

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS –
CFT

CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA E MÉTODO “ONE-POINT” EM AMBIENTES
HIDROLÓGICOS NA AMAZÔNIA CENTRAL

MARIA JULIANA SÁ DE ALMEIDA

MANAUS, AMAZONAS

DEZEMBRO, 2023

MARIA JULIANA SÁ DE ALMEIDA

CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA E MÉTODO “ONE-POINT” EM AMBIENTES
HIDROLÓGICOS NA AMAZÔNIA CENTRAL

ORIENTADORA: DRA. FLÁVIA REGINA CAPELLOTTO COSTA

CO-ORIENTADORA: DRA. MAUELLE NEVES GARCIA

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

MANAUS, AMAZONAS

DEZEMBRO, 2023

FICHA CATALOGRÁFICA

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)

A447c Almeida, Maria Juliana Sá de
Capacidade Fotossintética e Método “One-Point” em ambientes hidrológicos na Amazônia Central. / Maria Juliana Sá de Almeida; orientadora Flávia Regina Capellotto Costa; coorientadora Maquella Neves Garcia. - Manaus : [s.l.], 2025.

866 kb

38 p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2023.

1. Capacidade fotossintética (V_{cmax}) e método “one-point”. 2. Densidade de venação. 3. Gradientes hidrológicos. I. Costa, Flávia Regina Capellotto. II. Garcia, Maquella Neves. III. Título.

CDD 572.46

RESUMO

Entender como as florestas estão respondendo aos efeitos extremos de secas e cheias, em ambientes hidrológicos contrastantes, e como isso pode afetar no processo fotossintético é de suma importância, já que esses efeitos podem influenciar na alteração em larga escala de sua estrutura e composição. Diante do exposto, este estudo tem como objetivo responder às seguintes perguntas: *as estimativas de V_{cmax} para árvores no baixio e no platô usando o método “one-point” são consistentes com as estimativas das curvas A-Ci completas? Existe diferença de V_{cmax} entre platô e baixio e como a luz co-varia com essas diferenças? Há diferença na densidade de venação entre baixio e platô? 4) A densidade de venação está associada à capacidade fotossintética de espécies de baixio e platô?* As variáveis operacionais principais para a estimativa da capacidade máxima fotossintética são o V_{cmax} , que descreve a capacidade máxima de carboxilação da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) e o J_{max} , que é a taxa máxima de transporte de elétrons. O V_{cmax} é ajustado a partir das condições de luz saturante (A) em diferentes concentrações de CO_2 no interior dos espaços aéreos foliares (C_i), conhecido como curva A-Ci. Além da curva A-Ci, usamos o método “one-point”, que propõe a estimativa de V_{cmax} com apenas uma medida, feita separadamente, a $400 \mu mol CO_2 mol^{-1}$ antes do início da curva A-Ci. E a densidade de venação é um dos parâmetros bases anatômicos-morfológicos para a capacidade fotossintética, medida pelo comprimento total de veias por unidade de área foliar. Em resposta a primeira pergunta, foi evidenciado que o V_{cmax} estimado através do método “one-point” prevê de forma acurada o V_{cmax} calculado pelo método tradicional da curva A-Ci dos dois ambientes ($p < 0.001$, $R^2 = 0.88$). E para a segunda pergunta, não há diferença de V_{cmax} entre platô e baixio. Sendo significativa a interação entre luz e ambiente ($p = 0.003$, $r^2 = 0.051$). A terceira pergunta, não há diferença no VLA entre baixio e platô ($p = 0.83$; $R^2 = 0.002$). E por fim, em resposta à quarta pergunta, existe uma interação entre o ambiente hidrológico e o VLA, afetando o V_{cmax} ($p = 0.002$, $r^2 = 0.56$). Concluindo que as interações de traços fisiológicos e anatômicos mostram a manifestação da plasticidade das plantas em resposta ao ambiente local.

Palavras-chave: Capacidade fotossintética (V_{cmax}), método “one-point”, densidade de venação, gradientes hidrológicos.

DEDICATÓRIA

Dedico

*À minha amada Mãe, Sandra Regina Alves de Sá,
por todo apoio, dedicação, compreensão e amor.*

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, pelo direcionamento do que é fazer pesquisa na Amazônia.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais (PPG-CFT) e CAPES, pelo fomento e concessão financeira.

Às queridas Dra. Flávia Costa e Dra. Maquella Garcia, minha orientadora e coorientadora, respectivamente. Sou muito grata por todo apoio e ensinamento.

À Família Vegetal e a todo o grupo do Laboratório de Ecologia Vegetal - INPA, em especial à Gabriela Ushida, Edher Cordoba e Erick Esteban, que sempre me acolheram e ajudaram nas atividades de campo, laboratoriais e análises.

Ao Dr. Marciel José Ferreira, vinculado à Universidade Federal do Amazonas - UFAM, pela disponibilidade e empréstimo dos equipamentos usados em parte das minhas atividades de campo.

À Dra. Loren P. Albert, vinculada à Oregon State University - OSU, pela parceria nos equipamentos usados nas coletas em campo.

A todos que conheci, Manauaras, brasileiros e estrangeiros. Cada um de alguma forma fez e faz parte da minha vivência na pesquisa.

À minha amada Mãe, Sandra Regina Alves de Sá, por ser meu alicerce de vida.

Ao meu amigo/irmão Rowan Veras, que mesmo com a distância sempre se fez presente.

Às minhas madrinhas Camila Soares e Soraya Collyer, por estarem comigo em todos os momentos. À Janiely Monteiro, por todo apoio nesta reta final.

À todas as pessoas que fizeram parte dessa jornada comigo, minha eterna gratidão!

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
2. MATERIAL E MÉTODOS	13
<i>2.1 Área de estudo e seleção das espécies</i>	14
<i>2.2 Delineamento amostral</i>	15
<i>2.3 Trocas gasosas</i>	16
<i>2.4 Densidade de venação</i>	17
<i>2.5 Fotos hemisféricas</i>	18
<i>2.6 Análise de dados</i>	19
<i>2.6.1 Obtenção dos valores de V_{cmax} pela curva A-Ci</i>	19
<i>2.6.2 Obtenção dos valores de V_{cmax} pelo método one-point</i>	19
<i>2.7 Análise estatística</i>	20
3. RESULTADOS	21
4. DISCUSSÃO	28
5. CONCLUSÃO	32
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	32
7. FONTES DE FINANCIAMENTO	36
8. ANEXOS	36

FIGURAS

Figura 1. Localização da Reserva Ducke, Manaus, Brasil.....	14
Figura 2. Relação entre V_{cmax} estimado através do “método one-point” e o V_{cmax} tradicionalmente medido pela curva $A-C_i$	22
Figura 3. O V_{cmax} estimado através do método “one-point” e o V_{cmax} tradicionalmente medido pela curva $A-C_i$, entre os ambientes.....	23
Figura 4. V_{cmax} dos indivíduos localizados nos ambientes de platô e baixo	24
Figura 5. V_{cmax} e a disponibilidade de luz, de acordo com os ambientes hidrológicos contrastantes de baixo e platô	25
Figura 6. Comprimento de veia por área (Vein Length per Area, VLA) dos indivíduos localizados nos ambientes platô e baixo	26
Figura 7. Relação entre comprimento de veia por área (VLA) e a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}).....	27
Figura 8. VLA e V_{cmax} de acordo com os ambientes hidrológicos contrastantes (platô e baixo).....	28
Figura 9. J_{max} (taxa máxima de transporte de elétrons) dos indivíduos localizadas nos ambientes platô e baixo e suas respectivas preferências por habita.....	37
Figura 10. Razão entre J_{max} e V_{cmax} dos indivíduos localizados nos ambientes hidrológicos contrastantes (platô e baixo)	38

TABELAS

Tabela 1. Lista de espécies de maior abundância na Reserva Florestal Ducke (RSD), com base no inventário florestal de 72 parcelas de 1 ha.....	16
---	----

1. Introdução

A forma como a floresta vem respondendo ao aumento dos eventos extremos, como as secas e as cheias, em decorrência das mudanças climáticas, é de importância global (Zhang et al., 2017; Xu et al., 2020). Esses eventos extremos podem ter efeitos negativos nas florestas principalmente na alteração em larga escala de sua estrutura e composição (Muelbert et al., 2018). O aumento da temperatura (Allen et al., 2010), as mudanças dos padrões de chuva e a intensidade dos eventos de seca (Erfanian et al., 2017) estão se tornando as principais causas das mudanças na dinâmica e função da vegetação florestal (Brienen et al., 2015; Hubau et al., 2020).

As florestas tropicais são grandes reservatórios de carbono, em particular, o Brasil apresenta uma estimativa de carbono estocado chegando a 123 (Mg C/ha⁻¹) em áreas com mais de 30% de cobertura florestal (Saatchi et al., 2011). O carbono é usado na fotossíntese, que desempenha um papel crucial na mitigação dos efeitos das mudanças climáticas, (Taiz e Zeiger, 2017; Liang e Huang, 2023). A fotossíntese é um processo biológico fundamental realizado pelas plantas, no qual a luz solar é convertida em energia química (Taiz e Zeiger, 2017). Essa energia é utilizada para transformar CO₂ e água (H₂O) em glicose (C₆H₁₂O₆) e oxigênio (O₂) (Taiz e Zeiger, 2017). Esse O₂ é liberado para a atmosfera, contribuindo para a produção do oxigênio que respiramos e equilíbrio ambiental (Hubau et al., 2020). Portanto, as florestas tropicais são essenciais para a regulação dos níveis de carbono na atmosfera, contribuindo para a estabilidade do clima global (Hubau et al., 2020).

Vários fatores ambientais podem afetar a fotossíntese (Taiz e Zeiger, 2017). A intensidade e a duração da luz afetam diretamente as clorofilas nas células das plantas, que absorvem a luz para impulsionar a conversão de CO₂ e água em glicose e oxigênio (Taiz e Zeiger, 2017). Outro fator, é o próprio dióxido de carbono, já que a concentração de CO₂ atmosférico influencia diretamente a taxa de assimilação de carbono pelas plantas (Taiz e Zeiger, 2017). A temperatura também é um fator ambiental que afeta a fotossíntese, por influenciar na velocidade das reações bioquímicas (Taiz e Zeiger, 2017). Temperaturas extremas, muito altas ou muito baixas, podem inibir as reações metabólicas. A falta de nutrientes ou um desequilíbrio nutricional pode prejudicar a produção de clorofila e outras moléculas importantes para a fotossíntese. Desta forma, nutrientes também são fatores que podem afetar a

fotossíntese, visto que nutrientes como nitrogênio, fósforo e potássio são essenciais para o crescimento das plantas (Sinha e Tandon, 2020). Outro fator é a água, que é absorvida pelas raízes das plantas e transportada até as folhas. A disponibilidade de água é um dos fatores críticos que afetam o desempenho das plantas, ao afetar a turgidez das células vegetais, que está diretamente ligada ao funcionamento dos estômatos. A falta de água pode limitar a abertura dos estômatos, reduzindo assim a entrada de CO₂ e conseqüentemente influenciando no processo fotossintético (Taiz e Zeiger, 2017).

Desta forma, a variação na disponibilidade hídrica do solo entre ambientes hidrológicos contrastantes, pode desempenhar um papel importante na regulação da atividade fotossintética. Essa relação com a mudança de ambiente hidrológico é fundamental para entender como as plantas respondem às mudanças nas condições ambientais, e como elas podem se adaptar a diferentes regimes de umidade do solo. Dentro de um mesmo macroclima as plantas podem estar em contato com águas subterrâneas, como em áreas de baixio e solos mais úmidos onde há lençol freático raso, enquanto áreas mais distantes dessa fonte, como nas encostas e platôs, há menor disponibilidade hídrica (Pacific et al., 2011; Schietti et al., 2014). Desta forma, estudar a capacidade fotossintética entre ambientes hidrológicos contrastantes na Amazônia é uma forma de entender como as plantas poderão responder às mudanças de disponibilidade hídrica e suas características funcionais (Rius et al., 2023).

Gradientes hidrológicos podem ser criados pela variação topográfica em escala local, que afeta as condições de drenagem do solo e distância ao lençol freático. As espécies variam em seus nichos ao longo destes gradientes hidrológicos, havendo mudanças na sua distribuição desde as áreas mais altas e bem drenadas - os platôs, até as áreas mais baixas e com alagamento sazonal - os baixios, nas florestas da Amazônia central (Schietti et al., 2014). Essa troca de espécies de um ambiente para o outro é associada a uma mudança significativa na composição de espécies, que afeta as características funcionais da floresta (Cosme et al., 2017; Bittencourt et al., 2022). Embora a maioria das espécies seja generalista e esteja amplamente distribuída em diferentes ambientes, pode haver ajuste intraespecífico nas características funcionais (Garcia et al., 2021).

Diante do exposto, dentre os fatores ambientais que podem limitar a fotossíntese, como luz, CO₂, temperatura e nutrientes, este estudo avaliou a interação entre ambientes hidrológicos contrastantes e luz, como fator para determinar a atividade fotossintética das plantas. A combinação de luz intensa com alta disponibilidade de água pode ser ideal para a fotossíntese (Taiz e Zeiger, 2017). Em contraste, ambientes com baixa disponibilidade tanto de água quanto de luz podem limitar severamente a capacidade fotossintética das plantas.

A interpretação precisa dos parâmetros frequentemente medidos na fotossíntese, como condutância estomática (*g_s*), concentração interna de CO₂ (*C_i*), consumo de CO₂, fluorescência da clorofila, transpiração e potencial hídrico da folha (Taiz e Zeiger, 2017), são a base para o entendimento e predição das respostas das florestas às mudanças climáticas (Rogers, 2014). As variáveis operacionais principais para a estimativa da capacidade máxima fotossintética são o *V_{cmax}*, que descreve a capacidade máxima de carboxilação da enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) e o *J_{max}*, a taxa máxima de transporte de elétrons (Caemmerer, 2000). Estas variáveis são cruciais para a modelagem da fotossíntese, por ajudarem a entender as limitações bioquímicas e fisiológicas do processo (Caemmerer, 2000). Esses parâmetros são tradicionalmente estimados através do modelo adaptado de Farquhar, von Caemmerer e Berry (1980), e geralmente ajustados a partir da relação entre a intensidade de luz (*A*) ao longo de diferentes concentrações de CO₂ no interior dos espaços aéreos foliares (*C_i*), conhecida como curva *A-C_i* (Burnett et al., 2019).

Apesar da coleta de dados da curva *A-C_i* ser considerada simples, ainda assim demanda bastante tempo, levando em média de 40 minutos a 1 hora para uma curva completa (Dubois et al., 2007). Isso limita o número de curvas que podem ser feitas por dia e conseqüentemente o número de plantas que podem ser medidas. Portanto, em função dessa demora, o número de espécies para as quais as medidas podem ser feitas acaba sendo limitado também. Uma alternativa da curva *A-C_i* é o método “one-point”, que propõe a estimativa da capacidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco (*V_{cmax}*), derivada de uma medida rápida de “um ponto” (Kauwe et al., 2016). O método “one-point” propõe a estimativa de *V_{cmax}* com apenas uma medida, separadamente da curva *A-C_i*, medido a 400 μmol CO₂ mol⁻¹ (Kauwe et al., 2016). Além da vantagem das medições rápidas de trocas gasosas em comparação a

curva *A-Ci* tradicional, esse método também pode ser usado expandindo consideravelmente o escopo do conjunto de dados atuais, com implicações interessantes para parametrizar tipos funcionais de plantas e quantificar os fatores ambientais da variação de *Vcmax* (Kauwe et al., 2016).

Os autores do estudo original, que propuseram o método “one-point”, encontraram uma forte correlação entre o *Vcmax* estimado e ajustado (r^2 de 0,98 e erro quadrático médio de $8,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) quando a respiração diurna (*Rdia*) era conhecida, que diminuiu (r^2 de 0,95 e erro quadrático médio de $17,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) quando *Rdia* foi estimada como uma porcentagem fixa (1,5%) de *Vcmax* (Kauwe et al., 2016). A suposição do método “one-point” é de que a fotossíntese sob CO_2 ambiente e condições de irradiância saturada é limitada pela carboxilação da enzima Rubisco (Wilson et al., 2000). Desta forma, o *Vcmax* “one-point” pode ser estimado a partir da porção limitada por carboxilação da curva *A-Ci* (Kauwe et al., 2016).

Embora as estimativas de *Vcmax* pelo método "one-point" sejam um reflexo dos valores de *Vcmax* obtidos das curvas *A-Ci* completas e tradicionalmente usadas, ainda há a necessidade de mais tentativas de uso do método em uma variedade maior de espécies e em diferentes ambientes (Kauwe et al., 2016). Em uma das avaliações, foram estudadas 6 espécies, sendo duas medidas em campo (*Arctagrostis latifolia* e *Quercus coccinea*) e 4 cultivadas em estufa (*Helianthus annuus*, *Phaseolus vulgaris*, *Populus canadensis* e *Raphanus sativus*), medidas sob condição padrão de luz saturante e CO_2 ($400 \mu\text{mol mol}^{-1}$) e permitindo tempo para aclimação à irradiância de saturação antes da medição. Este estudo concluiu que o método de um ponto subestimou significativamente *Vcmax* em quatro das seis espécies (Burnett et al., 2019). As medidas de capacidade fotossintética são de suma importância para entender padrões da ecologia e o funcionamento da floresta. Um desses padrões ecológicos ainda não bem compreendido é a capacidade fotossintética em espécies de ambientes hidrológicos contrastantes. Uma das lacunas que este estudo tentará sanar.

Visto que o entendimento de trocas gasosas é essencial para o ciclo do carbono e para a manutenção do equilíbrio atmosférico de oxigênio e dióxido de carbono, o órgão principal a ser estudado é a folha (Taiz e Zeiger, 2017). As folhas possuem uma grande diversidade na estrutura e anatomia entre e dentro das

espécies (Sack e Scoffoni, 2013). A densidade de venação foliar é um dos parâmetros-base anatômicos-morfológicos para a capacidade fotossintética, sendo uma métrica que representa o comprimento total de veias por unidade de área foliar (Sack et al., 2012). As nervuras foliares suprem o mesofilo com água que evapora quando os estômatos estão abertos, permitindo a absorção de CO₂ para a fotossíntese (Sack & Holbrook, 2010). A variação na condutância hidráulica da folha e a disponibilidade hídrica são características influenciadas diretamente pela densidade de venação (Prado, 2013). A densidade de venação é uma variável quantificável, filogeneticamente dependente, que tende a ser influenciada por diversos fatores, como disponibilidade hídrica, temperatura e incidência de luz (Roth-Nebelsick et al., 2001). Estudos indicam que a densidade de venação foliar tende a ser maior em espécies localizadas em ambientes com pouca disponibilidade hídrica e com alta luminosidade quando comparada com espécies que se encontram em ambientes sombreados ou com uma disponibilidade hídrica maior (Sack e Scoffoni, 2013).

Diante do exposto, este estudo teve como objetivo responder às seguintes perguntas: 1) *As estimativas de V_{cmax} para árvores no baixio e no platô usando o método “one-point” são consistentes com as estimativas das curvas A-Ci completas?* 2) *Existe diferença de V_{cmax} entre platô e baixio e como a luz afeta essas diferenças?* 3) *Há diferença na densidade de venação entre baixio e platô?* 4) *A densidade de venação está associada à capacidade fotossintética de espécies de baixio e platô?*

A hipótese para a primeira pergunta é que há consistência nas estimativas de V_{cmax} de espécies em diferentes ambientes hidrológicos, a partir do uso do método “one-point”. A hipótese da segunda pergunta é que há diferença de V_{cmax} entre platô e baixio, que é modulada pela luz disponível entre os ambientes. A hipótese para a terceira pergunta é que há diferença na densidade de venação entre as espécies de baixio e platô. Para a quarta pergunta, a hipótese é que há relação entre V_{cmax} e densidade de venação no ambiente em que a água pode ser um fator limitante (platô), com base nas expectativas teóricas de (Sack e Scoffoni, 2013).

2. Material e métodos

2.1 Área de estudo e seleção das espécies

O estudo foi desenvolvido na Reserva Florestal Ducke (RFD), localizada 26 km a noroeste de Manaus, estado do Amazonas (02° 55' S, 59° 58' W). A temperatura média anual é de 28°C, a umidade relativa de 75-86%, a precipitação anual varia de 1.750 a 2.500 mm (Satyamurty et al., 2010). A RFD é um sítio de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) com uma área de 10.000 hectares. A Reserva possui um sistema de drenagem formado por cursos d'água que vão de menos de 1 m até 10 m de largura (Schietti et al., 2014) e apresenta relevo com características bastante irregulares, em função da hidrografia da área. Em áreas mais altas (platô), o solo é caracterizado como argiloso, e o lençol freático é profundo. Já nas regiões mais baixas (baixio) o solo é predominantemente arenoso (Chauvel et al., 1987) e o lençol freático superficial (Schietti et al., 2014). A vegetação da região é caracterizada como floresta tropical úmida densa de terra-firme (Ribeiro et al., 1999; Satyamurty et al., 2010).

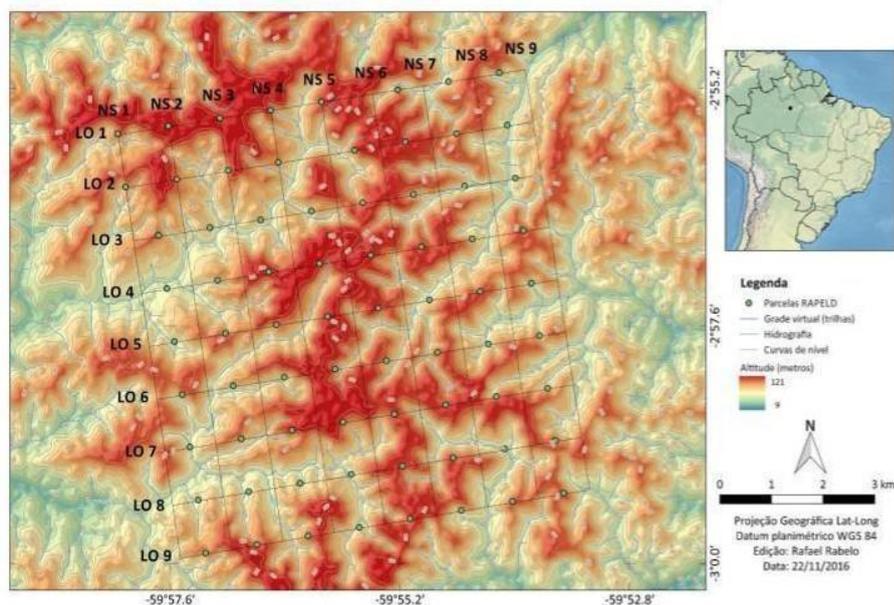


Figura 1. Ao lado direito, localização da Reserva Ducke, Manaus, Brasil. À esquerda, o sistema de grade da RFD com as 72 parcelas permanentes. Fonte: Adaptado de ppbio.inpa.gov.br, acesso em 13 de julho de 2022.

2.2 Delineamento amostral

A seleção das espécies foi feita com base na abundância da Reserva Florestal Ducke. Foram escolhidas espécies com um maior número de indivíduos, variando entre os ambientes hidrológicos contrastantes. A distribuição de abundância das espécies foi obtida a partir dos inventários de 72 parcelas de 1 ha distribuídas pela reserva. As espécies selecionadas apresentam associação com um dos ambientes hidrológicos, i.e., são “especialistas” ou são generalistas que ocupam todo o gradiente hidrológico. Foram selecionadas 26 espécies, distribuídas em 20 gêneros e 19 famílias (*Tabela 1*), distribuídas entre os ambientes hidrológicos contrastantes da RFD, sendo 28 indivíduos em platôs e 38 em baixios, totalizando N=66 indivíduos. Os indivíduos selecionados para este estudo são de sub-bosque, com até 3 metros de altura.

O critério de escolha da folha onde foram medidas as trocas gasosas e foram feitas as coletas para densidade de venação, baseou-se sempre em folhas visualmente maduras e apresentando bom estado fitossanitário, completamente expandidas e localizadas no terço médio da copa das plantas. As medidas de trocas gasosas e densidade de venação foram feitas na mesma folha, sendo uma folha por indivíduo.

Das 26 espécies selecionadas, foram utilizadas 12 para coleta anatômica de densidade de venação (*Tabela 1*), sendo 3 especialistas de baixio, 3 especialistas de platô e 3 generalistas. Para cada espécie, foram analisados pelo menos 3 indivíduos, totalizando N=36 indivíduos.

Tabela 1. Lista de espécies utilizadas neste estudo para trocas gasosas e análise de densidade de venação. Estas espécies estão entre as de maior abundância na Reserva Florestal Ducke (RSD), com base no inventário florestal de 72 parcelas de 1 ha. N de espécies para trocas gasosas = 26; N de indivíduos para trocas gasosas = 66. N de espécies para densidade de venação = 12; N de indivíduos para densidade de venação = 36.

Família	Gênero	Espécies	Trocas		Ambiente Preferência	Ambiente coleta
			Gasosas	Venação		
			N por espécie	N por espécie		
Moraceae	Brosimum	<i>Brosimum parinarioides</i>	2	3	Generalista	Platô
		<i>Brosimum rubescens</i>	3	3	Platô	Platô
Combretaceae	Buchenavia	<i>Buchenavia grandis</i>	1		Generalista	Baixio
Caryocaraceae	Caryocar	<i>Caryocar glabrum</i>	4		Generalista	Platô
Sapotaceae	Chrysophyllum	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	3	3	Generalista	Baixio
Euphorbiaceae	Conceveiba	<i>Conceveiba guianensis</i>	2	3	Generalista	Platô
Melastomataceae	Ecclinusa	<i>Ecclinusa guianensis</i>	1		Generalista	Platô
Apocynaceae	Couma	<i>Couma guianensis</i>	4		Generalista	Baixio
Fabaceae	Eperua	<i>Eperua duckeana</i>	3	3	Baixio	Baixio
		<i>Eperua glabriflora</i>	2		Generalista	Baixio
Lecythidaceae	Eschweilera	<i>Eschweilera coriacea</i>	3		Platô	Platô
Goupiaceae	Goupia	<i>Goupia glabra</i>	2		Generalista	Platô
Euphorbiaceae	Hevea	<i>Hevea guianensis</i>	2		Generalista	Baixio
Lecythidaceae	Lecythis	<i>Lecythis prancei</i>	1		Platô	Platô
Chrysobalanaceae	Licania	<i>Licania heteromorpha</i>	3		Platô	Platô
		<i>Manilkara bidentata</i>	3	3	Platô	Platô
Sapotaceae	Micropholis	<i>Micropholis guyanensis</i>	3	3	Generalista	Platô
		<i>Micropholis guyanensis</i> spp. <i>Duckeana</i>	1		Generalista	Baixio
		<i>Micropholis guyanensis</i> spp. <i>Guyanensis</i>	2		Generalista	Platô
Myristicaceae	Osteophloeum	<i>Osteophloeum platyspermum</i>	4	3	Generalista	Baixio
Urticaceae	Pourouma	<i>Pourouma ovata</i>	4	3	Baixio	Baixio
Burseraceae	Protium	<i>Protium apiculatum</i>	3		Platô	Platô
		<i>Protium hebetatum</i>	1		Generalista	Platô
Malvaceae	Scleronema	<i>Scleronema micranthum</i>	3	3	Generalista	Baixio
Myristicaceae	Virola	<i>Virola pavonis</i>	3	3	Baixio	Baixio
		<i>Virola venosa</i>	3	3	Platô	Platô

2.3 Trocas gasosas

As medidas para obtenção do V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco), através da curva A-Ci e do método “one-point”, foram realizadas com o IRGA (infra-red gas analyser) portátil LI- 6400XT (Li-Cor Inc.), no período entre 08 e 14 horas. As curvas A-Ci foram feitas seguindo os passos de concentrações de CO₂ de 400, 300, 200, 100, 50, 400, 500, 600, 800, 1000 e 1200 μmol^{-1} , o fluxo a 500 $\mu\text{mol s}^{-1}$, condições de luz saturante PAR 1000 μmol e temperatura a 31°C. Na mesma folha em que foram realizadas as medidas da curva A-Ci, após a aclimatação,

antes de iniciar as medidas da curva, foi marcado o ponto utilizado para estimar o "one-point", na concentração de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 .

Após a coleta do primeiro ponto, iniciou-se a curva *A-Ci*, seguindo o padrão tradicionalmente usado. Vale ressaltar que o protocolo para a padronização PAR 1000 μmol foi feito através de curvas de luz, de acordo com os parâmetros descritos por Posada, Lechowicz e Kitajima (2009), que se baseiam na estabilidade das condições saturantes de luz, já que a fotossíntese necessita de luz para ocorrer e a intensidade luminosa ideal pode variar dependendo do ambiente, temperatura e umidade, para a folha (Taiz e Zeiger, 2017). E o tempo de estabilidade tende a variar entre espécies e ambiente, de acordo com cada planta.

Em conjunto com as curvas de luz foram feitas as fotos hemisféricas. As fotos foram realizadas usando uma câmera Canon EOS (Electro-Optical System), utilizando uma lente olho de peixe (fisheye) com um ângulo de visão de 180 graus. As fotos foram analisadas pelo software Gap Light Analyzer (GLA), com intuito de avaliar a estrutura do dossel e a distribuição de luz por indivíduo, na dinâmica do ecossistema.

2.4 Densidade de venação

Foi coletada uma folha por indivíduo, em seguida as folhas foram transportadas até o laboratório base na RFD, onde foram feitos cortes de 1 cm^2 da lâmina foliar, entre a borda e a nervura central. Para cada folha, foram feitos de 3 a 4 cortes, com o intuito de guardar amostras extra. Em seguida, as amostras foram fixadas e armazenadas em FAA (50 ml de formalina 37%, 50 ml de ácido acético e 900 ml de álcool 70%) e transportadas até o laboratório de Ecologia Vegetal do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, INPA – V8.

Para o processo de diafanização, seguimos o protocolo padrão usado na anatomia foliar (Gardner 1975), adaptado pelo laboratório de Ecologia Vegetal do INPA. As amostras foram diafanizadas em solução de hipoclorito de sódio a 10%, (10 g de NaOH / 100 ml de água destilada), em estufa à 60°C, por um período entre 8 e 15 dias, variando entre cada espécie. A adaptação feita foi com base no período de diafanização e na concentração da solução, como por exemplo, alguns indivíduos das espécies *Eperua duckeana*, *Virola venosa*, *Manilkara bidentata* e *Micropholis guyanensis*, precisaram de uma concentração de 12,5% de hipoclorito de sódio e

levaram entre 18 e 20 dias para diafanizar totalmente. Após a diafanização, as amostras foram clarificadas em hipoclorito de sódio 5%, desidratadas em série alcoólica de 30, 50, 70 e 96%, coradas com safranina alcoolizada (Kraus; Arduin, 1997) e montadas em lâminas para obtenção das fotografias, através da lupa LEICA S8APO, câmera LEICA DMC2900, com escala de ampliação de 2.0 mm (2x).

Para cada indivíduo foi feita uma lâmina e em cada lâmina foram tiradas três fotos, cada uma em um ponto, no sentido diagonal da amostra, em resolução de com escala de ampliação de 2.0 mm (2x), com objetivo de posteriormente ser feito a medição de área e comprimento da venação foliar, para obtenção da média dessas três medições.

Após a obtenção das fotografias, foram feitos os cálculos de comprimento de veias e área da amostra foliar, através do software RhizoVision Explorer - Interactive software for generalized root image analysis designed for everyone (Version 2.0.3), com o objetivo de calcular o *VLA – vein length per area* (mm mm^{-2}), por meio da fórmula $VLA = (\text{comprimento de veia}/\text{área})$. Após a obtenção dos valores, fizemos a média das três lâminas e obtivemos a média de VLA para cada indivíduo.

2.5 Fotos hemisféricas

As fotos foram feitas nos ambientes hidrológicos contrastantes (baixio e platô), sendo de uma a três fotos por indivíduo. Para avaliar a disponibilidade luminosa nos dois ambientes. Os horários de coleta foram entre 1 hora depois do amanhecer até 1 hora antes do entardecer para evitar a incidência direta de iluminação em áreas de clareira, evitando a superestimação da abertura do dossel nas fotos. O primeiro ponto determinando a orientação geográfica (norte); e o segundo ponto localizado no azimute oposto ao inicial (o inicial sendo 0° norte e o segundo ponto a 180° ao sul).

A câmera fotográfica sempre posicionada sobre o suporte/tripé, orientada para o Norte Geográfico (ponto inicial) e nivelada para obter a fotografia (Galvani e Lima, 2014). A câmera sempre posicionada abaixo do dossel, focando na localização dos indivíduos de sub-bosque analisados. A câmera utilizada foi uma Canon EOS (Electro-Optical System), utilizando uma lente olho de peixe (fisheye) com um ângulo de visão de 180 graus. Ao final, foi utilizada apenas a melhor foto dentre as três. E analisadas pelo software Gap Light Analyzer (GLA). O software otimiza as análises

gerais e o cálculo utilizado para avaliar a estrutura do dossel e a distribuição de luz por indivíduo, foi com base na porcentagem de luz (%).

2.6 Análise de dados

2.6.1 Obtenção dos valores de V_{cmax} pela curva A-Ci

As análises foram conduzidas para cada indivíduo usando a fórmula padrão para curva A-Ci de Bernacchi et al., (2001), quando A é limitado pela Rubisco, o V_{cmax} pode ser expresso da seguinte forma:

$$v_c = \frac{V_{c,max}C_i}{C_i + K_c(1 + O/K_o)}$$

Onde V_c é velocidade de carboxilação líquida e max é a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco, C_i é a taxa de assimilação de CO_2 , O é a concentração de oxigênio, e K_c e K_o são as constantes de Michaelis-Menten para CO_2 e O_2 , carboxilação e oxigenação, respectivamente (Farquhar et al., 1980).

2.6.2 Obtenção dos valores de V_{cmax} pelo método one-point

Os valores de V_{cmax} extraídos pelo método "one-point" utilizaram apenas a medição de um ponto feita na concentração de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 . O V_{cmax} estimado através do método "one-point" foi calculado com base na equação 3 de Kauwe et al., 2016.

$$\hat{V}_{cmax} = \frac{A_{sat}}{\left(\frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_m} - 0.015\right)}$$

Onde \hat{V}_{cmax} é estimado a partir da porção limitada pela carboxilação da curva de resposta fotossintética ao CO_2 , A_{sat} é a taxa de assimilação de CO_2 saturada, C_i é a taxa de assimilação de CO_2 , Γ^* (gama estrela) é a taxa de assimilação de CO_2 em

relação à concentração interna de CO₂, e 0.015 é referente ao *R_{dia}*, estimada como uma porcentagem fixa (1,5%) de *V_{cmax}*.

Sendo *K_m* a constante de Michaelis-Menten, dada por:

$$K_m = K_c \left(1 + \frac{O_i}{K_0} \right)$$

Onde a temperatura para a constante de Michaelis para CO₂ é *K_c* (μmol mol⁻¹), a constante de Michaelis para O₂ é *K_o* (mmol mol⁻¹), *O_i* refere-se as concentrações intercelulares de O₂ e o ponto de compensação de CO₂ é Γ* (μmol mol⁻¹) (Bernacchi et al., 2001; Crous et al., 2013; Kauwe et al., 2016).

2.7 Análise estatística

Para responder a primeira pergunta, que avalia a relação entre os valores de *V_{cmax}* (*capacidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco*) extraído da curva *A-C_i* tradicional e o *V_{cmax}* estimado pelo método “one-point”, foi realizada uma análise de regressão linear simples, (*vcmax curva ~ vcmax one-point*), usando os valores de “one-point” como variável preditora. Com objetivo de complementar a primeira pergunta deste estudo, analisando como a relação entre *V_{cmax}* estimado pelo método “one-point” e o método tradicional varia entre os ambientes hidrológicos contrastantes de baixio e platô, foi realizado também uma análise de regressão linear (*vcmax curva ~ vcmax one-point * ambiente*).

Para responder a segunda pergunta, se existe diferença de *V_{cmax}* entre platô e baixio e como a luz afeta a variação entre os ambientes, foi feita uma ANCOVA (*vcmax curva ~ luz* ambiente*). E uma análise de regressão linear (*vcmax curva ~ ambiente hidrológico + luz*), para entender interação entre os ambientes de baixio e platô. Como complemento desta pergunta, foi testado o efeito da interação entre preferência por hábitat e ambiente de coleta. Testando o *V_{cmax}* e *J_{max}*, (*vcmax ~ ambiente de coleta*), (*jmax ~ ambiente de coleta*); (*vcmax ~ preferência por habitat*), (*jmax ~ preferência por habitat*). E por fim, foi feita também a razão entre essas duas variáveis operacionais (*J_{max}/V_{cmax}*). Através da análise da razão entre *J_{max}* e

V_{cmax} é possível avaliar a eficiência com que a luz é convertida em carbono fixado durante a fotossíntese (Taiz e Zeiger, 2017).

Em resposta à terceira pergunta, se há diferença na densidade de venação (VLA) entre baixo e platô, foi feita uma análise de regressão simples para ambiente de coleta ($vla \sim$ ambiente de coleta) e para preferência por habitat ($vla \sim$ preferência por habitat). Para responder à quarta pergunta, se a densidade de venação (VLA) está associada à capacidade fotossintética de espécies de baixo e platô, inicialmente foi feita uma análise de regressão simples ($vcmax \sim vla$). E analisando como a coordenação entre VLA e V_{cmax} é modulada pelos ambientes de baixo e platô, foi realizada uma ANCOVA, ($vcmax \sim vla * \text{ambiente de coleta}$).

Todas as análises foram realizadas no ambiente estatístico R (R Core Team, 2023).

3. Resultados

Neste estudo, na primeira pergunta eu indaguei se as estimativas de V_{cmax} para árvores no baixo e no platô usando o método “one-point” são consistentes com as estimativas das curvas $A-C_i$ completas. O resultado obtido revela que o V_{cmax} estimado através do método “one-point” prevê de forma relativamente acurada o V_{cmax} calculado pelo método tradicional para curvas $A-C_i$, para os indivíduos analisados ($p < 0.001$; $R^2 = 0.88$, *Figura 2*), que incluem indivíduos de ambos os ambientes hidrológicos contrastantes (baixo e platô). No entanto, existe uma superestimativa dos valores de V_{cmax} pelo método “one-point” conforme os valores aumentam.

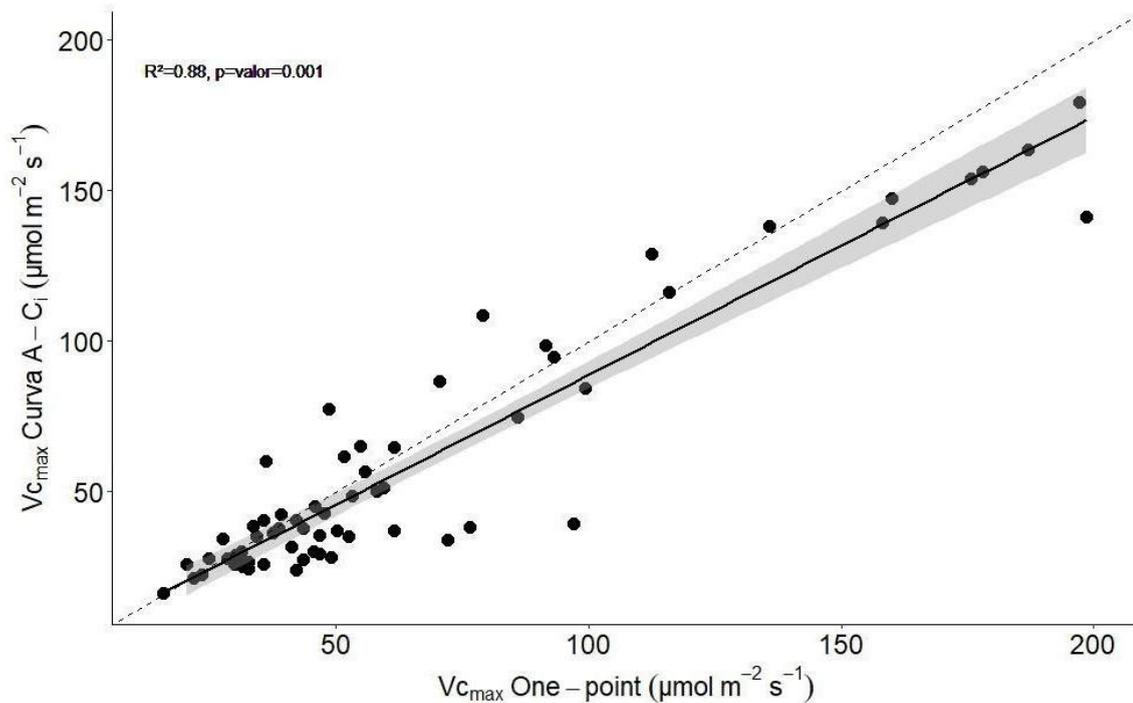


Figura 2. Relação entre V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da enzima *Rubisco*) estimado através do “método one-point” e o V_{cmax} tradicionalmente medido pela curva A-Ci. Os pontos indicam os indivíduos (n= 66), a linha preta indica a linha de tendência e a região sombreada em cinza o erro padrão do modelo.

Complementando a primeira pergunta, os resultados obtidos separadamente para os indivíduos de baixio e de platô, demonstraram que o ambiente de platô apresentou um ajuste ligeiramente menor ($p < 0.001$, $r^2 = 0.87$, *Figura 3A*), quando comparado ao baixio ($p < 0.001$, $r^2 = 0.90$, *Figura 3B*). No entanto, existe uma superestimativa dos valores de V_{cmax} pelo método “one-point” quando observamos a linha de 1:1, para o baixio (*Figura 3B*).

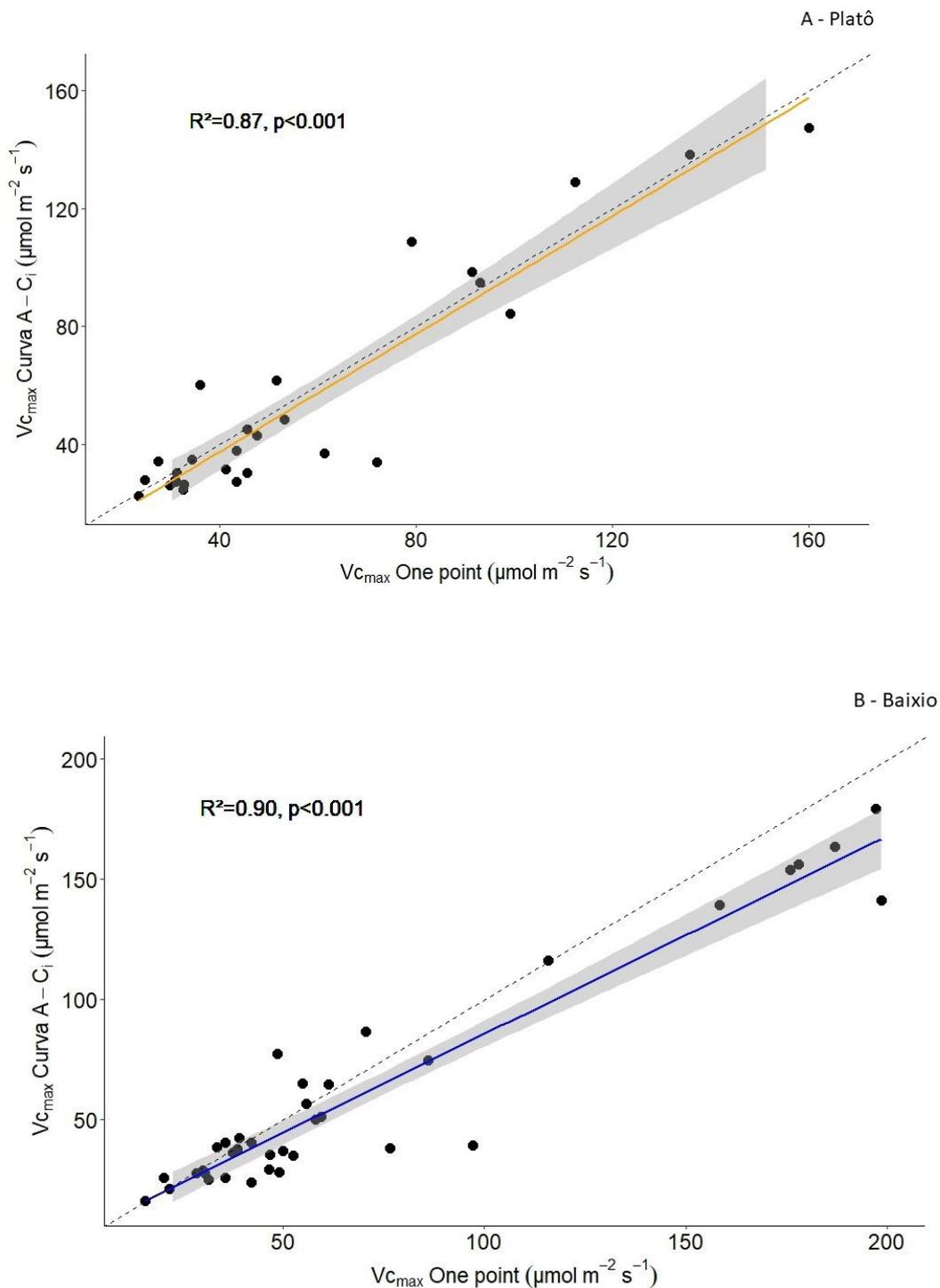


Figura 3. O $V_{c_{max}}$ estimado através do método “one-point” e o $V_{c_{max}}$ tradicionalmente medido pela curva $A-C_i$, entre os ambientes. O gráfico **A** indica a relação para o ambiente de platô e o gráfico **B** para baixio. Os pontos indicam os indivíduos, sendo $n=28$ no platô e $n=38$ no baixio, a linha amarela no platô e azul no baixio indicam a linha de tendência e a região sombreada em cinza o erro padrão do modelo, em ambos os gráficos.

Para a segunda pergunta, se há diferença de V_{cmax} entre platô e baixo e como a luz afeta a variação entre os ambientes, as médias dos valores de V_{cmax} calculados a partir do método de curva $A-C_i$ não apresentaram diferença significativa de acordo com a preferência de habitat hidrológico ($p=0.91$ e $R^2=0.008$, *Figura 4*).

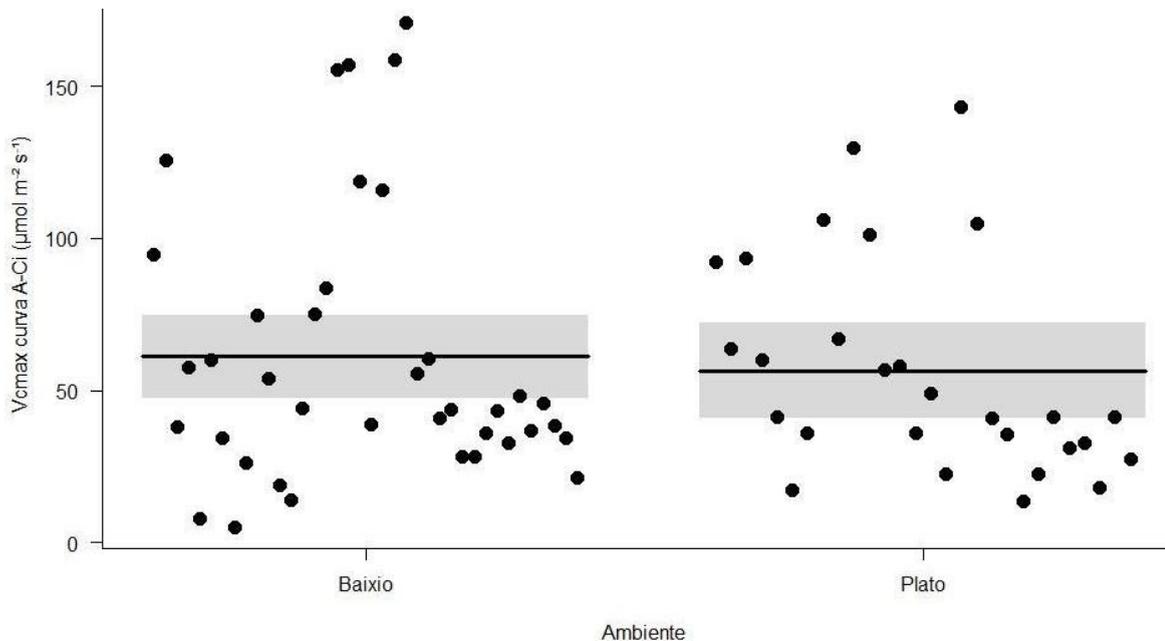


Figura 4. V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco) dos indivíduos localizados nos ambientes de platô e baixo, (n total = 66).

Para complementar a segunda pergunta, em relação a co-variação da luz entre os ambientes, primeiramente analisando o efeito da luz. Ao analisar a variação da luz entre os ambientes, os resultados mostram que há uma interação entre esses dois fatores ($p = 0.003$, $r^2= 0.051$). Há um aumento no V_{cmax} de acordo com o aumento de luz nos baixios ($p=0.02$) (*Figura 6*), quando comparado ao platô ($p=0.10$).

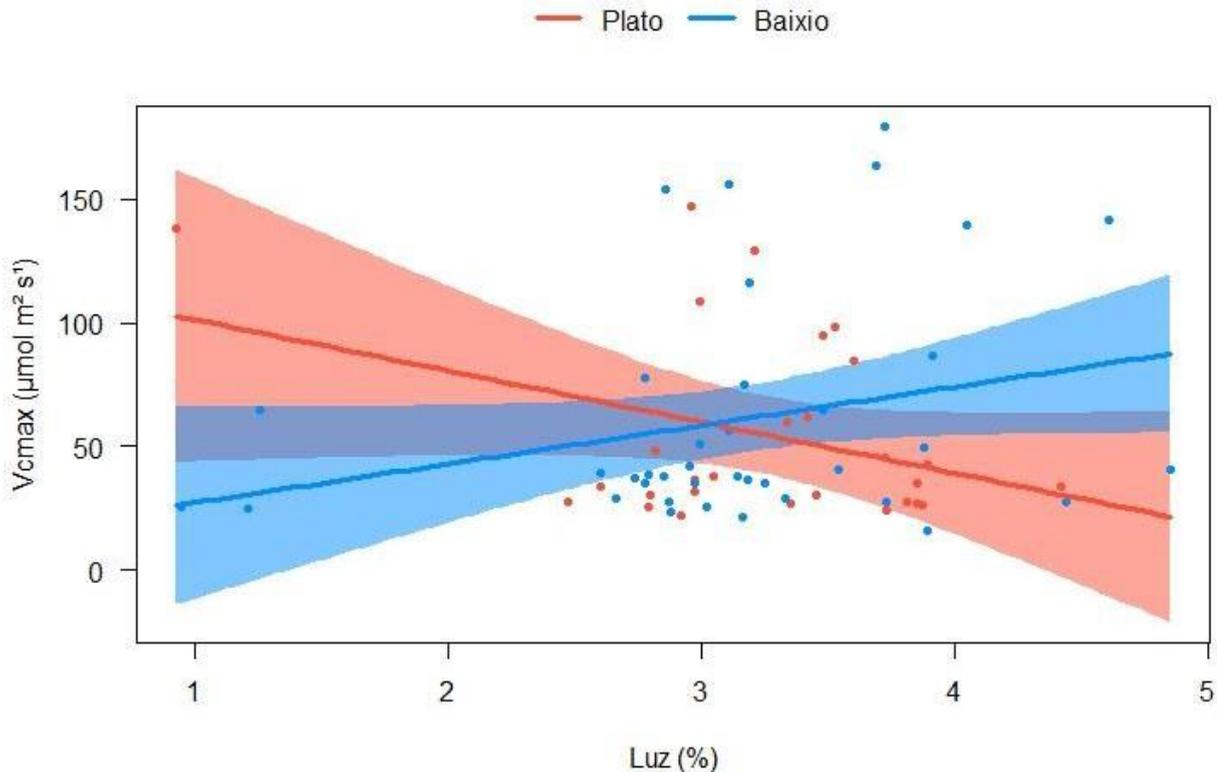


Figura 5. A taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}) e a disponibilidade de luz, de acordo com os ambientes hidrológicos contrastantes (platô e baixo). As linhas em azul indicam a relação para os indivíduos de baixo ($n=38$). As linhas em vermelho indicam a relação para os indivíduos em platô ($n=28$). As regiões sombreadas indicam o erro padrão.

Em resposta à terceira pergunta, se há diferença na densidade de venação (VLA) entre baixo e platô, as médias do comprimento de veias por área (VLA) não apresentaram diferença significativa entre os ambientes hidrológicos contrastantes (platô e baixo) ($p = 0.83$; $R^2 = 0.002$, *Figura 7a*). Também não houve diferença entre as médias de VLA de acordo com a preferência por habitat das espécies ($p=0.99$; $R^2=0.86$, *Figura 7b*). Apesar da ausência de diferença estatística, nota-se que indivíduos de espécies associadas ao platô tendem a ter maior VLA em seu ambiente de preferência e o contrário para indivíduos de espécies associadas ao baixo (*Figura 7b*). A maior variação de VLA dos indivíduos de espécies associadas ao baixo é puxada pelos indivíduos de *Pourouma ovata*, uma pioneira.

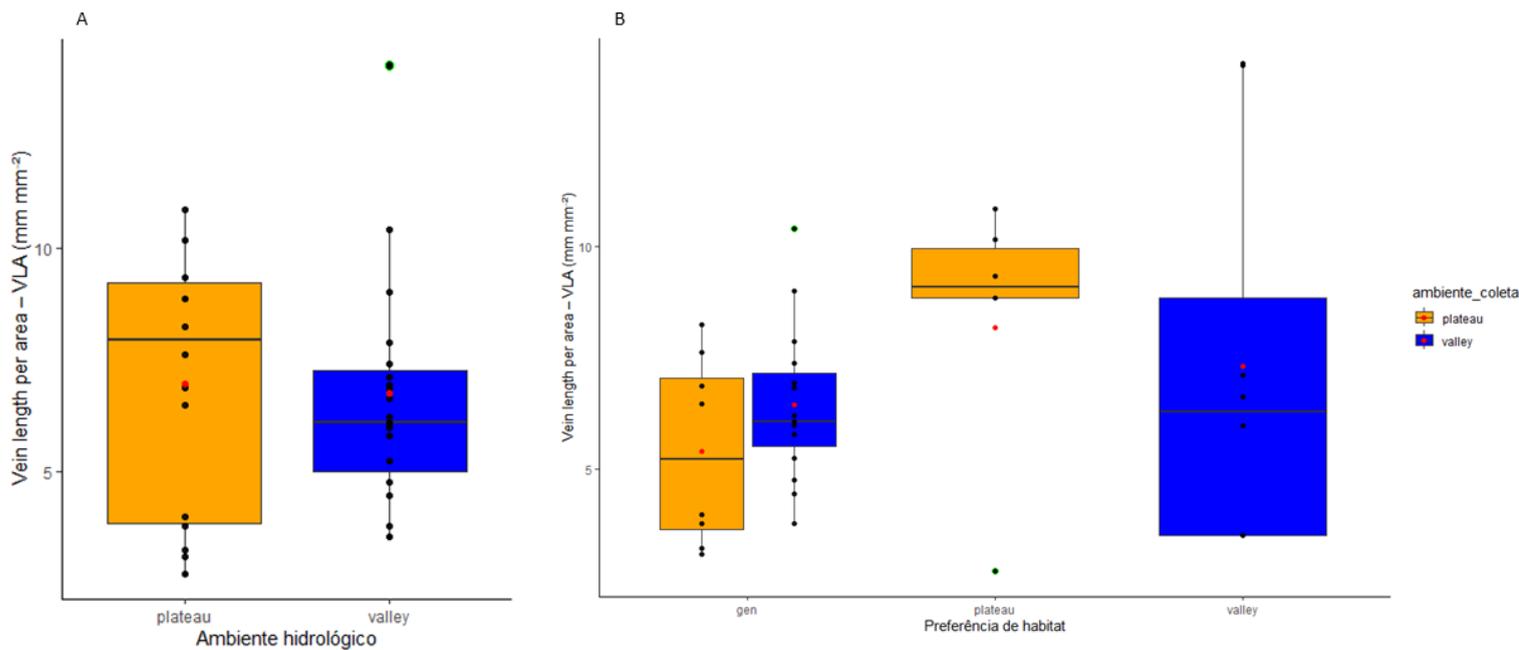


Figura 6. Indicando o comprimento de veia por área (Vein Length per Area, VLA) dos indivíduos localizados nos ambientes platô e baixo. Os pontos na vermelha, indicam a média para cada ambiente (n total =22). No gráfico b, vemos as comparações dos indivíduos de acordo com a preferência de habitat das espécies.

Para finalizar, respondendo a quarta pergunta, se a densidade de venação está associada à capacidade fotossintética de espécies de baixo e platô, foi observado inicialmente uma relação positiva entre o comprimento de veias por área (VLA) e V_{cmax} , para o conjunto de indivíduos dos dois ambientes hidrológicos contrastantes ($p = 0.001$; $R^2 = 0.403$, *Figura 7*).

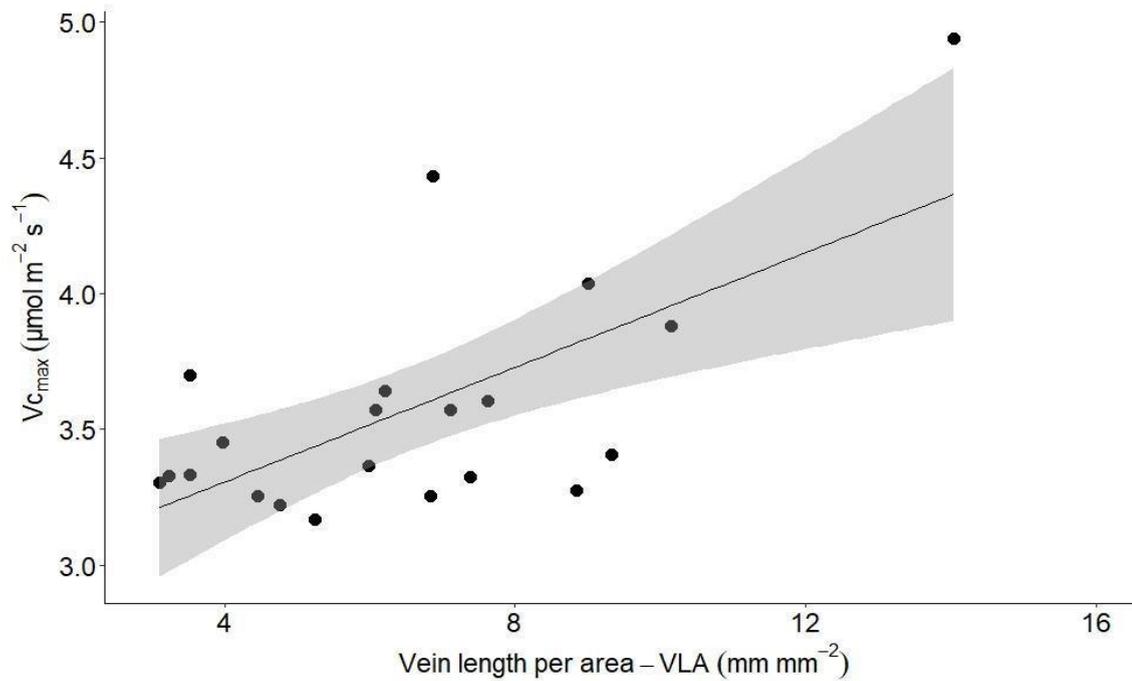


Figura 7. Relação entre comprimento de veia por área (VLA) e a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}). Os pontos indicam os indivíduos (n total = 22), a linha preta indica a linha de tendência e a região sombreada em cinza o erro padrão do modelo.

Existe também uma interação entre o ambiente hidrológico e o VLA afetando o V_{cmax} ($p = 0.002$, $r^2 = 0.56$). Há um aumento no V_{cmax} de acordo com o aumento de VLA nos baixios ($p = 0.009$), mas esta relação não é significativa no platô ($p = 0.389$), (Figura 8).

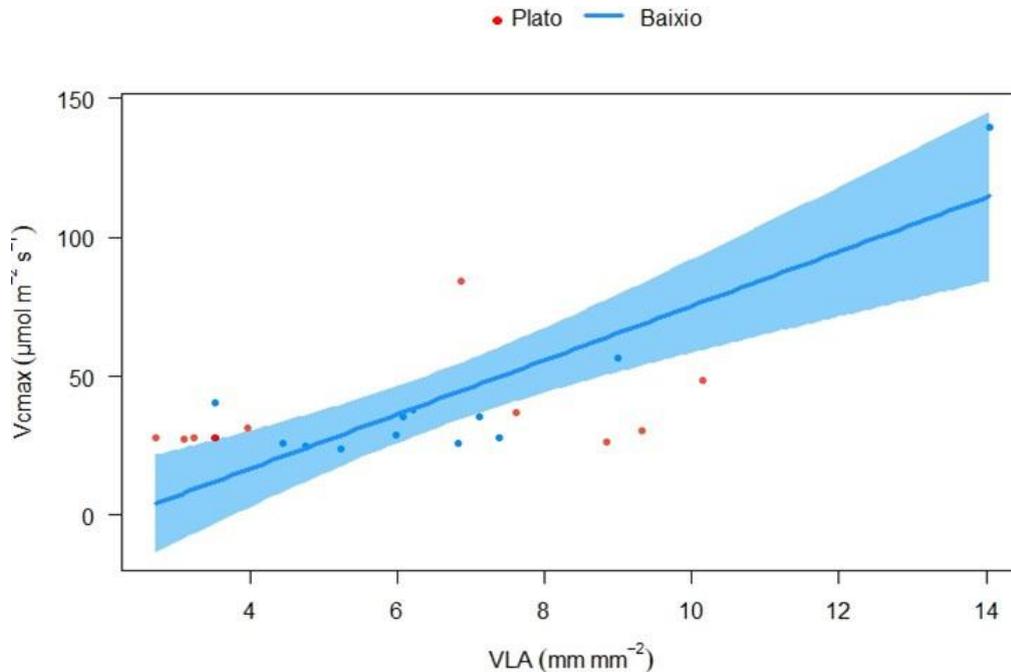


Figura 8. Correlação entre comprimento de veia por área (VLA) e a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}) de acordo com os ambientes hidrológicos contrastantes (platô e baixio). Os pontos em vermelho indicam a relação para os indivíduos em platô ($n = 10$). Os pontos e linhas em azul indicam a relação para os indivíduos em baixio ($n = 12$). A região sombreada indica o erro padrão.

4. Discussão

Neste estudo foi possível examinar duas abordagens distintas para estimar a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}) em plantas. O V_{cmax} que foi estimado através do método “one-point” de *Kauwe et al., 2016* e o V_{cmax} calculado pelo método tradicional da curva $A-C_i$ de *Farquhar et al., 1980*. Baseada na primeira pergunta, se as estimativas de V_{cmax} para árvores no baixio e no platô usando o método “one-point” são consistentes com as estimativas das curvas $A-C_i$ completas. Para os indivíduos analisados, o método “one-point” apresentou alta correlação com a curva completa $A-C_i$, considerando os ambientes hidrológicos contrastantes (*Figura 2*), sustentando a hipótese da consistência nas estimativas de V_{cmax} de espécies em diferentes ambientes hidrológicos, a partir do uso do método “one-point”. No entanto, notamos uma superestimativa dos valores de V_{cmax} pelo método “one-point” conforme os valores aumentam. Analisando separadamente, os valores apresentaram um ajuste ligeiramente menor no platô (*Figura 3A*), quando

comparado ao baixo (*Figura 3B*). E a superestimativa é mais forte no ambiente de baixo. Diante do exposto, presumimos que a superestimativa demanda um entendimento particular do método “one-point” para algumas espécies às quais são aplicadas, portanto, deve ser empregado com cuidado. O método de *Farquhar et al., 1980*, é bem estabelecido na literatura e continua sendo uma ferramenta valiosa para a determinação do V_{cmax} (Burnett et al., 2019). E o método “one-point” de *Kauwe et al., 2016* é uma técnica simplificada e precisa para estimar o V_{cmax} , baseado na medição da taxa de assimilação de CO_2 sob condições de luz saturante e concentração de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 .

Desta forma, ao comparar os valores estimados de V_{cmax} pelo “one-point” com os valores de V_{cmax} de cada curva $A-C_i$ completa verificou-se que 94% dos valores de luz saturante medidos eram limitados pela enzima Rubisco. O que sustenta a suposição fundamental da abordagem do método, de que V_{cmax} “one-point” pode ser estimado a partir da porção limitada por carboxilação da curva $A-C_i$ (Kauwe et al., 2016). Em uma outra avaliação, foram estudadas 6 espécies, sendo duas medidas em campo e 4 cultivadas em estufa. Este estudo concluiu que o método “one-point” subestimou significativamente V_{cmax} em quatro das seis espécies (Burnett et al., 2019). Diante do exposto, o método “one-point” fornece um meio robusto para expandir os bancos de dados atuais de V_{cmax} medidos em campo, proporcionando um novo potencial para melhorar os modelos de vegetação e quantificar os fatores ambientais da variação de V_{cmax} . Embora o sucesso do método pode depender da garantia de que a mensuração de um ponto seja realizada em circunstâncias em que A esteja impregnado com RuBP e aclimatada à luminosidade com precisão específica variando entre as espécies.

Neste estudo eu não encontrei diferenças de V_{cmax} entre os ambientes hidrológicos de platô e baixo (*Figura 4*). Respondendo assim, a segunda pergunta. O V_{cmax} é uma variável operacional que quantifica a eficiência fotossintética das plantas. E pode variar entre espécies e entre gradientes ambientais (Ali et al., 2015; Smith et al., 2019). Além de sofrer influência de fatores ambientais, como por exemplo disponibilidade de luz, água, nutrientes do solo e temperatura (Taiz e Zeiger, 2017). Desta forma, a hipótese de que pode existir variação de V_{cmax} para platô e baixo, foi respondida mostrando que não apresentou diferença nos indivíduos analisados. Uma

explicação para isto é que as plantas que crescem em diferentes ambientes podem ter desenvolvido adaptações específicas para otimizar a fotossíntese de acordo com as condições do local. Em alguns casos, essas adaptações podem resultar em taxas semelhantes de V_{cmax} , independentemente do ambiente. Além disso, pode haver uma variação intrínseca nas taxas de V_{cmax} entre indivíduos da mesma espécie, independentemente do ambiente. Essa variação pode ser influenciada por fatores genéticos, fisiológicos e outros fatores não ambientais. No entanto, em relação a luz disponível entre os ambientes, o ajuste encontrado nas análises, para a variação da luz entre os ambientes hidrológicos, foi possível identificar que tanto a luz quanto o ambiente são significativos. A luz é essencial para a fotossíntese, e a quantidade de luz que atinge uma folha tem fortes efeitos na sua atividade fotossintética (Lawson & Blatt, 2014; Matthews, Vialet-Chabrand, & Lawson, 2018). Diante do exposto, encontrei uma interação entre luz e capacidade fotossintética. Entre os indivíduos analisados nos dois ambientes, há um aumento do V_{cmax} de acordo com o aumento de luz no baixio, quando comparado ao platô (*Figura 5*). Levando em consideração que os indivíduos são de subosque, o aumento de V_{cmax} em resposta ao aumento de luz no baixio reflete a capacidade adaptativa das plantas para otimizar a fotossíntese em condições de maior luminosidade. A fotossíntese é um processo que converte luz solar em energia química, na forma de carboidratos (Taiz e Zeiger, 2017). Quando há mais luz disponível, as plantas têm acesso a uma maior quantidade de energia para realizar a fotossíntese. Essa adaptação é fundamental para que as plantas maximizem a produção de energia e nutrientes em ambientes específicos.

A variação de solo e drenagem ao longo de um gradiente hidrológico pode refletir em diferentes características morfológicas, anatômicas e fisiológicas das plantas, como por exemplo na condutância estomática, nas trocas gasosas (Bittencourt et al., 2022) e no comprimento de veias foliares (VLA) (Sack e Scoffoni, 2013). Neste estudo, constatamos que o VLA não apresenta diferença entre ambientes contrastantes de baixio e platô, e, portanto, não confirmamos as expectativas teóricas de maior densidade de venção (VLA) em ambientes com menor disponibilidade hídrica (Sack e Scoffoni, 2013) para o conjunto dos dados. Entretanto, observamos uma tendência a um maior VLA nas espécies especialistas de platô, quando comparado às especialistas de baixio (*Figura 6A*). Isso pode estar associado ao fato das espécies especialistas de platô, caracterizadas por lençol freático

profundo e redução da disponibilidade hídrica na estação seca, tenderem a apresentar estratégias conservadoras de aquisição de recursos hídricos. Podendo ser uma adaptação para lidar com condições específicas de seca e limitação hídrica. A densidade de venação foliar desempenha um papel crucial nas estratégias de adaptação das plantas a diferentes ambientes (Sack e Scoffoni, 2013). Ao longo do tempo, as espécies que desenvolvem uma maior densidade de venação foliar em resposta às condições específicas de lençol freático profundo e estação seca, podem ter uma vantagem evolutiva, aumentando suas chances de sobrevivência e reprodução em tais ambientes.

A compreensão da coordenação entre os traços anatômico e fisiológico representados pela densidade de venação, que é avaliada pelo comprimento de veias por área (VLA) e a capacidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}), permite entender uma das bases anatômicas do funcionamento da fotossíntese (Brodrribb et al., 2005). Constatamos inicialmente que há uma relação positiva entre VLA e V_{cmax} , para o conjunto de indivíduos das espécies analisadas nos dois ambientes (Figura 7), mas a relação só se mantém no baixio, quando os ambientes são avaliados separadamente (Figura 8). Este resultado está em desacordo com a hipótese de que V_{cmax} aumenta com a densidade de venação nas espécies localizadas em ambiente em que a água pode ser um fator limitante (platô). A relação entre a densidade de venação foliar e as condições do baixio pode ser uma manifestação da plasticidade das plantas em resposta ao ambiente local. Visto que plantas que colonizam áreas úmidas podem desenvolver uma estrutura de folha que favorece o aumento da captura eficiente de luz para a fotossíntese (Taiz e Zeiger, 2013). Uma justificativa para as plantas dos baixios estarem apresentando maior V_{cmax} conforme aumenta a densidade de venação, pode ser pelas estratégias eficientes na utilização de nutrientes, mesmo que algumas apresentem o VLA menor que as do platô. Isso pode envolver a alocação de nitrogênio de forma mais eficaz nas estruturas necessárias para a fotossíntese, como cloroplastos. O platô é o ambiente com maior disponibilidade de nutrientes (Blonder et al., 2011). Então, para o baixio, a razão para maior VLA pode estar relacionado na captação de nutrientes.

5. Conclusão

A aplicação do método "one-point" proporciona vastas oportunidades para compreender os padrões ecológicos e o funcionamento de florestas, especialmente para estimativas da atividade fotossintética (V_{cmax}) em indivíduos de espécies encontradas em ambientes hidrológicos contrastantes. No entanto, é crucial exercer cautela para garantir o sucesso adequado do método. Quanto à presença de luz nos ambientes de baixio e platô, ocorre uma interação entre a luminosidade e a capacidade fotossintética.

Em síntese, estabelecendo uma correlação entre os parâmetros de capacidade fotossintética e densidade de venação, buscamos compreender as relações morfológicas e ecofisiológicas de espécies vinculadas a distintos ambientes hidrológicos. Ao analisar VLA entre as áreas de baixio e platô, não observamos diferenças significativas. No entanto, a partir desses resultados, podemos concluir que existe uma interação entre a densidade de venação e o ambiente, exercendo influência sobre o V_{cmax} .

6. Referências

Allen CD, MaCalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH et al. 2010. **A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests.** Forest Ecology and Management 259: 660–684.

Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rodenbeck C, Atlatf Arain M, Baldocchi D, Bonan GB, 2010. **Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate.** Science 329: 834–838.

Bernacchi C, Singaas E, Pimentel C, Portis A Jr, Long S. 2001. **Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis.** Plant, Cell & Environment 24: 253–259.

Rius F B, Filho D P J, Fleischer K, Hofhansl F, Blanco C C, Rammig A, Domingues F T, Lapola M D, 2023. **Higher functional diversity improves modeling of Amazon Forest carbon storage.** Ecological Modelling, Volume 481, 110323, ISSN 0304-3800.

Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, Gloor E, Baker TR, Lloyd J, Lopez-Gonzalez G, Monteagudo-Mendoza A, Malhi Y, Lewis SL et al. 2015. **Long-term decline of the Amazon carbon sink.** Nature 519: 344–34.

Costa C. R. F., Schiatti J., Scott C. S., Smith N. M. 2022. **The other side of tropical forest drought: do shallow water table regions of Amazonia act as large-scale hydrological refugia from drought?** New Phytologist.

Chauvel A, Lucas Y, Boulet R. 1987. **On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil.** Experientia 43: 234-241.

Dubois JJB, Fiscus EL, Booker FL, Flowers MD, Reid CD. 2007. **Optimizing the statistical estimation of the parameters of the Farquhar–von Caemmerer-Berry model of photosynthesis.** New Phytologist 176: 402–414.

Eleinis A L, Winter K, R. Goldsmith G R, (2023), **Evidence for phylogenetic signal and correlated evolution in plant–water relation traits.** New Phytol, 237: 392-407.

Erfanian A, Wang G, Fomenko L. 2017. **Unprecedented drought over tropical South America in 2016: Significantly under-predicted by tropical SST.** Scientific Reports 7: 22–24.

Esteban E JL, Castilho CV, Melgaco KL, Costa FRC. 2021. **The other side of droughts: wet extremes and topography as buffers of drought negative effects in an Amazonian forest.** New Phytologist 229: 1995–2006.

Feng X, Dietze M. 2013. **Scale dependence in the effects of leaf ecophysiological traits on photosynthesis: Bayesian parameterization of photosynthesis models.** New Phytologist 200: 1132–1144.

Gaglioti, A.L. *Pourouma in Flora e Funga do Brasil.* Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB15071>>. Acesso em: 17 nov. 2023.

Gaglioti, A.L. & Romaniuc-Neto, S. 2017. **A Taxonomic Revision Of The Genus Pourouma (Urticaceae). Mapati from Neotropical flora.** Beau Bassin-Rose Hill: LAP LAMBERT Academic Publishing, pp. 1-245.

Gu F, Zhang Y, Tao B, Wang Q, Yu G, Zhang L, Li K. 2010. **Modeling the effects of nitrogen deposition on carbon budget in two temperate forests.** *Ecological Complexity* 7: 139–148.

Hubau W, Lewis SL, Phillips OL, Affum-Baffoe K, Beeckman H, Cuni'-Sanchez A, Daniels AK, Ewango CEN, Fauset S, Mukinzi JM et al. 2020. **Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests.** *Nature* 579: 80–87.

Kauwe, M. G., Lin, Y. S., Wright, I. J., Medlyn, B. E., Crous, K. Y., Ellsworth, D. S., ... Domingues, T. F. (2016). **A test of the “one-point method” for estimating maximum carboxylation capacity from field measured, light -saturated photosynthesis.** *New Phytologist*, 210(3),1130–1144.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal.** Seropédica, Rio de Janeiro,1997.

Liang, D.; Huang, G. **Influence of Urban Tree Traits on Their Ecosystem Services: A Literature Review.** *Land* 2023, 12,1699.

Maire V, Wright IJ, Prentice IC, Batjes NH, Bhaskar R, Bodegom PM, Cornwell WK, Ellsworth D, Niinemets U, Ordóñez A € et al. 2015. **Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates.** *Global Ecology and Biogeography* 24: 706–717.

MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; LUIZÃO, R. et al. **RAPELD: A modification of the gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites.** *Biota Neotropica*, vol. 5, p. 19-24, 2005.

Pantin F, Simonneau T, Muller B. 2012. **Coming of leaf age: control of growth by hydraulics and metabolics during leaf ontogeny.** *New Phytologist* 196: 349–366.

Pacific VJ, McGlynn BL, Riveros-Iregui DA, Welsch DL, Epstein HE. 2011. **Landscape structure, groundwater dynamics, and soil water content influence soil respiration across riparian-hillslope transitions in the Tenderfoot Creek Experimental Forest, Montana.** *Hydrological Processes* 25: 811–827.

Prado K, Maurel C (2013) **Regulation of leaf hydraulics: from molecular to whole plant levels.** *Front Plant Sci* 4: 255. doi: 10.3389/fpls.2013.00255.

PRICE, C. A. 2012. LEAF GUI: **Analyzing the geometry of veins and areoles using image segmentation algorithms.** In: Normanly J (eds) High-Troughput Phenotyping in Plants. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols), vol.918, Humana Press, Totowa, NJ. Disponível em: <http://www.leafgui.org/>.

RIBEIRO, J. L. S.; HOPKINS, M. J. G.; VICENTINI, A. et al. **Flora da reserva ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia central.** INPA/DFID, Manaus, BR. 1999.

Roth-Nebelsick, A, Uhl, D., Mosbrugger, V. & Kerp, H. 2001. **Evolution and function of leaf venation architecture: a review.** Annals of Botany, 87(5): 553–566.

Satyamurty P, Castro AA de, Tota J, Gularte LES, Manzi AO. 2010. **Rainfall trends in the Brazilian Amazon Basin in the past eight decades.** Theoretical and Applied Climatology 99: 139–148.

Sack L, Scoffoni C, McKown AD, Frole K, Rawls M, Havran JC, Tran H, Tran T. 2012. **Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns.** Nature Communications 3: 837.

Sinha, D., Tandon, P.K. 2020. **An Overview of Nitrogen, Phosphorus and Potassium: Key Players of Nutrition Process in Plants.** In: Mishra, K., Tandon, P.K., Srivastava, S. (eds) Sustainable Solutions for Elemental Deficiency and Excess in Crop Plants.

Schietti J, Emilio T, Rennó CD, Drucker DP, Costa FRC, Nogueira A, Baccaro FB, Figueiredo F, Castilho C V, Kinupp V et al. 2014. **Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest.** Plant, Ecology & Diversity 7: 241–253.

Taiz L, Zeiger E. 2013. Fisiologia vegetal. 5ta edição.

Taiz L, Zeiger E. 2017. Fisiologia vegetal. 6ta edição.

Xu X, Jia G, Zhang X, Riley WJ, Xue Y. **Climate regime shift and forest loss amplify fire in Amazonian forests.** Glob Chang Biol. 2020.

Wilson KB, Baldocchi DD, Hanson PJ. 2000. **Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest.** *Tree Physiology* 20: 565–578.

Zhang, M., Liu, N., Harper, R., Li, Q., Liu, K., Wei, X., Liu, S. (2017). **A global review on hydrological responses to forest change across multiple spatial scales: Importance of scale, climate, forest type and hydrological regime.** *Journal of Hydrology*, 546, 44–59.

7. Fontes de Financiamento

Projeto Universal CNPq 406149/2021-6: “A diversidade funcional das árvores em florestas com lençol freático superficial aumenta a resiliência da Amazônia frente a secas severas? Coordenadora: Flávia Costa.

Projeto NSF 1950080: “The other side of tropical forest drought: Do shallow water table regions of Amazonia act as large-scale hydrologic refugia from drought?” PI US Scott Stark, PI Brasil Flávia Costa.

8. Anexos

O J_{max} (taxa máxima de transporte de elétrons, uma das variáveis operacionais representativas da taxa fotossintética, junto com o V_{cmax}), também não apresentou diferença entre os indivíduos de platô e baixio ($p=0.56$, *Figura 9A*), nem entre as médias dos indivíduos de acordo com sua preferência de habitat ($p=0.86$; $R=0.012$ e $p=0.87$, $R=0.015$; *Figura 9B*).

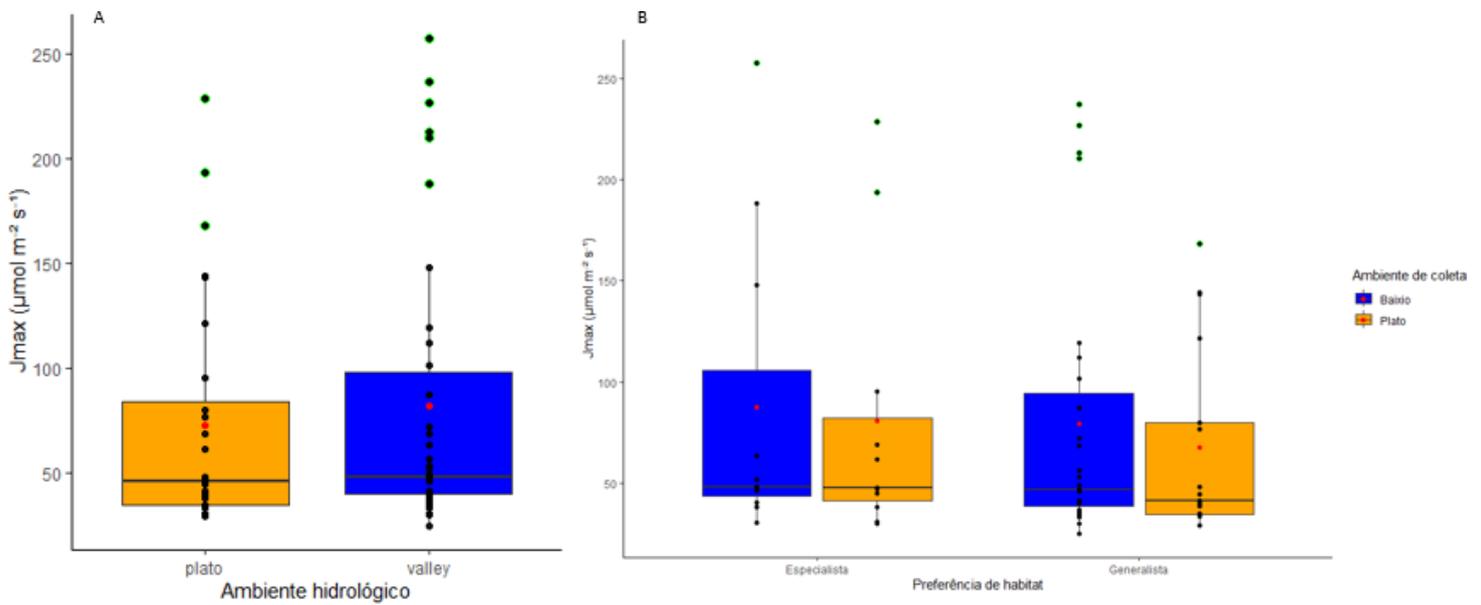


Figura 9. J_{max} (taxa máxima de transporte de elétrons) dos indivíduos localizadas nos ambientes platô e baixo e suas respectivas preferências por habita. Os pontos na cor vermelha indicam a média para cada ambiente. Os pontos em verde são os outliers, (n total = 66).

A razão entre J_{max} e V_{cmax} (um indicador da *eficiência da conversão de luz em Carbono fixado*), apresentou uma diferença marginal nas médias dos indivíduos localizados em ambientes de platô ($p=0.05$; $R^2=0.008$, *Figura 10*).

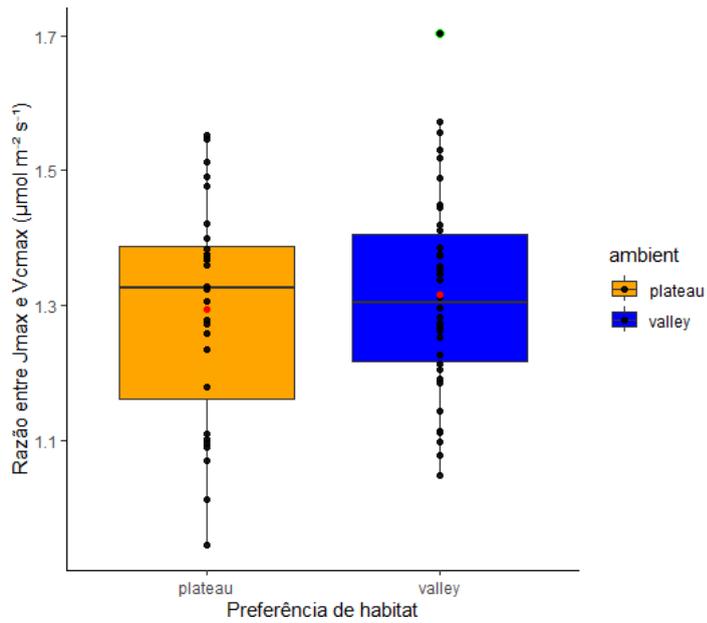


Figura 10. Razão entre J_{max} (taxa máxima de transporte de elétrons) e V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco) dos indivíduos localizados nos ambientes hidrológicos contrastantes (platô e baixo). Os pontos na cor vermelha indicam a média para cada ambiente. Os pontos em verde são os outliers, (n total = 66).