valores de Ψ_{md} também não apresentaram diferenças significativas entre os ambientes topográficos(F = 0,131; P = 0,722) e entre períodos de precipitação (F= 0,566 ; P= 0,462).

Discussão

Geralmente plantas com altos valores de AFE, como o ocorrido com a espécie *A. attaleoides* são caracterizadas por altas concentrações de N. A área foliar específica está correlacionada com um amplo espectro de outras características, como a fotossíntese e as concentrações foliares de nutrientes (Reich at al. 1999, Wright et al. 2004) assim como a relação com o ambiente luminoso (Terashima *et al*., 2001). Já as espécies com baixos valores de AFE, como em *A. microcarpa*, geralmente apresentam altos valores de matéria seca, alta concentração de parede celular e compostos secundários (Coley *et al.* 1985; Choong *et al.*, 1992; Lambers e Poorter, 1992). Este resultado pode ser reflexo das diferentes estratégias de uso de recursos em diferentes partes do gradiente topográfico. A disponibilidade de recursos hídricos tem sido considerada de grande importância para explicar a diversidade funcional de plantas (Romero-Saltos *et al*, 2005; Ewe *et al.* 2007; Greaver e Sternberg, 2010). Barij *et al.*(2007), mostra que a diferença na disponibilidade de água em diferentes partes do gradiente topográfico pode afetar características como a densidade de madeira, condutividade dos vasos e eficiência no transporte de água, causando ainda, diferenças no fluxo da seiva e área foliar específica (Scholz *et al.* 2008), onde plantas intolerantes ao alagamento, quando ocorrem em ambientes com tendência ao encharcamento, apresentam baixo acumulação de biomassa (Child *et al.* 2010).

O estado nutricional das plantas influencia a fotossíntese e o desenvolvimento da planta de muitas maneiras, em nível fotossintético alguns nutrientes são requeridos para formação de cloroplastos, outros para síntese de proteínas ou pigmentos cloroplastídicos (Wykoff *et al.* 1998). O nitrogênio, por exemplo, contribui de forma significativa para a assimilação de carbono. Neste trabalho a ausência de diferenças significativas de teores de N foliar nos ambientes vai contra os resultados observados por Luizão *et al.* (2004), que além de

mostrar que áreas mais altas da floresta (platôs) apresentam maiores teores de N foliar e no solo, mostra também a íntima relação entre topografia, nutrientes no solo e foliares.

Apesar da reconhecida disponibilidade de P no solo, dos baixios, resultado de elevadas concentrações de nutrientes nas camadas superficiais que permitem o acúmulo de material orgânico e transporte de ácidos orgânicos (Marques *et al*., 2007; Souza, 2009) não houve diferenças significativas do P em nível foliar, contrario ao esperado, principalmente em plantas de *A.microcarpa* que ocorrem em áreas mais baixas da floresta. A eficiência no uso do P também não mostrou padrão significativo e ambas as espécies confirmando que estas plantas utilizam o P similarmente entre os ambientes topográficos, não explicando possível associação entre habitats em plantas. O P é reconhecido como sendo um nutriente limitante para o crescimento e desenvolvimento da planta em ambientes tropicais (Chambers e Silver, 2004; Lewis *et al*., 2004; Lloyd e Farquar, 2008), tanto que existe relação direta entre as taxas fotossintéticas e teores de fósforo, como o observado neste em plantas de *A.microcarpa*.

A ausência de diferenças significativas entre os ambientes topográficos no que concerne os nutrientes e a utilização destes (EUN e EUP) corrobora o fato que as duas espécies, estudadas, não apresentam especificidade aos habitats que ocupam. A relação N:P é utilizada como indicadora da limitação de um desses nutrientes pelas plantas, valores de N:P> 14 indicam maior limitação por fósforo (Koerselman e Meuleman, 1996). Neste estudo a concentração de P pode ser indicada como fator mais limitante para o desenvolvimento das duas espécies estudadas, ao longo do gradiente topográfico.

O índice de clorofila foi muito maior que o observado por Santos (2009) para *Euterpe edulis* Martius que variou entre 25 e 45. Os valores de ICC encontrados tanto para *A. attaleoides* quanto para *A. microcarpa* estiveram mais próximos dos obtidos para espécies arbóreas do sub-bosque estudadas por Nina Junior (2009). Resultados estes de acordo com a premissa de que plantas de espécies tropicais em áreas sombreadas apresentam maiores teores

de clorofilas totais, isto porque em ambientes de baixa irradiância a taxa de degradação das clorofilas é menor (Wettstein *et al*. 1995; Gonçalves *et al.* 2001; Nakazono *et al.*, 2001). Em relação ao comportamento nos diferentes ambientes topográficos o ICC constitui mais um fator que revela provável indiferença destas plantas quanto ao ambiente topográfico.

As curvas de resposta à intensidade luminosa das espécies estudadas foram semelhantes às encontradas para outras espécies de sub-bosque (Krall e Pearcy, 1993; Cavalcante, 2007). Os valores de fotossíntese máxima observados são típicos de espécies naturais de ambientes de baixa luz e foram observados por Eschenbach *et al*. (1998) e Rijkers *et al.* (2000) em espécies da Guiana Francesa; e por Santiago e Wright (2007), que estudaram 12 espécies pertencentes a diferentes famílias comuns nos sub-bosques de florestas tropicais. São também próximos ao encontrado na literatura para outras palmeiras como em plantas de *Mauritia vinifera* Mart., por Calbo e Moraes (1997); por Santos (2009) que trabalhou com a palmeira *Euterpe edulis Martius* (palmito-juçara) e Nascimento (2009). As curvas de resposta fotossintética à luz revelam que a espécie *A. microcarpa*, que é restrita a áreas mais baixas da floresta, apresenta melhor desempenho fotossintético que *A. attaleoides*, que apresenta uma distribuição mais abrangente ao longo da topografia.

No período de menor precipitação, a tendência de A_{max} ser mais elevada nas áreas mais baixas da floresta pode indicar uma possível limitação por água nas áreas mais altas. Mesmo que em florestas tropicais úmidas se considere que não há um estresse hídrico significativo, Engelbrecht e Kursar,(2003) discutem que é possível para plantas de florestas tropicais passarem em algum momento de sua vida por um período de estresse hídrico o que requer ajustamentos ao regime chuvoso. Estes autores mostraram que plantas sob estresse hídrico apresentaram diferentes estratégias fotossintéticas, e que estas estratégias podem determinar a associação de plantas com topografia. Os solos argilosos da região mais alta, da área onde foi realizada a pesquisa, propiciam maior retenção de água nos seus capilares.

Contudo, a força necessária para extraí-la também é maior. Palmeiras tem raízes curtas (Ramos *et al* . 2009), portanto longe do lençol freático, após exaurirem a água disponível nas camadas superficiais, estas plantas, localizadas na região mais alta, não tem a opção de usar água da camada de solo úmida acima do lençol freático para se reidratarem. Plantas desenvolvidas em solos de textura mais arenosa, como ao qual ocorre na região mais baixa da floresta, não necessitam de potencial hídrico muito baixo para extrair a reserva de água disponível no solo. Pois solos arenosos podem propiciar maior condutividade devido à água ser retida com menor força em seus capilares de maiores dimensões (Hacke *et al.* 2000*).* Entretanto não foram observadas diferenças entre os ambientes topográficos nem para a gs nem para o potencial da água na folha, o que exclui a possibilidade de ter a taxa fotossintética limitada pela água nas plantas do platô durante o período de baixa precipitação. Os valores de A_{max} encontrados para as plantas de *A. attaleoides* localizadas nos baixios durante o período de alta precipitação pode indicar que esta espécie não encontra condições edáficas apropriadas para seu metabolismo em um gradiente crescente de umidade. O que poderia justificar a diminuição do número de indivíduos desta espécie nas áreas mais baixas da floresta uma vez que o sucesso do crescimento das espécies vegetais, assim como sua competitividade, resistência à herbívora e/ou patógenos e produção de sementes dependem da fisiologia de cada espécie (MacGraw, 1987; Jackson *et al*., 1994; Burton e Bazzaz, 1995; van Der Kooji e de Kok, 1996).

Tendo em vista esta observação nas plantas do baixio, durante período alta precipitação, não seria falso de pensar que as plantas de *A. attaleoides* sejam eliminadas por competição quando são jovens nas áreas mais baixas, por isso baixa densidade destas plantas nos baixios. Segundo dados de Freitas *et al.* (2012), a espécie *A. attaleoides* mesmo quando presente, não frutifica nas partes baixas do relevo, levando a acreditar que baixo desempenho

fisiológico deve limitar os recursos alocados para reprodução, então estas plantas não contribuem com novos indivíduos para a população.

Comparando-se as duas espécies, *A. microcarpa* mostra valores de A_{max} mais elevados que *A. attaleoides*, tanto no período de menor precipitação quanto no de maior precipitação. Esta taxa de fotossíntese nas plantas de *A. microcarpa* pode ser resultado da maior disponibilidade hídrica no ambiente em que a espécie ocorre. Por outro lado, foi observado por Araújo *et al.*, (2008) que nas áreas mais baixas da floresta, durante certas horas do dia, especialmente pela manhã, ocorre uma maior concentração de CO_2. Este estoque de CO_2 na atmosfera poderia, também, favorecer as taxas fotossintéticas das plantas de *A. microcarpa* que ocupam as áreas mais baixas da floresta.

A regulação da condutância estomática ao vapor de água (*gs)* é um poderoso mecanismo fisiológico que as plantas vasculares possuem para o controle da perda da água, pela transpiração. A ausência de diferenças significativas nas taxas de *gs* e de E ao longo do gradiente topográfico tanto em *A. microcarpa* quanto em *A.attaleoides*, descarta a possibilidade de uma relação de associação de habitats influenciada pela disponibilidade de água, que é um fator relacionado à topografia. Entretanto a diferença significativa entre os dois períodos de precipitação revelam que ambas as espécies exercem controle estomático uma vez que, no período de alta precipitação a gs e E foram maiores que no período de baixa precipitação. O que corrobora esta constatação, pelo menos para plantas da espécie *A. microcarpa*, são as taxas A_{max} observadas, que não diferenciaram entre categorias topográficas, mas que apresentaram valores mais elevados no período de alta precipitação em relação ao período de baixa precipitação.

As taxas de A_{max} entre os dois períodos de precipitação não se comportaram conforme as taxas de gs e de E, que foram maiores no período de alta precipitação. Levando a inferir que existem fatores bioquímicos afetando as taxas fotossintéticas, ou uma limitação por luz

que tende a ser maior no período de alta precipitação devido a maior nebulosidade. Em ambientes de sombra, como o sub-bosque, estrato florestal onde as duas espécies estudadas ocorrem, a fotossíntese requer uma maximização da quantidade de luz absorvida, juntamente com pequenas taxas de perda de carbono através da respiração de escuro e, ou fotorrespiração (Zhang *et al.* 2003*).* Assim, as folhas de sombra aperfeiçoam a absorção de luz em condições de baixa intensidade de radiação luminosa e alcançam bem mais rapidamente a Ic e a Is (Givinish, 1988; Luttige, 1997; Larcher, 2000; Pearcy, 2000). Os valores de Rd de *A. attaleiodes* e *A. microcarpa* foram baixos e próximos ao encontrados para outras espécies, que habitam o mesmo estrato florestal e outras palmeiras (Nascimento, 2009; Santos, 2009). Rd é um processo de manutenção necessário para a sobrevivência, mas também significa perda de CO_2, baixos valores de Rd são pré-requisitos para o bom desempenho fotossintético de plantas de ambientes sombreados, como o sub-bosque de florestas tropicais, pois, a luz é um fator limitante do ganho de carbono e do crescimento no sub-bosque e o custo do crescimento das plantas é geralmente menor neste ambiente. Assim, o aparato fotossintético de espécies em ambientes de baixa RFA reflete a pressão da seleção para maximizar a absorção de luz, enquanto minimiza o custo respiratório associado com a alta capacidade fotossintética (Chazdon *et al.* 1996). Por outro lado, tais características também podem interagir desfavoravelmente aumentando ainda mais a susceptibilidade das plantas a um evento de estresse luminoso (Schiefthaler *et al.* 1999; Guo *et al.* 2006).

Fisiologicamente, baixos valores de Ic devem permitir a obtenção de um balanço positivo de carbono sob RFA extremamente baixas, evento este, provavelmente, associado a menores valores da taxa respiratória na ausência de luz (Rd), conjunto de fatores observados em ambas as espécies estudas. Os baixos valores de Ic observados permitem o sucesso destas plantas nos ambientes de sub-bosque, onde vivem, uma vez que nestes ambientes as folhas devem ser capazes de capturar a luz disponível e convertê-la em energia química com a mais

alta eficiência possível (Straussdebenedetti e Bazzaz, 1996; Feng *et al.* 2004). Nascimento (2009) encontrou valores em *A. fulnifera* variando de 5,1 a 17,6 μmol fótons m^{-2} s^{-1}, em todos os tratamentos de sombra. Estes valores são próximos aos encontrados aqui. Os valores de Is encontrados neste trabalho são mais baixos que de outras palmeiras, normalmente os valores de irradiância nos quais ocorre a Is, em plantas de ambientes mais sombreados, são mais baixos. No geral, o crescimento de plantas em baixas irradiância acarreta reduções em A_{max}, Is, Rd e na Ic (Straussdebenedetti e Bazzaz, 1996). Os valores médios estimados de Is para *A. funifera*, por Nascimento (2009) foram de 373, 280, 205, 141 e 130 μmol m^{-2} s^{-1}, em um experimento de sombreamento decrescente, com atenuação da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de 63% a 9%. Santos (2009) encontrou Is variando de 109 a 135 μmol m^{-2} $s^{-1,}$ em ambiente de floresta, no sub-bosque. Os baixos valores, aqui observados, podem estar relacionados a um menor índice de iluminação, visto que as plantas de *A. microcarpa e attaleoides* possuem altura menor que as demais espécies dos trabalhos supracitados e, também, por não estarem em casa de vegetação.

Os valores de eficiência quântica aparente (α) observados se aproximam dos valores *Psychotria marginata, P. limonensis e P. acuminata* (espécies de sub-bosque) que foram da ordem de 0,057, 0,048 e 0,055, respectivamente (Valladares *et al*., 1997) e estão entorno de 52% abaixo de valor máximo teórico, da ordem 0,125 μmol CO2 m^{-2} s^{-1} (Singsaas *et al.*, 2001; Skillman, 2008). Baixos valores de α estão associados a fatores ambientais desfavoráveis e a processos fisiológicos que alteram a redução do carbono e contribuiriam para altos valores de Ic, o que não foi observado aqui, isto porquê, os valores de Rd não foram altos. Observação válida para ambas as espécies em ambos os períodos de precipitação.

Os valores de EIUA são bem menores que os de E. *fulnivera* (Nascimento 2009), onde A/gs variaram na ordem de 113 a 194 μmol mol $^{-1}$, em tratamentos de sombra. Os valores de EUA e de EIUA mais elevados no período de baixa precipitação poderia ser

entendido como um possível estresse hídrico. Mas não existiram diferenças significativas entre o potencial de água na folha entre os períodos de precipitação. A diminuição do potencial de água na folha em função do aumento da evaporação atmosférica, durante o dia, indica que as duas espécies são anisoídricas (Bonal e Guhl, 2001).

Conclusão

A porcentagem de abertura de dossel não mostrou diferenças nem entre espécies nem entre ambientes topográficos, levando a crer que o sucesso destas plantas não é determinado pelo ambiente luminoso, nesta escala. As plantas estudadas apresentaram limitação do P pelas plantas estudadas. Quando observada a curva de fotossíntese em resposta a luz a espécie *A. microcarpa* mostrou valores de curvas mais elevados que *A. attaleoides* nos dois períodos do ano. Adicionalmente a variação diurna do potencial hídrico e mais importante que a variação entre os períodos de chuva e entre ambientes topográficos.

As espécies apresentam características típicas de plantas de sub-bosque, a forma como tais características se combinam é fundamental para a adaptação de tais espécies ao ambiente que habitam. Em nenhuma das duas espécies as combinações dos parâmetros analisados justificam afirmar que fatores ligados à topografia poderiam determinar a associação de habitats e das espécies, em questão. Sendo necessários mais estudos ao longo do tempo para confirmar algumas das tendências observadas.

Referências Bibliográficas

Araújo, A.C.; kruijt, B.; Nobre, A.D.; Dolman, A.J.; Waterloo, M.J.; Moors, E.J.; Souza, J.S. 2008. Nocturnal accumulation of CO_2 underneath a tropical forest canopy along a topographical gradient. *Ecological Applications.* In press

Baltzer, J.L.; Thomas, S.C.; Nilus, R.; Burslem, D.F.R.P. 2005. Edaphic specialization in tropical trees: physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. *Ecology*; 86(11): 3063–3077.

Barij, N.; Stokes, A.; Bogaard,T.; Van Beek, R. 2007. Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relations? *Tree Phyology*.27:757-764.

Bonal, D.; Guehl, J.M. 2001. Contrasting patterns of leave water potential and gas exchange responses to drought in seedling of tropical rainforest species. *Functional Ecology*.15:490-496.

Brandão, D.O. 2011. *Comparação entre métodos de amostragem de luz e o efeito dos fatores bióticos e abióticos sobre sua disponibilidade emu ma floresta tropical na Amazônia Central*.Dissertação de mestrado- INPA. Manaus. 46pp.

Burton, P.J.; Bazzaz, F.A.1995. Ecophysiological responses of tree seedling invading different patches of old-field vegetation. . *J. Ecol.* 83:99-112.

Calbo,M.E.R.; Moraes,J.A.P.V.2000. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea*(açaí). *Revista brasileira de Botânica.* São Paulo. 23(3):225-230.

Cavalcante, G.P. 2007. *Resposta fotossintéticas de espécies arbóreas de sub-bosque em floresta primária da Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado-INPA. Manaus.44pp.

Chambers, J.Q.; Silver, W.L. 2004. Some aspects of ecophysiological and biogeochemical responses of tropical forest to atmospheric change. *Phil. Trans. R.Soc.*359:463-476.

Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the gênesis of the soil mantle of the region of Manaus, central Amazônia, Brazil.*Experientia*. 43: 234-241.

Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee,D.W.;Fetcher,N.; 1996 Photosynthetic responses of tropical forest plants to constrasting light environments. *In*; Mulkey,S.S; Chazdon, R.L. Smith, A.P.(eds)*Tropical Forest Plant ecophysiology*. Chapman and Hall, New York. 555pp.

Child, M.F.; Milton,S.J.;Dean,R.W.J.; Lipsey,M.K.; Puttick,J.; Hempson, T.N.; Mann, G.K.; Babiker,H.;Chaudrey,J.;Humphrey,G.Joseph,G.;Okes,N.C.;Potts,R.,Wistebaar,T.2010. Tree-gass coesxistence in a flood-disturbed, semi-arid savanna system. *Landsc.Ecol.*25:315-326.

Choong, M.F.; Lucas,P.W.; Pereira, B.; Tan, H.T.W.; Turner,I.M. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*. 121:597-610.

Coley, P.D. Bryant, J.P.; Chapin,F.S. 1985. Resource availability and plant herbivore defence. *Science.*230:895-899.

Costa,F.R.C; Magnusson, W.E.; Luizão,R.C. 2005. Mesoscale distribuition patterns of Amazônia understorey herd in relation to topography ., soil abd watersheds.*Journal of Ecology*.93:863-878.

Costa, F.R.C.; Guillaumet, J.L.; Lima, A.P.; Perreira, O.S.2009. Gradients within gradients:The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazônia forest. *Journal of Vegeteation Science*. 69:78.

Engelbrecht, B.M.J.; Kursar. T.A. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*. 136:383-393.

Eschenbach, C.; Glauner, R.; Kleine, M.; Kappen, L. 1998. Photosynthesis rates of selected tree species in lowland dipterocarp rainforest of Sabah. Malaysia. *Trees.*12:356-365.

Ewe, S.M.L.; Sternberg, L.S.L.; Childersm, D.L. 2007. Seasonal plant water uptake patterns in the saline southeast Everglades ecotone. *Oecologia.*152:607-616.

Feng, Y.L.; Cao,K.F.; Zhang, J.L. 2004. Photosynthetic characteristics, dark respiration and leaf mass per unit in seedling of four tropical tree species grown under three irradiances. *Photsynthetica.* 42(3):431-437.

Fine, P.V.A.; Mesones, I.; Coley, P. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees 403 in Amazonian forests. *Science*. 305:663–665.

Freitas, C.G;Costa,F.R.C.C.; Svenning,JC; Balslev,H.2012. Topographic separation of two sympatric palms in the central Amazon does dispersal play a role? *Acta Oecologica*. 39 (2012) 128-135.

Gibbons, J.M.; Newbery, D.M.. 2002. Drought avoidance and the effect of local topography 416 on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. *Plant Ecol*. 164:1–18.

Givinish, T.J.1988. Adaptations to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*.15:63-92.

Gonçalves, J.F,C.; Marenco, R.A.; Vieira, G. 2001. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two environments. *Brazilia Journal of Plant Physiology*.13(2):149-157.

Greaver,T.; Stemberg,L.S.L. 2010. Decreased precipitation exacerbates the effects of sea level on coastal dunes ecosystems. *Glob. Change Bio*.16: 1860-1869.

Guillaumet, J.; Kahn, F. 1982. Structure et dynamisme de la forêt.*Acta Amazonica*. 12(3):61-77.

Guo, X.R.; Cao,K.F.; Xu, Z.F.2006. Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest Garcinia species after simulated gap formation. *Photosynthetica*. 44:193-201.

Hacke, U.G.; Sperry, J.S.; Pitterman, J. 2000. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basicand Applied Ecology*. 1: 31–41.

Hirose, Y.; Bazzaz,F.A. 1998.Trade-off between light and nitrogen use efficiency in canopy photosynthesis.*Annals of Botany*. 82:195-202.

Iqbal, R.M.; Rao, A.ur-R.; Rasul, E.; Wahid,A. 1997. Mathematical Models and Response Functions in Photosynthesis: An Exponential Model. *In*: *Handbook of Photsynthesis.* New York. 803-810.

Jackson, R.B.; Sala, O.E; Field, C.B.; Mooney, H.A. 1994. Carbon dioxide alters water use, carbon gain, and yield for the dominant species in a natural grassland.*Oecologia*. 98:257-262.

Koerselman W., Meuleman, A. F. M. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrients limitation. *Journal of Applied Ecology*. 33: 1441-1450.

Krall, J.P.; Pearcy, R.W.1993. Concurrent measurements of oxygen and carbon dioxide exchange during lightflecks in Maise (*Zea mays1.).Plant Physiol*. 103: 823-828.

Lambers,H.; Pooter,H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research.* 23: 187-261.

Larcher,W.2000. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos: RIMA. 531p.

Lewis, S.L.; Phillips, O.L.; Baker,T.R.; Lloyd, J.; Ma;hi,Y.; Almeida,S.; Higuchi,N.; Laurance, W.F.; Neill, D.A.; Silva, J.N.M.; Terborgh,J.; Lezana,A.T.; Martinez, R.V.; Brown, S.; Chave, J.; Kuebler, C.; Vargas, P.N.; Vinveti, B. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics evidence from 50 long-term plots. *Phil. Trans. R. Soc.* 359:421-436.

Lloyd, J; Farquhar, G.D. 2008. Effects of rising temperature and CO_2 on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical of the Royal Society.* 363:1811-1817.

Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S.; Kruijts, B. 2004. Variation of carbon and nytrogen cycling processes along a tropographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10: 592:600.

Luttige, U. 1997**.** *Physiological ecology of tropical plants*. Berlin: Springer. 384p.

MacGraw, J.B. 1987. Experiemental ecology of *Dryas octopetalaI* ecotypes. V. Field photosynthesis of reciprocal transplants. *Holarct Ecol*. 10: 308-311.

Marques, J.D.O.M.; Luizão, F.J.; Luizão, R.C.C.: Souza, A. 2007. *Variação do carbono organic em relação aos atributos físicos e químicos do solo ao longo de uma topossequência na Amazônia Central.* Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil. Caxambu-Mg.

Nascimento, J.L.2009. *Crescimento e assimilação de carbon em plantas jovens de Attalea funifera Mart. Submetidas ao sombreamento e ao estresse hidrico*. Universidade Estadual de Santa Cruz. Bahia. 110pp.

Nina Junior, A.R. 2009. *Características fotossintéticas, nutricionais e hídricas de espécies arbóreas em diferentes estratos florestais de uma floresta primária do alto Rio Negro*. Disseração de Mestrado-INPA. Manaus. 101pp.

Pearcy, R.W.2000. Aclimation sun and shade. *In:* Raghavendra, A.S. (Ed)*Photosyntesis: a comprehensive treatise.*Cambridge: Cambridge university Press. 250-263.

Ramos, A.;Folegatti, M.V.; Bovi, M.L.A.; Diotto, A.V. 2009. Distribuição espacial do sistema radicular da pupunheira em função de lâminas de irrigação. *Irriga*, 14:431–440.

Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose,J.M.; Gresham,C.; Volin,J.C.; Bowman,W.D. 1999. Generality of leaf traits relationships; a test across six biomes. *Ecology*. 80:1955-1969.

Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA-DFID, Manaus, Brasil, 816 p.

Rijkers, T.; de Vries,P.J.; Pons,T.L.; Bongers, F. 2000. Photsynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species: comparing understorey and gap habitats in a French Guiana rain forest.*Oecologia*. 125:331-340.

Romero-Saltos,H.; Stemberg,L.S.L.; Moerreira, M.Z.; Nepstead, D. 2005. Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *Am. J. Bot.*92(3): 443-455.

Ruokolainen, K.; Tuomisto,H. 1998. Vegetacion natural de la zona de Iquitos. *In*: Kalliola, R e Flores, S. *(Eds) Geioecologia y desarrollo Amazonico: studio integrado en la zona de Iquitos.* Peru. Univ. of Tukuru Press. Tukuru, Filandia. 253-365pp.

Santiago,L.S.; Wright, S.J.2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in realtion to growth form. *Functional Ecology*. 21: 19–27.

Santos,M.L.S.2009. *Estabelecimento e crescimento de mudas de Euterpe edulis em tres ambientes florestais.*Universidade Estatual de Santa Cruz. Bahia.62pp.

Santos Junior, U.M.; Gonçalves, J.F.C.De.; Feldpausch, T.R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Managemment.*226:299-309.

Schiefthaler,U.; Russel.A.W; Bolhar-Nordenkampf,H.R. Critichley,C. 1999. Photoregulation and photodamage in *Scheflera arboricola* Ileaves adapted to different light environments. *Australian Journal of Plant Physiology.*26:485-494.

Scholander, P.F.; Bradstreet,E. D.; Hemmingsen, E.A.; Hammel, H.T. 1965. Negative. hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*. 148(3668): 339-346.

Scholz,F.G.; Bucci,S.J.; Goldstein,G.; Meinzer, F.C. Franco,A.C.; Salazar,A. 2008. Plant and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. *Braz. J. Plant. Phys.* 20:217-232.

Skillman, J.B.2008. Quantum yeld variation across the three pathways of photosynthesis: no yet of the dark. *Journal of Experimental Botany.*59(7): 1647-1661.

Silva, F.C. 1999(ed.). *Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes*. EMBRAPA, Brasília, Drasil, pp.172-223.

Singsaas, E. L.; Ort, D.R; DeLucia, E.H. 2001. Variation in measured values of phosynthetic quantum yeld in ecophysiological studies. *Oecologia*. 128: 15-23.

Svenning, J.C; Balslev, H. 1998. The palm flora of the Maquipucuna montane forest reserve. *Ecuador Principes.*42:218-226.

Strauss-Debenetti,S.; Bazzaz, F.A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. *In:*Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. *Tropical forest plant ecophysiology.*(Eds) Chapmam Hall, New York. 162-186pp.

Svenning, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and 522 diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Bot. Rev*. 66:1–53.

Souza, L.A. 2009. *Influência do microclima de uma floresta primária de baixio e platô sobre a temperatura e trocas gasosa foliares de duas espécies arbóreas na Amazônia Central* . Dissertação de Mestrado-INPA. Manaus. 104pp.

Terashima,I.; Miyazawa,S.I.; Hanba, Y.T. 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves?- Consideraation based on analyses of CO_2 diffusion in the leaf. *Journal of plant research.* 144:93-105.

Tomasella, J.; Hodnett, M.; Cuartas, L.; Nobre, A.; Waterloon, M.; Oliveira, S. 2007. The water balance of an Amazonian micro-cacthment: the effect of interannual variability of rainfall on hydrological behaviour. Submetido: *Journal of Hydroloical Processes*.22:2133-2147.

Valladares,F.; Allen,M.T.; Pearcy, R.W. 1997.Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient.*Oecologia*.111;505-514.

van DerKooij, T. deKok, L.J. 1996. Impact of elevated CO_2 on growth and development of *Arabidopsis thaliana*. *L. Phyton*. 36:173-184.

Wettstein,D.; Gough,S.; Kannangara, C.G. 1995. Chlorophyll Biosynthesis. *The plant Cell.*7:1039-1057.

Write,I.J.; Reich,P.B.; Westoby,M.; David, D.A. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*.428:821-827.

Wykoff, D.D.; Davies, J.P.: Melis, A; Grossman, A.R. 1998. The regulation of photosynthetic electron transport nutrient deprivation in *Chlamydomanas reinhardtii. Plant Physiology*, 117: 129-139.

Zhang,S.;Ma.k.;Chen,L. 2003. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. *Env. Exp. Botany*.49:121-133.

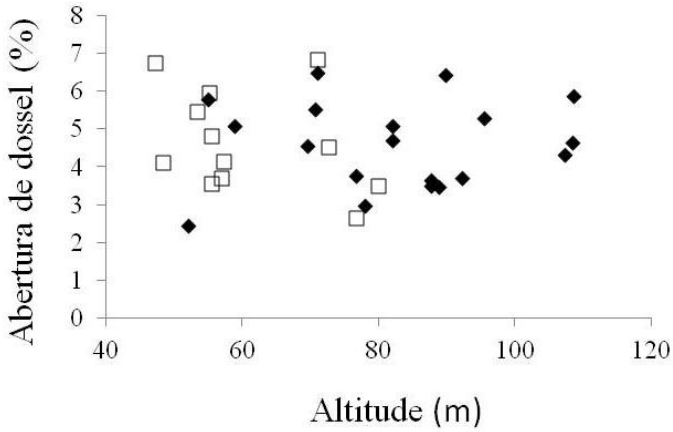

Figura 1: Abertura de dossel de *A. attaleoides* (♦) e *A.microcarpa* (□).

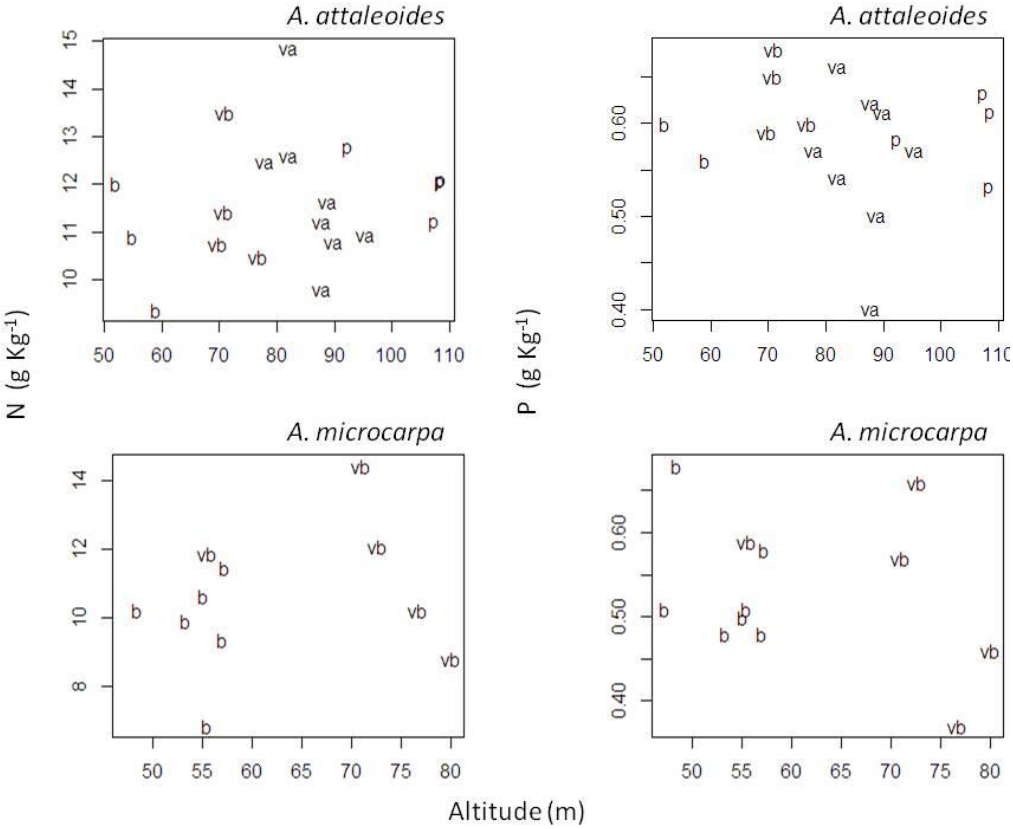

Figura 2: Teores de nitrogênio (N) e fósforo (P) foliares em *A. attaleoides* e *A. microcarpa* em relação à altitude, p = platô, va=vertente alta, vb=vertente baixa, b= baixio.

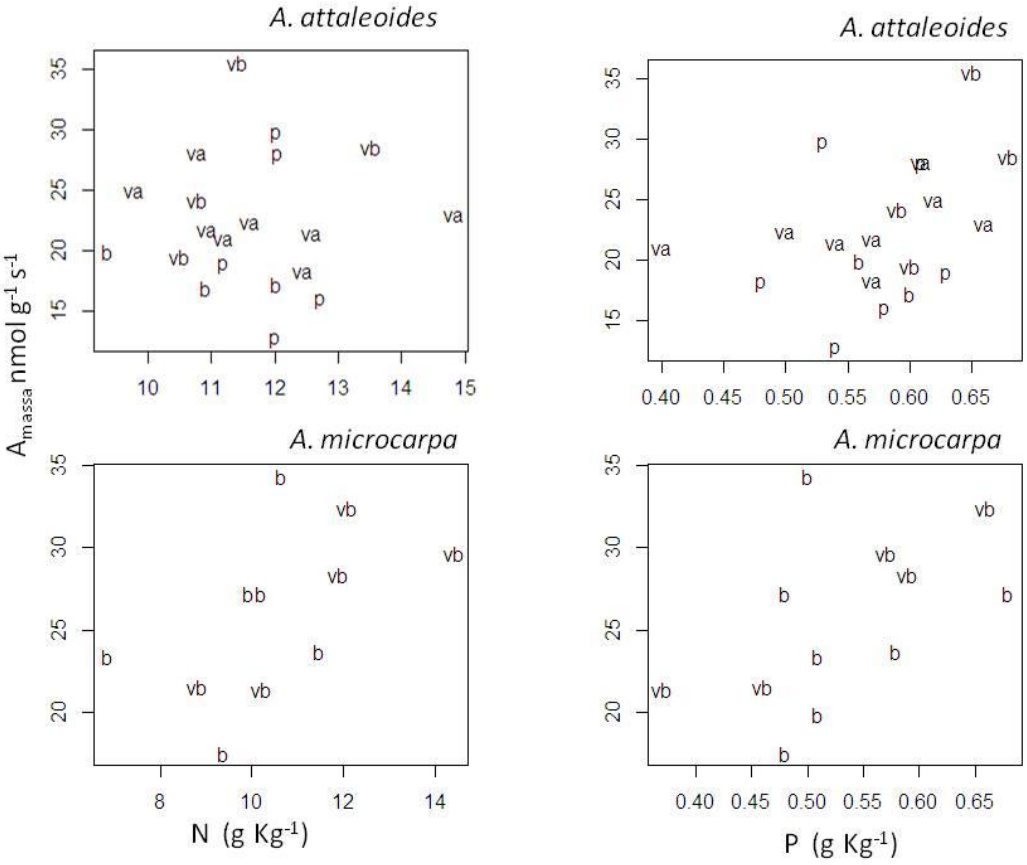

Figura 3: Relação entre fotossíntese (A) nitrogenio (N) e fósforo (P) em *A.attaleoides e A. microcarpa*, nos quatro ambientes topográficos. P = platô, va=vertente alta, vb=vertente baixa, b=baixio.

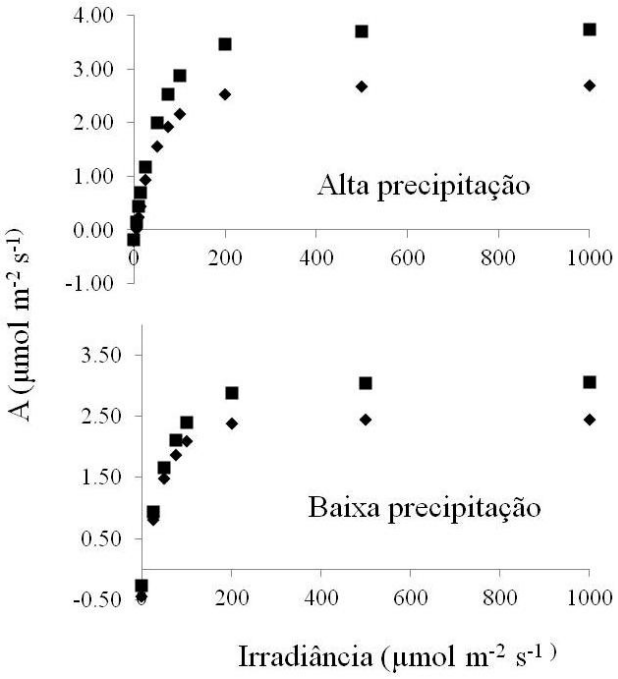

Figura 4: Curva resposta da fotossíntese ajustada em função do aumento da irradiância em *Attalea attaleoides* (♦) e *Attalea microcarpa* (■), em dois períodos de precipitação.

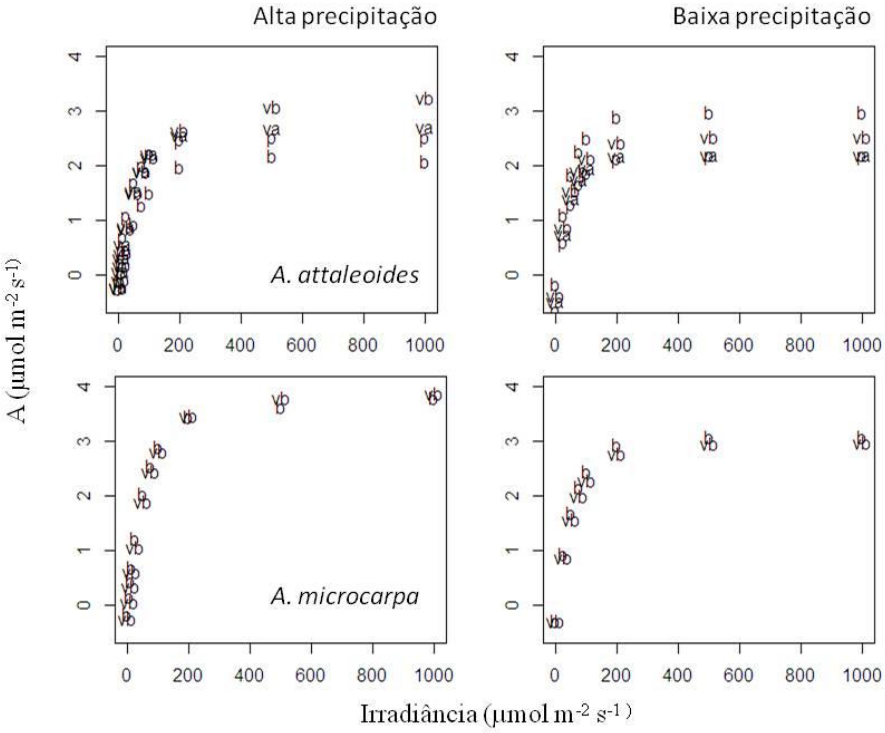

Figura 5: Curva média de resposta da fotossíntese ajustada ao aumento da irradiância de duas espécies de palmeiras de sub-bosque em diferentes ambientes topográficos: (p) platô, (va) vertente alta, (vb) vertente baixa, (b) baixio; em dois períodos de precipitação.

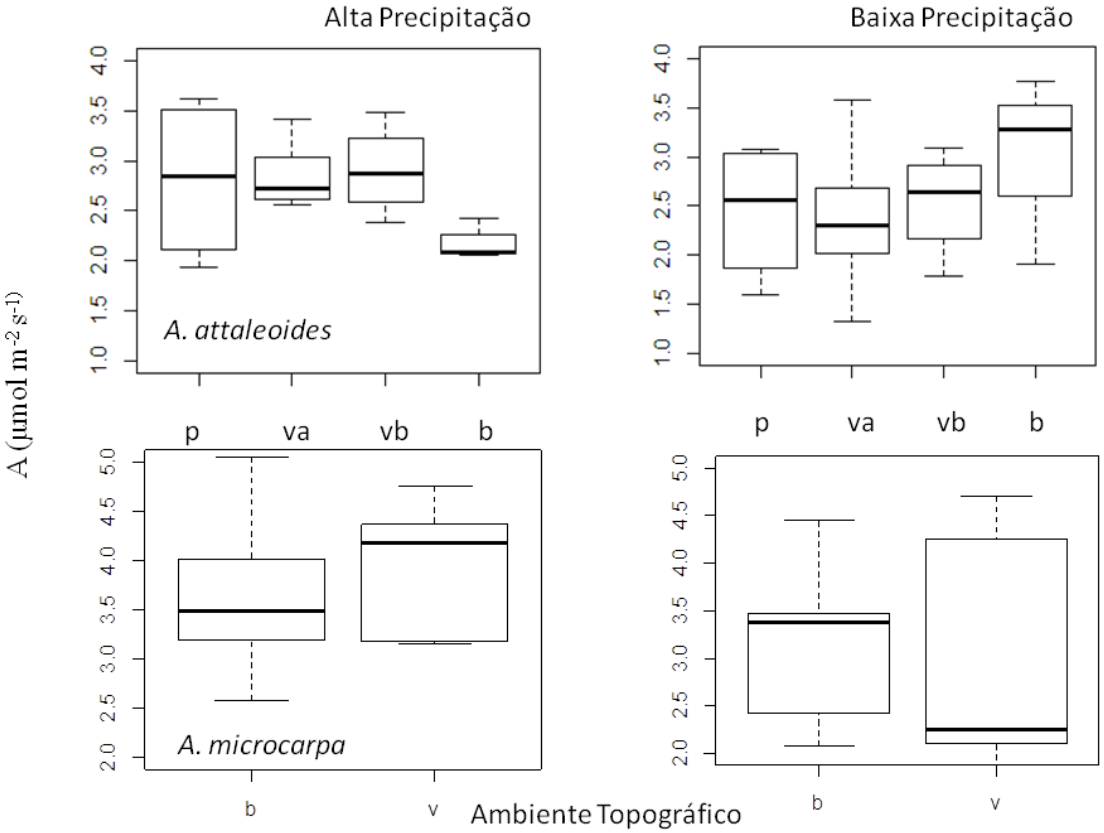

Figura 6: Taxa de assimilação líquida máxima de CO_2 sob luz saturante (A_{max}) em *A. attaleoides* e em *A.microcarpa* nos dois períodos de precipitação e em diferentes ambientes topográficos: platô (p); vertente alta (va); vertente baixa (vb); baixio (b). Linha central do Box-plot representa à média, linha tracejada inferior valor atípico mínimo, linha tracejada superior valor atípico máximo.

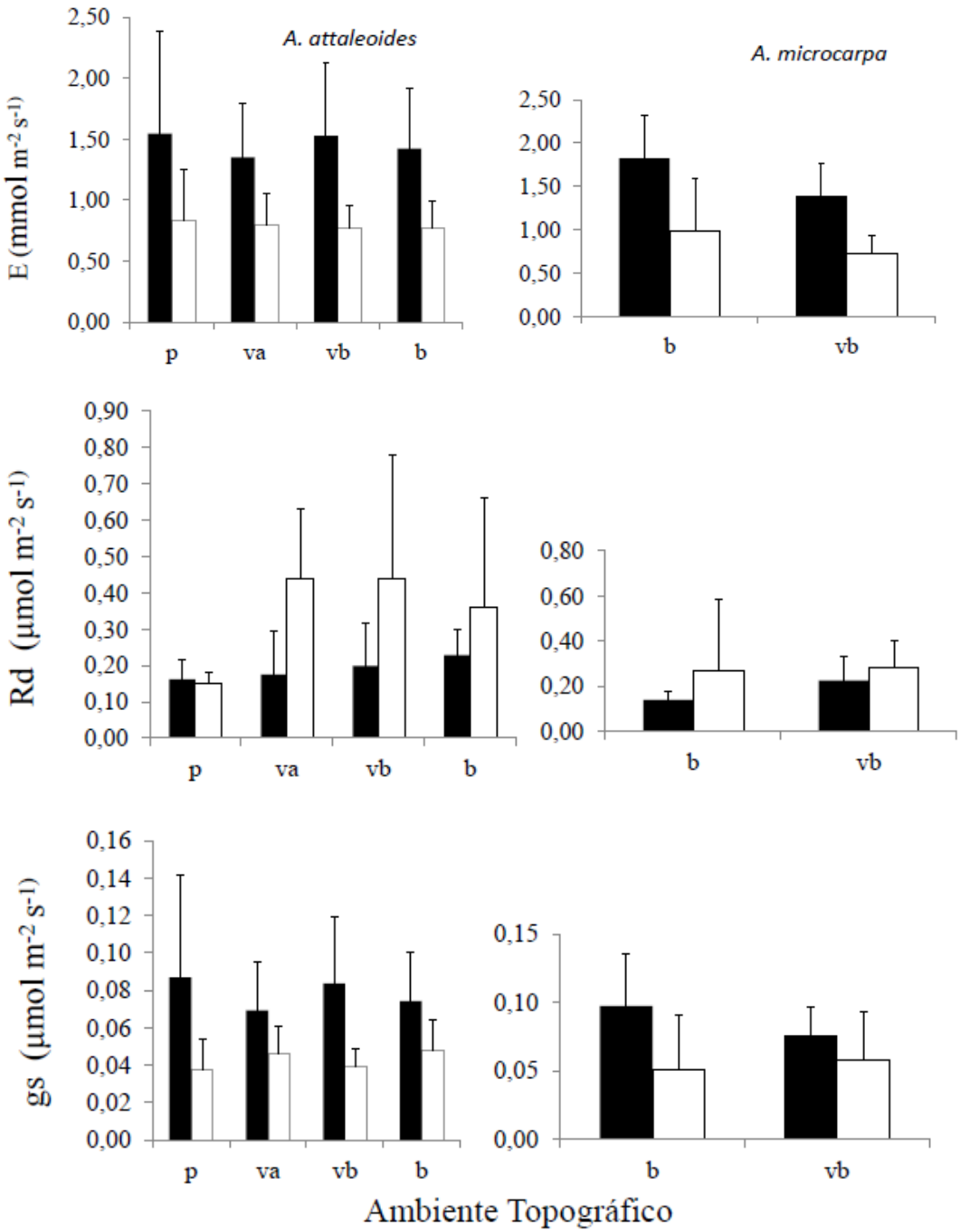

Figura 7: Parâmetros estimados derivados das curvas de saturação de luz Taxa respiratória na ausência de luz (*Rd*). E transpiração, condutância estomática (gs), em plantas de *A. attaleoides* e *A. microcarpa* nos períodos de alta precipitação (■) e baixa precipitação (□), em diferentes ambientes topográficos: platô (p); vertente alta (va); vertente baixa (vb); baixio (b).

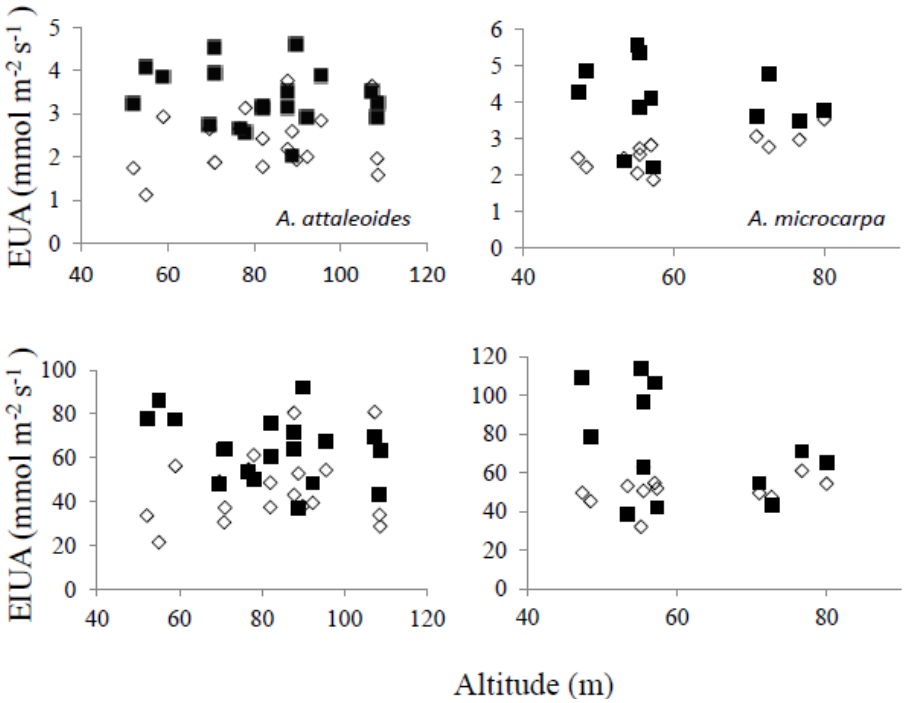

Figura 8: Eficiência no uso da água (EUA) e Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) em *A. attaleoides* e *A. microcarpa* em dois períodos distintos de precipitação (alta precipitação =◊; baixa precipitação = ■).

Tabela 1: Abertura de dossel em *A. attaleoides* e *A. microcarpa*

Espécie	Ambiente Topográfico	Abertura de dossel (%)
A. attaleoides	Platô (N=6)	4,94 ± 0,86a
	Vertente alta (N=8)	4,39 ± 1,18a
	Vertente baixa (N=4)	5,08 ± 1,18a
	Baixio (N=3)	4,44 ± 1,77a
	Média (N=21)	**4,68 ± 1,13a**
A. microcarpa	Vertente baixa (N=5)	3,87 ± 1,11a
	Baixio (N=7)	5,00 ± 0,58a
	Média (N= 12)	**4,66 ± 1,09a**

Médias (± desvios padrão); seguidos pelas mesmas letras entre ambientes topográficos e entre períodos de precipitação não houve diferença a $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey.

Tabela 2: Eficiência no uso de nitrogênio (EUN) e eficiência no uso do fósforo (EUP) em plantas de *A. attaleoides* e *A. microcarpa* nos quatro ambientes topográficos, médias seguidas do desvio padrão.

Espécie	Ambiente Topográfico	Parâmetros EUN (mmol $mol^{-1}s^{-1}$)	EUP (mmol $mol^{-1}s^{-1}$)
A. attaleoides	platô (N=6)	26,96 ± 7,99a	1228,63 ± 420,37a
	vertente alta (N=8)	27,32 ± 5,93a	1262,7 ± 205,74a
	vertente baixa (N=4)	32,73 ± 7,68a	1320,61 ± 283,15a
	baixio (N=3)	23,83 ± 5,21a	861,66 ± 262,49a
	Média (N=21)	29,00 ± 6,70a	1270,64 ± 303,09a
A. microcarpa	vertente baixa (N=5)	32,72 ± 3,65a	1571,50 ± 126,76a
	baixio (N=7)	33,44 ± 12,93a	1446,25 ± 356,77a
	Média (N=12)	33,14 ± 9,81a	1498,44 ± 281,84a

Médias (± desvios padrão); seguidos pelas mesmas letras entre ambientes topográficos e entre períodos de precipitação não houve diferença a $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey.

Tabela 3: Índice de clorofila em *A. attaleoides* e *A. microcarpa* nos diferentes ambientes topográficos.

Espécie	Ambiente Topográfico	ICC		
A. attaleoides	platô (N=6)	71,43	±	13,08a
	vertente alta (N= 8)	70,05	±	13,95a
	vertente baixa (N= 4)	71,11	±	11,02a
	baixio (N= 3)	80,89	±	13,05a
A. microcarpa	vertente baixa (N= 5)	80,46	±	17,90a
	baixio (N=7)	83,55	±	18,40a

Médias (± desvios padrão); seguidos pelas mesmas letras entre ambientes topográficos e entre períodos de precipitação não houve diferença a $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey.

Tabela 4: Rendimento quântico aparente (α), Irradiância de compensação (Ic), Irradiância de saturação (Is) em indivíduos de *A. attaleoides* e *A. microcarpa* em dois períodos distintos de precipitação.

Espécie	Variáveis	Ambiente Topográfico	Período maior precipitação				Período menor precipitação			
			média		sd		média		sd	
A. attaleoides	α ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	Platô (N=6)	0,07	±	0,01a		0,07	±	0,01a	
		Vertente alta (N=8)	0,07	±	0,01a		0,07	±	0,01a	
		Vertente baixa (N=4)	0,06	±	0,03a		0,07	±	0,01a	
		Baixio (N=3)	0,04	±	0,01a		0,07	±	0,01a	
		Média (N=21)	0,06	±	0,02a		0,07	±	0,01a	
	Ic ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	Platô (N=6)	2,46	±	0,66a		6,76	±	2,93a	
		Vertente alta (N=8)	2,81	±	1,55a		6,61	±	5,09a	
		Vertente baixa (N=4)	4,28	±	2,55a		5,98	±	5,25a	
		Baixio (N=3)	6,7	±	2,62a		2,3	±	0,28a	
		Média (N=21)	3,18	±	1,59a		6,45	±	4,43a	
	Is ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	Platô (N=6)	96,79	±	25,73a		67,15	±	32,43b	
		Vertente alta (N=8)	95,84	±	27,55a		64,56	±	41,18b	
		Vertente baixa (N=4)	93,23	±	35,94a		72,38	±	11,30b	
		Baixio (N=3)	139,03	±	11,48a		98,35	±	37,35b	
		Média (N=21)	95,29	±	29,74a		68,03	±	28,30b	
A. microcarpa	α ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	Vertente baixa (N=5)	0,07	±	0,01a		0,07	±	0,01a	
		Baixio (N=7)	0,07	±	0,01a		0,06	±	0,00a	
		Média (N=12)	0,07	±	0,01a		0,06	±	0,01a	
	Ic ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	Vertente baixa (N=5)	3,83	±	2,07a		6,56	±	5,73a	
		Baixio (N=7)	1,99	±	0,53a		4,26	±	4,91a	
		Média (N=12)	2,76	±	1,61a		5,22	±	5,15a	
	Is ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	Vertente baixa (N=5)	192,32	±	147,33a		115,91	±	49,62a	
		Baixio (N=7)	119,76	±	37,61a		100,6	±	27,32a	
		Média (N=12)	150	±	100,30a		106,98	±	36,94a	

Médias (± desvios padrão); seguidos pelas mesmas letras entre ambientes topográficos e entre períodos de precipitação não houve diferença a $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey.

Tabela 5: Potencial de água na folha em dois períodos do dia (Ψ_{am}= amanhecer; Ψ_{md}= meio-dia, MPa) em *A. attaleoides* e *A. microcarpa*, em dois períodos de precipitação nos quatro ambientes topográficos.

Espécie	Precipitação	Ambiente Topográfico	Período do dia					
			Ψam			Ψmd		
			média		sd	média		sd
A. attaleoides	Alta	Platô (N=6)	-0,39	±	0,29a	-1,69	±	0,33a
		Vertente alta (N=8)	-0,24	±	0,16a	-2,23	±	1,02a
		Vertente baixa (N=4)	-0,16	±	0,12a	-1,15	±	1,04a
		Baixio (N=3)	-0,44	±	0,06a	-1,95	±	0,13a
		Média (N=21)	**-0,26**	**±**	**0,19a**	**-1,69**	**±**	**0,80a**
	Baixa	Platô (N=6)	-0,32	±	0,17a	-1,33	±	1,27a
		Vertente alta (N=8)	-0,23	±	0,07a	-1,32	±	0,72a
		Vertente baixa (N=4)	-0,32	±	0,25a	-0,99	±	1,00a
		Baixio (N=3)	-0,28	±	0,04a	-1,15	±	0,92a
		Média (N=21)	**-0,29**	**±**	**0,16a**	**-1,21**	**±**	**1,00a**
A. microcarpa	Alto	Vertente baixa (N= 5)	-0,1	±	0,05a	-1,08	±	0,66a
		Baixio (N=7)	-0,24	±	0,14a	-1,48	±	0,33a
		Média (N=12)	-0,2	±	0,14a	-1,36	±	0,45a
	Baixa	Vertente baixa (N= 5)	-0,27	±	0,22a	-1,6	±	1,35a
		Baixio (N=7)	-0,23	±	0,13a	-1,6	±	0,67a
		Média (N=12)	-0,25	±	0,16a	-1,6	±	0,97a

Médias (± desvios padrão); seguidos pelas mesmas letras entre ambientes topográficos e entre períodos de precipitação não houve diferença a $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey.

3 CONCLUSÃO GERAL

O resultado do conjunto de dados coletados não mostrou influência dos fatores que variam segundo a topografia que possam determinar a distribuição e a abundância das espécies *Attalea microcarpa* Spruce e *Attalea attaleoides* Mart.. Apesar das espécies apresentarem características típicas de plantas de sub-bosque não foi possível determinar comportamentos ecofisiológicos que confiram vantagens adaptativas de acordo com o ambiente topográfico onde se encontram. Algumas das tendências observadas necessitam de mais estudos ao longo do tempo para serem confirmadas.

4 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andersen, K.M.; Turner, B.L; Dalling, J.W. (2010) Soil-based habitat partitioning in 458 understorey palms in lower montane tropical forests. *Journal of Biogeography*.37: 278–459.

Araújo, A.C.; kruijt, B.; Nobre, A.D.; Dolman, A.J.; Waterloo, M.J.; Moors, E.J.; Souza, J.S. 2008. Nocturnal accumulation of CO_2 underneath a tropical forest canopy along a topographical gradient. *Ecological Applications.* In press

Baltzer, J.L.; Thomas, S.C.; Nilus, R.; Burslem, D.F.R.P. 2005. Edaphic specialization in tropical trees: physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. *Ecology*; 86(11): 3063–3077.

Barij, N.; Stokes, A.; Bogaard,T.; Van Beek, R. 2007. Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relations? *Tree Phyology*.27:757-764.

Bjorkman, O.; Powles, S.B. 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta*, 161:490-504.

Bjorholm, S.; Svenning, J.C.; Skov, F; Balslev, H. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5): 423–429.

Bjorholm, S.; Svenning, J.C.; Baker, W.J.; Skov, F.; Balslev, H. 2006. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(1): 113–125.

Bonal, D.; Guehl, J.M. 2001. Contrasting patterns of leave water potential and gas exchange responses to drought in seedling of tropical rainforest species. *Functional Ecology*.15:490-496.

Bondar, G.1964. *Palmeiras do Brasil*. Instituto de Botânica, São Paulo, São Paolo. N.2 .554pp.

Boyer, J.S; Wong, S.C; Farquhar, G.D. 1977. CO_2 and water vapor exchange across leaf cuticle (epidermis) at various water potentials. *Plant Physiology*, 114: 185-191.

Brandão, D.O. 2011. *Comparação entre métodos de amostragem de luz e o efeito dos fatores bióticos e abióticos sobre sua disponibilidade emu ma floresta tropical na Amazônia Central*.Dissertação de mestrado- INPA. Manaus. 46pp.

Brum,H.D.2011.*Distribuição especial de três species de palmeiras dogênero Oenocarpus 471 ao longo de um gradient edafo-topográfico na Amazônia central.* Tese de doutorado, São Paulo,472.

Buckley, T.N.; Farquar, G.D.; Mott, K.A. 1999. Carbon-water balance and patchy stomatal condutance. *Oecologia*, 118:132-143.

Burton, P.J.; Bazzaz, F.A.1995. Ecophysiological responses of tree seedling invading different patches of old-field vegetation. . *J. Ecol.* 83:99-112.

Calbo,M.E.R.; Moraes,J.A.P.V.2000. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea*(açaí). *Revista brasileira de Botânica.* São Paulo. 23(3):225-230.

Castilho, C.V.; Magnusson, W.; Araújo, R.N; Luizão, R.C.; Luizão, F.J.; Lima, A.P.; Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: effects of soil and topography .*Forest Ecology and Management*. 234: 85-96.

Cavalcante, G.P. 2007. *Resposta fotossintéticas de espécies arbóreas de sub-bosque em floresta primária da Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado-INPA. Manaus.44pp.

Chambers, J.Q.; Silver, W.L. 2004. Some aspects of ecophysiological and biogeochemical responses of tropical forest to atmospheric change. *Phil. Trans. R.Soc.*359:463-476.

Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the gênesis of the soil mantle of the region of Manaus, central Amazônia, Brazil.*Experientia*. 43: 234-241.

Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee,D.W.;Fetcher,N.; 1996 Photosynthetic responses of tropical forest plants to constrasting light environments. *In*; Mulkey,S.S; Chazdon, R.L.

Smith, A.P.(eds)*Tropical Forest Plant ecophysiology*. Chapman and Hall, New York. 555pp.

Child, M.F.; Milton,S.J.;Dean,R.W.J.; Lipsey,M.K.; Puttick,J.; Hempson, T.N.; Mann, G.K.; Babiker,H.;Chaudrey,J.;Humphrey,G.Joseph,G.;Okes,N.C.;Potts,R.,Wistebaar,T.2010.Tree-gass coesxistence in a flood-disturbed, semi-arid savanna system. *Landsc.Ecol.*25:315-326.

Choong, M.F.; Lucas,P.W.; Pereira, B.; Tan, H.T.W.; Turner,I.M. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*. 121:597-610.

Coley, P.D. Bryant, J.P.; Chapin,F.S. 1985. Resource availability and plant herbivore defence. *Science.*230:895-899.

Costa,F.R.C; Magnusson, W.E.; Luizão,R.C. 2005. Mesoscale distribuition patterns of Amazônia understorey herd in relation to topography ., soil abd watersheds.*Journal of Ecology*.93:863-878.

Costa, F.R.C.; Guillaumet, J.L.; Lima, A.P.; Perreira, O.S.2009. Gradients within gradients:The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazônia forest. *Journal of Vegeteation Science*. 69:78.

Couvereur,T.L.P.; Foresrt, F.; Baker, W.J. 2011.Origin and global diversification 452 patterns of tropical rain forest: inferences from a complete genus-level phylogeny of 453 palms. BMC biology.9:44.

Dalling, J.W.; Lovelock, C.E.; Hubbell, S.P. 1999. Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer tree species to simulated forest gap environments. *J. Trop. Ecol.*, 15:827-839.

Daws, M.I.; Mullins, C.E.; Burslem, D.F.R.P.; Paton, S.R.; Dalling,J.W..2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil*,238;79-90.

Davies, W.J.; Mansfield, T.A.; Hethering, A.M. 1990. Sensing of soil water status and the regulation of growth and development. *Plant, Cell and Environment*, 13:709-719.

Dewar, R. C.; Medlyn, B. E.; Mcmurtrie, R. E. 1998. A mechanistic analysis of light and carbon use efficiences. *Plant, Cell and Environment*, 21: 573-588.

Drucker, D.P., Costa, F.R.C. e Magnusson, W.E. 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology* 24: 65-74. doi:10.1017/S0266467407004701

Eckstein, K.; Robinson, J.C. 1996. Physiological responses of banana (*Musa* AAA; Cavendish sub-group) in the subtropies. VI. Seasonal responses of leaf gas exchange to short-term water stress. *Journal of Horticultural Science*, 71: 679-692.

Engelbrecht, B.M.J.; Kursar. T.A. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*. 136:383-393.

Eschenbach, C.; Glauner, R.; Kleine, M.; Kappen, L. 1998. Photosynthesis rates of selected tree species in lowland dipterocarp rainforest of Sabah. Malaysia. *Trees.*12:356-365.

Ewe, S.M.L.; Sternberg, L.S.L.; Childersm, D.L. 2007. Seasonal plant water uptake patterns in the saline southeast Everglades ecotone. *Oecologia.*152:607-616.

Feng, Y.L.; Cao,K.F.; Zhang, J.L. 2004. Photosynthetic characteristics, dark respiration and leaf mass per unit in seedling of four tropical tree species grown under three irradiances. *Photsynthetica.* 42(3):431-437.

Fine, P.V.A.; Mesones, I.; Coley, P. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees 403 in Amazonian forests. *Science*. 305:663–665.

Freitas, C.G;Costa,F.R.C.C.; Svenning,JC; Balslev,H.2012. Topographic separation of two sympatric palms in the central Amazon does dispersal play a role? *Acta Oecologica*. 39 (2012) 128-135.

Galetti, M.; Aleixo, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology*. 35:286-293.

Gibbons, J.M.; Newbery, D.M.. 2002. Drought avoidance and the effect of local topography 416 on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. *Plant Ecol*. 164:1–18.

Givinish, T.J.1988. Adaptations to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*.15:63-92.

Gonçalves, J.F,C.; Marenco, R.A.; Vieira, G. 2001. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two environments. *Brazilia Journal of Plant Physiology*.13(2):149-157.

Greaver,T.; Stemberg,L.S.L. 2010. Decreased precipitation exacerbates the effects of sea level on coastal dunes ecosystems. *Glob. Change Bio*.16: 1860-1869.

Guillaumet, J.; Kahn, F. 1982. Structure et dynamisme de la forêt.*Acta Amazonica*. 12(3):61-77.

Guo, X.R.; Cao,K.F.; Xu, Z.F.2006. Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest Garcinia species after simulated gap formation. *Photosynthetica*. 44:193-201.

Hacke, U.G.; Sperry, J.S.; Pitterman, J. 2000. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basicand Applied Ecology*. 1: 31–41.

Henderson, A.; Galeano, G.; Bernal, R.1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 352 pp.

Henderson, A.; Fischer, B.; Scariot, A.; Pacheco, M. A. W.; Pardini, R. 2000. Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. *Brittonia* v. 52, 149-159pp.

Henderson,A. 2002.Evolution and ecology of palms.*The New York Botanical Garden.*545 Press, New York.

Hérault, B. 2007. Reconciling niche and neutrality through the emergent group approach. *Perspectives and Systematics.* 9:71-78.

Hirose, Y.; Bazzaz,F.A. 1998.Trade-off between light and nitrogen use efficiency in canopy photosynthesis.*Annals of Botany*. 82:195-202.

Hodnett, M.G.; Vendrame, I.; Marques Filho, A.O.; Oyama, M.D.; Tomasella, J., 1997. *Soil water storage and groundwater behavior in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia: I. comparisons between plateau, slope and valley floor.* Hydrol. Earth Syst. Sc 1, 265-277.

Hubbell, S.P.2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press.

Iqbal, R.M.; Rao, A.ur-R.; Rasul, E.; Wahid,A. 1997. Mathematical Models and Response Functions in Photosynthesis: An Exponential Model. *In*: *Handbook of Photsynthesis.* New York. 803-810.

Jackson, R.B.; Sala, O.E; Field, C.B.; Mooney, H.A. 1994. Carbon dioxide alters water use, carbon gain, and yield for the dominant species in a natural grassland.*Oecologia*. 98:257-262.

Kahn, F.;Castro, A. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia. Biotropica. 17: 210-216.

Kinupp, V.F.; Magnusson, W.E. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal Tropical Ecology* 21: 363-374. doi:10.1017/S0266467405002440.

Koerselman W., Meuleman, A. F. M. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrients limitation. *Journal of Applied Ecology*. 33: 1441-1450.

Kraft,J.B.; Valencia, R.; Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in a Amazonian forest. *Science*. 322: 580-582.

Krall, J.P.; Pearcy, R.W.1993. Concurrent measurements of oxygen and carbon dioxide exchange during lightflecks in Maise (*Zea mays1.).Plant Physiol*. 103: 823-828.

Kristiansen, T.; Svenning, J.C.; Pedersen, D.; Eiserhardt, W.L.; Grández, C.; Balslev, H. 2011. Local and regional palm (Arecaceae) species richness patterns and their cross-566 scale determinants in the western Amazon. *Journal of Ecology*, (in press). 567 doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01834.x.

Kumar, A.; Turner, N. C.; Singh, D. P.; Singh, P.; Barr, M. 1999. Diurnal and seasonal patterns of water potential, photosynthesis, evapotranspiration and water use efficiency of clusterbean. *Photosynthetica*, 37: 601-607.

Lambers,H.; Pooter,H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research.* 23: 187-261.

Larcher,W.2000. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos: RIMA. 531p.

Lee, D. W.; Baskaran, K.; Mansor, M.; Mohamad, H.; Yap, S. K. 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology*, 77: 568-580.

Leopoldo, P.R.; Franken, W.; Salati, E.;Ribeiro, M.N.1987. Towards a water – balance in the Central Amazonian Region. *Experientia*,43:222-233.

Lewis, S.L.; Phillips, O.L.; Baker,T.R.; Lloyd, J.; Ma;hi,Y.; Almeida,S.; Higuchi,N.; Laurance, W.F.; Neill, D.A.; Silva, J.N.M.; Terborgh,J.; Lezana,A.T.; Martinez, R.V.; Brown, S.; Chave, J.; Kuebler, C.; Vargas, P.N.; Vinveti, B. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics evidence from 50 long-term plots. *Phil. Trans. R. Soc.* 359:421-436.

Lieberman, M.; Lieberman, D.; Hartshorn, G.S.; Peralta, R.1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*. 73:505-516.

Lorenzi, H.; Souza, H. M.; Medeiros-Costa, J. T.; Cerqueira, L. S. C.; Ferreira, E. 2004.*Palmeiras Brasileiras e Exóticas Cultivadas*. São Paulo, Editora Plantarum Ltda, 432pp.

Lloyd, J; Farquhar, G.D. 2008. Effects of rising temperature and CO_2 on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical of the Royal Society.* 363:1811-1817.

Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S.; Kruijts, B. 2004. Variation of carbon and nytrogen cycling processes along a tropographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10: 592:600.

Luttige, U. 1997**.** *Physiological ecology of tropical plants*. Berlin: Springer. 384p.

MacGraw, J.B. 1987. Experiemental ecology of *Dryas octopetalaI* ecotypes. V. Field photosynthesis of reciprocal transplants. *Holarct Ecol*. 10: 308-311.

Malhi, Y., A. D. Nobre, J. Grace, B. Kruijt, M. G. P. Pereira, A. Culf, and S. Scott 1998, Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest, J. Geophys. Res., 103(D24), 31,593– 31,612.

Marenco, R.A.; Siebke, K.; Farquhar, G.D.; Ball, M..C. 2006. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. *Functional Plant Biology*, 33: 1103-1113.

Marques, J.D.O.M.; Luizão, F.J.; Luizão, R.C.C.: Souza, A. 2007. *Variação do carbono organic em relação aos atributos físicos e químicos do solo ao longo de uma topossequência na Amazônia Central.* Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil. Caxambu-Mg.

Mendes, K.R.; Marenco, R.A. 2010. Leaf traits and gas exchange in saplings of native tree species in the Central Amazon. *Sci Agric***,** 67: 624-632.

Mulkey, S.S.; Write,S.J. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. *In*: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L; Smith, L.P. *Tropical Forest Plant ecophysiology.* New York. Chapman and Hall. 187-216pp.

Nakazono, E.M. 2001. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* em diferentes regimes de luz. *Revta brasil. Bot.*24(2):173-179.

Nascimento, J.L.2009. *Crescimento e assimilação de carbon em plantas jovens de Attalea funifera Mart. Submetidas ao sombreamento e ao estresse hidrico*. Universidade Estadual de Santa Cruz. Bahia. 110pp.

Negrão, M.O. 1999. *Estrutura genética de população naturasi de Syagrus romanzoffiana (Arecaceae) do continente (Serra do Mar, S.P) e da Ilha dos Alcatrazes.* Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, São Paolo. 78pp.

Niklas,K.J.;Cobb,E.D;Niinemets,U.;Reich,P.B.;SellinA.;Shipley,B.;Wrught,I.J.2007. Diminishing returns in the scalin of functional leaf traits across and within species groups. *PNAS*.104:8891-8896.

Nina Junior, A.R. 2009. *Características fotossintéticas, nutricionais e hídricas de espécies arbóreas em diferentes estratos florestais de uma floresta primária do alto Rio Negro*. Disseração de Mestrado-INPA. Manaus. 101pp.

Pearcy, R.W.2000. Aclimation sun and shade. *In:* Raghavendra, A.S. (Ed)*Photosyntesis: a comprehensive treatise.*Cambridge: Cambridge university Press. 250-263.

Ramos, A.;Folegatti, M.V.; Bovi, M.L.A.; Diotto, A.V. 2009. Distribuição espacial do sistema radicular da pupunheira em função de lâminas de irrigação. *Irriga*, 14:431–440.

Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose,J.M.; Gresham,C.; Volin,J.C.; Bowman,W.D. 1999. Generality of leaf traits relationships; a test across six biomes. *Ecology*. 80:1955-1969.

Renninger,H.J; Philips, N. 2011. Hydraulic properties of frond from palms of varying height and habitat. *Oecologia*.167:925-935.

Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA-DFID, Manaus, Brasil, 816 p.

Rijkers, T.; de Vries,P.J.; Pons,T.L.; Bongers, F. 2000. Photsynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species: comparing understorey and gap habitats in a French Guiana rain forest.*Oecologia*. 125:331-340.

Romero-Saltos,H.; Stemberg,L.S.L.; Moerreira, M.Z.; Nepstead, D. 2005. Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *Am. J. Bot.*92(3): 443-455.

Ruokolainen, K.; Tuomisto,H. 1998. Vegetacion natural de la zona de Iquitos. *In*: Kalliola, R e Flores, S. *(Eds) Geioecologia y desarrollo Amazonico: studio integrado en la zona de Iquitos.* Peru. Univ. of Tukuru Press. Tukuru, Filandia. 253-365pp.

Santiago,L.S.; Wright, S.J.2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in realtion to growth form. *Functional Ecology*. 21: 19–27.

Santos,M.L.S.2009. *Estabelecimento e crescimento de mudas de Euterpe edulis em tres ambientes florestais.*Universidade Estatual de Santa Cruz. Bahia.62pp.

Santos Junior, U.M.; Gonçalves, J.F.C.De.; Feldpausch, T.R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Managemment.*226:299-309.

Schiefthaler,U.; Russel.A.W; Bolhar-Nordenkampf,H.R. Critichley,C. 1999. Photoregulation and photodamage in *Scheflera arboricola* Ileaves adapted to different light environments. *Australian Journal of Plant Physiology*.26:485-494.

Scholander, P.F.; Bradstreet,E. D.; Hemmingsen, E.A.; Hammel, H.T. 1965. Negative. hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*. 148(3668): 339-346.

Scholz,F.G.; Bucci,S.J.; Goldstein,G.; Meinzer, F.C. Franco,A.C.; Salazar,A. 2008. Plant and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. *Braz. J. Plant. Phys.* 20:217-232.

Skillman, J.B.2008. Quantum yeld variation across the three pathways of photosynthesis: no yet of the dark. *Journal of Experimental Botany*.59(7): 1647-1661.

Silva, F.C. 1999(ed.). *Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes*. EMBRAPA, Brasília, Drasil, pp.172-223.

Silvertown, J. 2004. Plant coesxistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 605-611.

Singsaas, E. L.; Ort, D.R; DeLucia, E.H. 2001. Variation in measured values of phosynthetic quantum yeld in ecophysiological studies. *Oecologia*. 128: 15-23.

Svenning, J.C; Balslev, H. 1998. The palm flora of the Maquipucuna montane forest reserve. *Ecuador Principes.*42:218-226.

Strauss-Debenetti,S.; Bazzaz, F.A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. *In:*Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. *Tropical forest plant ecophysiology.*(Eds) Chapmam Hall, New York. 162-186pp.

Svenning, J.C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in 517 Amazonian Ecuador. *J. Ecol*. 87: 55–65.

Svenning, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and 522 diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Bot. Rev*. 66:1–53.

Souza, C.R. de; Soares, A.M.; Regina, M.de A. 2001. Trocas gasosas de mudas de videiras,obtidas por dois porta-enxertos, submetidas à deficiência hídrica. *Pesquisa agropecuaria Brasilica*, 36(10): 1221-1230.

Souza, L.A. 2009. *Influência do microclima de uma floresta primária de baixio e platô sobre a temperatura e trocas gasosa foliares de duas espécies arbóreas na Amazônia Central* . Dissertação de Mestrado-INPA. Manaus. 104pp.

Stuefer, J. F.; Huber, H.. 1998. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia*, 117: 1-8.

Terashima,I.; Miyazawa,S.I.; Hanba, Y.T. 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves?- Consideraation based on analyses of CO_2 diffusion in the leaf. *Journal of plant research.* 144:93-105.

Terborgh,J. 1986. Keystone plant resources in thetropical forest. Pp 330-340 *In*: Soulé, M.E.(ed) *Conservation Biology*.Sinauer, Sunderland, Massachusetts,1986.

Thornley, J. H. M. 1998. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Annals of Botany*, 81: 421-430.

Tomasella, J.; Hodnett, M.; Cuartas, L.; Nobre, A.; Waterloon, M.; Oliveira, S. 2007. The water balance of an Amazonian micro-cacthment: the effect of interannual variability of rainfall on hydrological behaviour. Submetido: *Journal of Hydroloical Processes*.22:2133-2147.

Tota, J.; Fitzjarrald, D.R.; Ralf, M.S.; Sakai, R.K.; Moraes, O.M.M.; Acevedo, O.C.; Wofsy,S.C.; Manzi,A.O. 2008. Amazon rain forest subcanopy flow and the carbon budget Santarém LBA-ECO site. *Journal of Geophysical research.*113: 1-15.

Tota, J.; Fitzjarrald,D.R.; Dias,M.A.F.S. 2012. Amazon rainforest exchange of carbon and subcanopy air flow: Manaus LBA site- A complex Terrain Condition. *The Scientifc World Journal*. ID 165067. 19pp.

Valladares,F.; Allen,M.T.; Pearcy, R.W. 1997.Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient.*Oecologia*.111;505-514.

van DerKooij, T. deKok, L.J. 1996. Impact of elevated CO_2 on growth and development of *Arabidopsis thaliana*. *L. Phyton*. 36:173-184

Vormisto, J.; Tuomisto, H.; Oksanen, J.; 2004. Palm distribution patterns in Amazonian 535 rainforests: What is the role of topographic variation? *J. Veg. Sci*. 15:485–494.

Wettstein,D.; Gough,S.; Kannangara, C.G. 1995. Chlorophyll Biosynthesis. *The plant Cell*.7:1039-1057.

Write,I.J.; Reich,P.B.; Westoby,M.; David, D.A. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*.428:821-827.

Wykoff, D.D.; Davies, J.P.: Melis, A; Grossman, A.R. 1998. The regulation of photosynthetic electron transport nutrient deprivation in *Chlamydomanas reinhardtii. Plant Physiology*, 117: 129-139.

Zhang,S.;Ma.k.;Chen,L. 2003. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. *Env. Exp. Botany*.49:121-133.