



UNIVERSIDADE FEDERAL DO OESTE DO PARÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS NATURAIS DA AMAZÔNIA

**ECOFISIOLOGIA DE VEGETAÇÃO SAVÂNICA COMO
INDICADOR PARA ESTUDOS DE INTERAÇÃO BIOSFERA
ATMOSFERA NA AMAZÔNIA. ESTUDO DE CASO VILA DE
PONTA DE PEDRAS, PARÁ.**

DELIANE VIEIRA PENHA DE OLIVEIRA

Santarém, Pará
Fevereiro, 2013

Deliane Vieira Penha de Oliveira

**ECOFISIOLOGIA DE VEGETAÇÃO SAVÂNICA COMO
INDICADOR PARA ESTUDOS DE INTERAÇÃO BIOSFERA
ATMOSFERA NA AMAZÔNIA. ESTUDO DE CASO VILA DE
PONTA DE PEDRAS, PARÁ.**

ORIENTADORA: Dra. PATRÍCIA CHAVES DE OLIVEIRA

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Oeste Pará – UFOPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais, junto ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais da Amazônia.

Área de concentração: Estudos e Manejos de Ecossistemas Amazônicos.

**Santarém, Pará
Fevereiro, 2013**

DEDICATÓRIA

Às mulheres que não abrem mão e se alegram com a maternidade, mesmo que esta não tenha sido planejada.

À Delgina Penha (mãe) e Patrícia Chaves (orientadora) por me ensinarem com seus exemplos que é possível realizar um sonho profissional, e ao mesmo tempo priorizar o que podemos ter de mais importante: os filhos!

AGRADECIMENTOS

Aos meus preciosos filhos, Nicole Cristine e Nicolás Asafe, por serem o meu “combustível”, a minha alegria, o meu descanso, e tantas outras coisas boas que contribuíram imensamente para a conclusão deste trabalho.

Ao meu esposo, pela fidelidade, companheirismo, paciência, compreensão, e sobre tudo, pelo amor!

Aos meus pais, Délio e Delgina, e irmãos, Deugiele e Delinaldo, pelo apoio, amor e carinho.

À Professora Patrícia Chaves de Oliveira, pela orientação competente, disponibilidade, confiança e especialmente, pela oportunidade de possibilitar a continuidade de minha formação ao nível de Mestre.

Ao Laboratório de Ecologia de Ecossistemas Amazônicos (LEEA) da Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA), pelo apoio logístico para a realização deste trabalho.

Ao CNPq pela bolsa de estudos ao longo desses dois anos.

Aos professores do PPGRNA, pelos ensinamentos repassados, por compreenderem, permitirem, e nos casos especiais possibilitarem a logística necessária para a participação do pequeno Nicolás nas aulas.

Ao Pedro Dias pela orientação árdua e treinamento no primeiro projeto.

Aos colegas de laboratório Jaqueline Braga, Suellen Castro, Paulo Félix, Helton Lameira e Peter Trops, pelo apoio e amizade.

Aos meus colegas de mestrado, turma 2011 e 2012, pelo companheirismo, apoio, incentivo, força, e principalmente, pela ajuda com o pequeno Nicolás em todos os momentos que precisei, especialmente, Jéssica, Jucele, Jacqueline, Patrícia, Khaty, Suellen, Ana Paula, Thuany, Luciana, Wania, Marissol, Rosane, Margarida, Fred, Victor e Alex.

À Ana Sofia pela ajuda com o depósito das plantas no herbário do INPA.

Enfim, a todas as pessoas que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho. Muito Obrigada!

EPÍGRAFE

**“Agora sei que o SENHOR salva a sua ungi-
da; Ele me ouviu desde o seu santo céu, com
a força salvadora da sua mão direita. Uns
confiam em carros e outros em cavalos, mas
Eu faço menção do nome do SENHOR meu
Deus. Uns encurvam-se e caem, mas Eu me
levanto e fico de pé”**

(Adaptado de Salmos 20:6-8)

OLIVEIRA, Deliane Vieira Penha. **Ecofisiologia de vegetação savânica como indicador para estudos de interação biosfera atmosfera na Amazônia. Estudo de caso Vila de Ponta de Pedras, Pará.** 2013. 85 p. Dissertação de Mestrado em Ciências. Área de Concentração: Processos de interação da biosfera e atmosfera - Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia. Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, Santarém, 2013.

RESUMO

Dentre os diversos ecossistemas no Baixo Amazonas está a savana. Contudo, estudos ecofisiológicos nesse ambiente são inexistentes, porém imprescindíveis, dada à sua importância nos serviços ecossistêmicos. Nesse sentido, este trabalho objetivou caracterizar o comportamento ecofisiológico de espécies lenhosas em uma savana amazônica. As variáveis fisiológicas analisadas foram: fotossíntese, transpiração, condutância estomática, temperatura foliar e eficiência no uso da água. O equipamento utilizado foi um analisador de gás na região do infravermelho (IRGA). As oito espécies estudadas foram; *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., *Salvertia convallariaeodora* A. St.-Hil., *Anacardium occidentale* L., *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum., *Byrsonima coccolobifolia* Kunth., *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., *Dioclea bicolor* Benth., *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. Os resultados demonstraram que *D. bicolor* foi mais sensível à perdas hídricas e *B. coccolobifolia* mais tolerante. A Análise de Variância dois critérios mostrou que as diferenças na fotossíntese, em relação aos horários e às espécies não foram significativas; porém, para transpiração, as diferenças foram significativas em relação aos horários e às espécies. Houve homogeneidade quanto às estratégias de regulação hídrica através do controle da condutância estomática. Altas temperaturas foliares foram observadas no horário de maior irradiância. A eficiência no uso da água pelas espécies foi afetada pela hora do dia, sendo maior nas primeiras horas da manhã. A Análise de Matriz de Correlação demonstrou forte dependência entre transpiração e condutância estomática para todas as espécies. A interação biosfera e atmosfera através do estudo da ecofisiologia da vegetação savânica mostrou que o período seco nesse ambiente afetou a transpiração, a temperatura foliar e a eficiência no uso da água.

Palavras chave: Fisiologia vegetal, savana, fluxo de gases.

OLIVEIRA, Deliane Vieira Penha. **Ecophysiology of savannah vegetation as an indicator for studies of biosphere atmosphere interaction in the Amazon. Case Study “Ponta de Pedras” Village, Pará State** 2013. 85 p. Dissertation Master Degree in Science. Concentration Area: Processes of interaction of the biosphere and atmosphere - Postgraduate Course Program in Natural Resources from Amazon. Universidade Federal do Oeste do Pará - UFOPA, Santarém City, 2013.

ABSTRACT

Among the various ecosystems in the Baixo Amazonas there is the savannah. However, ecophysiological studies are non-existent in this area, but essential, on their importance in ecosystem services. Thus, this study aimed to characterize the ecophysiological behavior of woody species in an Amazonian savanna. The physiological variables were analyzed: photosynthesis, transpiration, stomatal conductance, leaf temperature and water use efficiency. The equipment used was a gas analyzer in the infrared region (IRGA). The eight species were studied; *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., *Salvertia convallariaeodora* A. St.-Hil., *Anacardium occidentale* L., *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltld.) K. Schum., *Byrsonima coccolobifolia* Kunth., *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., *Dioclea bicolor* Benth., *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. The results showed that *D. bicolor* was more sensitive to water loss and *B. coccolobifolia* more tolerant. Analysis of variance the two criteria showed that differences in photosynthesis in relation to time and the species were not significant, but for transpiration, the differences were significant in relation to time and species. There was homogeneity about the strategies for water regulation through the control of stomatal conductance. High temperatures in leaves were observed in time higher irradiance. The efficiency of water use by species was affected by the period of day, being higher in the early morning hours. Analysis of Correlation Matrix demonstrated deep dependency between transpiration and stomatal conductance for all species. The biosphere-atmosphere interaction by studying the ecophysiology of savanna vegetation showed that the dry period that environment affected transpiration, leaf temperature and water use efficiency.

Key words: Plant physiology, savannah, gas flow

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	ix
LISTA DE FIGURAS	xii
1 INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	2
1.1.1 Bioma Amazônia	2
1.1.1.1 Savanas Amazônicas	3
1.1.2 Ecofisiologia de espécies lenhosas em ecossistema de Savana.....	6
1.1.2.1 Fluxo de gases	7
1.1.2.1.1 Fotossíntese	7
1.1.2.1.2 Condutância estomática	8
1.1.2.1.3 Transpiração	9
1.1.2.2 Sazonalidade.....	11
1.2 OBJETIVOS	13
1.2.1 Objetivo Geral	13
1.2.2 Objetivos Específicos	13
2 MATERIAL E MÉTODOS	13
2.1 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	13
2.2 SELEÇÃO DE ESPÉCIES	15
2.3 VARIÁVEIS FISIOLÓGICAS	17
2.4 ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	17
3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	19
4 CAPITULO I.....	25

Resumo	27
Abstract	27
INTRODUÇÃO	28
MATERIAL E MÉTODOS	31
Seleção de espécies	32
Espécies Estudadas.....	34
Variáveis fisiológicas	35
Análise estatística.....	36
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	36
CONCLUSÃO	43
AGRADECIMENTOS	44
BIBLIOGRAFIA CITADA	44
ANEXOS	71

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies estudadas na savana de Ponta de Pedras. Identificação, critérios de seleção e material voucher.....	16
Tabela 2 A. Resultados da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido de 8:00 - 9:00 h ($Q = 1. 100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto à fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e Eficiência do uso da água “WUE” em <i>Byrsonima crassifolia</i> , <i>Salvertia convallariaeodora</i> , <i>Anacardium occidentale</i> e <i>Tocoyena formosa</i> em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.....	48
Tabela 2 B. Resultados da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido de 8:00 - 9:00 h ($Q = 1. 100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto à fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” em <i>Byrsonima coccolobifolia</i> , <i>Xylopiá aromática</i> , <i>Dalbergia bicolor</i> e <i>Miconia rubiginosa</i> em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.....	49
Tabela 3 A. Resultados da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido de 11:00 - 12:00 h ($Q = 1. 810 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto à fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” em <i>Byrsonima crassifolia</i> , <i>Salvertia convallariaeodora</i> , <i>Anacardium occidentale</i> e <i>Tocoyena formosa</i> em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.....	50
Tabela 3 B. Resultados da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido de 11:00 - 12:00 h ($Q = 1. 810 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto à fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” em <i>Byrsonima coccolobifolia</i> , <i>Xylopiá aromática</i> , <i>Dalbergia bicolor</i> e <i>Miconia rubiginosa</i> em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.....	51
Tabela 4. Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise da taxa de Fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) obtida nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h das espécies <i>B. crassifolia</i> , <i>S. convallariaeodora</i> , <i>A. occidentale</i> , <i>T. formosa</i> , <i>B. coccolobifolia</i> , <i>X. aromática</i> , <i>D. bicolor</i> e <i>M. rubiginosa</i> , em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.....	53
Tabela 5. Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise da taxa de Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) obtida nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h das espécies <i>B. crassifolia</i> , <i>S. convallariaeodora</i> , <i>A. occidentale</i> , <i>T. formosa</i> , <i>B. coccolobifolia</i> , <i>X. aromática</i> , <i>D. bicolor</i> e <i>M. rubiginosa</i> , em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.....	53

- Tabela 6.** Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise da taxa de Condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) obtida nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h das espécies *B. crassifolia*, *S. convallariaeodora*, *A. occidentale*, *T. formosa*, *B. coccolobifolia*, *X. aromatica*, *D. bicolor* e *M. rubiginosa*, em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 54
- Tabela 7.** Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise da taxa de Temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) obtidas nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h das espécies *B. crassifolia*, *S. convallariaeodora*, *A. occidentale*, *T. formosa*, *B. coccolobifolia*, *X. aromatica*, *D. bicolor* e *M. rubiginosa*, em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 54
- Tabela 8.** Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise da Eficiência no uso da água obtida nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h das espécies *B. crassifolia*, *S. convallariaeodora*, *A. occidentale*, *T. formosa*, *B. coccolobifolia*, *X. aromatica*, *D. bicolor* e *M. rubiginosa*, em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 55
- Tabela 9.** Teste de Hotelling para o horário de 8:00 – 9:00 h quanto as variáveis fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” das espécies *B. coccolobifolia* e *D. bicolor*..... 58
- Tabela 10.** Teste de Hotelling para o horário de 11:00 – 12:00 h quanto as variáveis fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” das espécies *B. coccolobifolia* e *D. bicolor*..... 58
- Tabela 11.** Análise Multivariada, teste de Penrose e Mahalanobis para comparação do comportamento ecofisiológico de oito espécies de savana (A = *B. crassifolia*, B = *S. convallariaeodora*, C = *A. occidentale*, D = *T. formosa*, E = *B. coccolobifolia*, F = *X. aromatica*, G = *D. bicolor*, H = *M. rubiginosa*) a partir de um conjunto de cinco variáveis (A, E, g_s , T_{leaf} , WUE), no horário de 8:00 - 9:00 h, na savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 59
- Tabela 12.** Análise Multivariada, teste de Penrose e Mahalanobis para comparação do comportamento ecofisiológico de oito espécies de savana (A = *B. crassifolia*, B = *S. convallariaeodora*, C = *A. occidentale*, D = *T. formosa*, E = *B. coccolobifolia*, F = *X. aromatica*, G = *D. bicolor*, H = *M. rubiginosa*) a partir de um conjunto de cinco variáveis (A, E, g_s , T_{leaf} , WUE), no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 61
- Tabela 13.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *B. crassifolia* no horário de 11:00 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 63

- Tabela 14.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *S. convallariaeodora* no horário de 11:00 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 64
- Tabela 15.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *A. occidentale* no horário de 11:00 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará. 65
- Tabela 16.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *T. formosa* no horário de 11:00 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará. 66
- Tabela 17.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *B. coccolobifolia* no horário de 11:00 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará. 67
- Tabela 18.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *X. aromatica* no horário de 11:00 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará. 68
- Tabela 19.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *D. bicolor* no horário de 11:00 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE”, na savana de 64Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 69
- Tabela 20.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *M. rubigitana* no horário de 11:00 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 70

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Imagem Landsat 227.62, Bandas R3, B4, G5 - INPE, 2012. Dados vetoriais produzidos no Laboratório de base cartográfica da Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA). Vetores disponíveis em IBGE, 2012. Localização da área de estudo, Região de Ponta de Pedras no município de Santarém-Pará..... 14
- Figura 2.** Gráficos de médias da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido nos horários de 8:00 – 9:00 h (cor cinza) e de 11:00 - 12:00 h (cor preta) quanto à fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C), temperatura foliar (D) e Eficiência do uso da água (E) em oito espécies: *B. crassifolia* (1), *S. convallariaeodora* (2), *A. occidentale* (3), *T. formosa* (4), *B. coccolobifolia* (5), *X. aromatica* (6), *D. bicolor* (7) e *M. rubiginosa* (8), em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 52
- Figura 3.** Análise de Regressão (modelo geométrico) para WUE (Eficiência do uso da água $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ao longo do dia nos horários de 8:00 – 9:00 h e de 11:00 - 12:00 h das espécies *B. crassifolia* (A), *S. convallariaeodora* (B), *A. occidentale* (C), *T. formosa* (D) em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 56
- Figura 4.** Análise de Regressão (modelo geométrico) para WUE (Eficiência do uso da água $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ao longo do dia nos horários de 8:00 – 9:00 h e de 11:00 - 12:00 h das espécies *B. coccolobifolia* (E), *X. aromatica* (F), *D. bicolor* (G) e *M. rubiginosa* (H), em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 57
- Figura 5.** Gráfico da Análise Multivariada, teste de Penrose e Mahalanobis para comparação do comportamento ecofisiológico de oito espécies de savana (A = *B. crassifolia*, B = *S. convallariaeodora*, C = *A. occidentale*, D = *T. formosa*, E = *B. coccolobifolia*, F = *X. aromatica*, G = *D. bicolor*, H = *M. rubiginosa*) a partir de um conjunto de cinco variáveis (A, E, g_s , T_{leaf} , WUE), no horário de 8:00 - 9:00 h, na savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 60
- Figura 6.** Gráfico da Análise Multivariada, teste de Penrose e Mahalanobis para comparação do comportamento ecofisiológico de oito espécies de savana (A = *B. crassifolia*, B = *S. convallariaeodora*, C = *A. occidentale*, D = *T. formosa*, E = *B. coccolobifolia*, F = *X. aromatica*, G = *D. bicolor*, H = *M. rubiginosa*) a partir de um conjunto de cinco variáveis (A, E, g_s , Tf, WUE), no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará..... 62

- Figura 7.** Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *B. crassifolia* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 63
- Figura 8.** Gráfico do Resultado da Matriz Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *S. convallariaeodora* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 64
- Figura 9.** Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *A. occidentale* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 65
- Figura 10.** Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *T. formosa* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 66
- Figura 11.** Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *B. coccolobifolia* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 67
- Figura 12.** Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *X. aromatica* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 68
- Figura 13.** Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *D. bicolor* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 69
- Figura 14.** Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *M. rubiginosa* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará..... 70

1 INTRODUÇÃO GERAL

A Região Amazônica compreende a maior área contínua de floresta tropical do mundo e estende-se por diversos países da América do Sul, entretanto, sua maior abrangência ocorre em território brasileiro (Allaby, 2006). No Brasil, a região Amazônica ou Amazônia Legal, ocupa cerca de 60% do território nacional (Fearside, 2002). A alta taxa de produtividade primária e a enorme biodiversidade da fauna e flora presente nas florestas dessa região é uma das suas principais características (Shubart, 2000).

Contudo, embora seja evidente que em termos de dimensão predominem na Amazônia os ecossistemas florestais, a intensa atenção a esse elemento acarretou distorções sérias nos estudos dos diversos ecossistemas regionais (Ab'saber, 2002).

Nesse sentido, chama-se a atenção para a diversidade de ecossistemas na Região, dentre os quais, destaca-se a savana, que embora ocorra em porções minoritárias, sua ocorrência e permanência em uma ampla região florestal merece atenção de diversas áreas da ciência a fim de se buscar um melhor entendimento quanto a sua dinâmica, bem como sua importância para a Região.

As savanas no norte da América do Sul podem ser encontradas em diversos países e ocorrem por toda a Bacia Amazônica, constituindo-se como áreas disjuntas do Cerrado do Planalto Central Brasileiro (Pennington *et al.*, 2006).

Na Região do Baixo Amazonas, as savanas encontradas são do tipo úmidas sazonais, a diversidade alfa de árvores e arbustos lenhosos é baixa (Ratter *et al.*, 2006) e apresentam uma marcante heterogeneidade estrutural da vegetação. Os tipos fisionômicos encontrados são o campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado senso estrito e cerradão.

Nesse sentido, em virtude das diferenças na estrutura da vegetação, as respostas fisiológicas de espécies savânicas às condições do ambiente podem alterar. Em fitofisionomias com maior densidade de elementos lenhosos, estes sofreriam um déficit hídrico acentuado, por esta razão, espécies lenhosas de savana realizam um alto investimento em estruturas subterrâneas, a fim de atingir camadas permanentemente úmidas do solo (Naves-Barbiero, 2000), assim, destaca-se a importância desse ecossistema no contexto das mudanças climáticas globais, tendo em vista que o alto investimento em estruturas

subterrâneas representa um dreno importante dos produtos fotossintéticos pela maioria das plantas de savana (Sarmiento *et al.*, 1985)

Quanto às espécies lenhosas (árvores e arbustos grandes), estas apresentam adaptações e mecanismos que possibilitem sua sobrevivência e reprodução em condições ambientais extremas. Por conseguinte, as peculiaridades da vegetação savânica, como adaptações morfológicas e anatômicas, estão relacionadas diretamente aos processos fisiológicos da planta (Ashton e Berlim, 1994) tais como, fotossíntese, transpiração e condutância estomática os quais são influenciados pela sazonalidade.

Sendo assim, o estudo da ecofisiologia contribui para o entendimento dos serviços ecossistêmicos que as plantas prestam nesse ambiente, permite identificar espécies potenciais quanto ao sequestro de carbono e, diante das mudanças climáticas, sinaliza para o que pode acontecer com a biodiversidade nos diversos ecossistemas devido o papel fundamental que as plantas possuem nesse contexto.

1.1 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.1.1 Bioma Amazônia

A Região Amazônica possui uma área de aproximadamente 7.000.000 km² e compreende a maior área contínua de floresta tropical no mundo (Allaby, 2006). Estende-se por diversos países da América do Sul (p. ex. Brasil, Colômbia, Peru, Venezuela, Equador); entretanto, sua maior abrangência ocorre em território brasileiro (Ferreira e Salati, 2000; Allaby, 2006; Albernaz, 2007).

No Brasil, a Região Amazônica ou Amazônia Legal, ocupa cerca de 60% do território nacional e abrange os Estados do Acre, Amazonas, Pará, Roraima, Amapá, Rondônia, Mato Grosso, Tocantins e parte do Estado do Maranhão (Fearnside, 2002).

A localização da Amazônia na zona equatorial é o fator chave para o estabelecimento da floresta tropical úmida, visto que nesta Região ocorre a incidência de alta concentração do fluxo de radiação solar, evento que associado à elevada disponibilidade de água permite a formação deste tipo de vegetação; e devido às condições climáticas favoráveis ao crescimento dos vegetais, essas florestas são caracterizadas por uma alta taxa de produtividade primária e um grande estoque de biomassa vegetal (Schubart, 2000). Por esta razão, esse ecossistema

pode desempenhar papel fundamental na mitigação dos impactos causados pelas crescentes concentrações de CO₂ na atmosfera (Buckeridge *et al.*, 2008; Fearnside, 2009), uma vez que, por meio do processo de fotossíntese processam moléculas de carbono na vegetação, a qual é capaz de absorver grande quantidade, cerca de seis vezes, do que é liberado para o ambiente devido à queima de combustíveis fósseis (Lewis *et al.*, 2004).

Adicionalmente, o valor das florestas tropicais está associado, especialmente, à sua enorme biodiversidade (Pires–O’Brien e O’Brien, 1995; Allaby, 2006; Albernaz, 2007), dentre as quais, a floresta Amazônica é considerada a que possui a maior reserva de biodiversidade do planeta (Ferreira e Salati, 2000).

Em virtude disso, a biodiversidade da Região comumente é associada ao ecossistema florestal e seus elementos, especialmente fauna e flora (Ab’saber, 2002). Contudo, embora seja evidente que em termos de dimensão predominam na Amazônia os ecossistemas florestais, a intensa atenção a esse elemento, acarretou distorções sérias nos estudos dos diversos ecossistemas regionais (Ab’saber, 2002).

Nesse sentido, ressalta-se que a Amazônia não é um contínuo homogêneo de floresta ombrófila densa, mas uma Região que apresenta uma alta diversidade de ecossistemas (Albernaz, 2007), que por sua vez, são o resultado da correlação de diversas formas vegetais com a heterogeneidade do clima, da topografia, dos solos e da hidrologia da bacia amazônica (Ferreira e Salati, 2000; Schubart, 2000).

1.1.1.1 Savanas Amazônicas

Dentre os diversos ecossistemas presentes na Região Amazônica, destaca-se a ocorrência de formações savânicas, que distribuídas irregularmente, ocorrem tanto em suas fronteiras como em seu interior (Miranda, 1993). Quando comparadas às formações florestais, constituem um tipo de vegetação pouco expressiva em termos dimensionais, se estabelecendo como enclaves na floresta tropical úmida em padrões contínuos ou de ilhas isoladas (Carneiro-Filho, 1993).

Chegando a abranger uma área de aproximadamente 700.000 km², as savanas ocorrem por toda a Bacia Amazônica, podendo ser encontradas em diversos países do norte da Améri-

ca do Sul como Bolívia, Paraguai, Venezuela, Colômbia, Guiana, Suriname e Brasil; neste último, nos estados do Amapá, Roraima, Amazonas e Pará (Ratter *et al.*, 2006; Ribeiro e Dias, 2007), sendo encontrada no Estado de Roraima a maior área contínua de savanas da Amazônia brasileira, cerca de 39.800 km² (Barbosa e Fearnside, 2005).

As savanas isoladas no norte amazônico constituem-se como áreas disjuntas do Cerrado do Planalto Central Brasileiro (Ratter *et al.*, 1997; Miranda *et al.*, 2006; Pennington *et al.*, 2006; Ribeiro e Dias, 2007), onde concentra-se a maior área contínua de formação savânica neotropical (Oliveira-Filho e Ratter, 2002; Pennington *et al.*, 2006). Por esta razão, o termo “cerrado” também pode ser usado para designar as savanas presentes na Amazônia, uma vez que, dentre outros fatores relevantes, definem fitofisionomias presentes naquela Região, com grandes similaridades na estrutura e na organização da paisagem (Barbosa *et al.*, 2007).

Na Região do Baixo Amazonas, as savanas são do tipo úmidas, classificadas como sazonais (Sarmiento *et al.*, 1985) e caracterizadas por apresentar uma vegetação xeromorfa e fisionomicamente variada, cuja proporção dos indivíduos lenhosos resulta em formas mais abertas ou mais densas; onde em ambos os casos o estrato herbáceo é dominante, e os componentes arbóreo e arbustivo podem ocorrer sob densidade variável (Ratter *et al.*, 2006). O estrato lenhoso possui, predominantemente, espécies perenifólias (sempre verdes), as folhas possuem um grau de esclerofilia menos acentuado em relação às savanas secas e a presença de espinhos e suculência quase não são encontrados (Sarmiento *et al.*, 1985). Os solos, em geral são distróficos, ácidos e com baixa disponibilidade de nutrientes, especialmente cálcio e magnésio, entretanto, com alto teor de alumínio (Sarmiento *et al.*, 1985).

Do ponto de vista florístico, a diversidade alfa de árvores e arbustos lenhosos raramente ultrapassa 12 espécies, sendo portanto, caracterizadas pela baixa riqueza e menor endemismo (Ratter *et al.*, 2003). Possuem muitas espécies em comum com as savanas do Brasil central, como por exemplo, *Byrsonima crassifolia*, *Curatella americana*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Salvertia convallariodora* e *Tocoyena formaosa* (Miranda, 1993; Ratter *et al.*, 2003; Magnnusson *et al.*, 2008), as quais são consideradas como um dos principais centros de biodiversidade do mundo (Myers, 2000), onde a comunidade de espécies lenhosas é marcada por alta riqueza, diversidade e endemismo (Ratter *et al.*, 2006).

Quanto à fitofisionomia, a densidade dos elementos arbóreos e arbustivos proporciona uma marcante heterogeneidade estrutural da vegetação (Coutinho, 1978; Ribeiro e Walter,

1998; Oliveira- Filho e Ratter, 2002; Ratter *et al.*, 2006). Os tipos fisionômicos encontrados são o campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado senso estrito e cerradão, os quais são descritos a seguir de acordo com Ratter *et al.* (2006):

1. campo limpo - fisionomia constituída predominantemente de gramíneas com poucos subarbustos, porém, com maior frequência em relação ao estrato arbóreo;

2. campo sujo - apresenta predomínio de gramíneas com baixos arbustos espalhados e, ocasionalmente, são encontradas pequenas árvores;

3. campo cerrado - o estrato herbáceo é bem representado e apresenta uma cobertura contínua onde há notável presença/frequência de árvores e arbustos;

4. cerrado senso estrito - vegetação aberta, dominada por arbustos e árvores baixas de 3-8m de altura; e

5. cerradão – vegetação mais densa, com árvores de 8 -13 m, onde a cobertura arbórea sombreia o estrato herbáceo.

No entanto, para a Região do Baixo Amazonas é registrado na literatura a ocorrência de três tipos, cujos conceitos são baseados em âmbito fisionômico-ecológico, e são denominados de: 1. Savana arbórea densa (Cerradão); 2. Savana arbórea aberta (Campo Cerrado) e 3. Savana parque (Parque) (Côelho *et al.*, 1976).

Os tipos fitofisionômicos geralmente ocorrem em gradientes contínuos não existindo necessariamente limites bem definidos entre uma fitofisionomia e outra, portanto, formas intermediárias podem ocorrer entre elas (Henriques, 2005; Ratter *et al.*, 2006; Ribeiro e Dias, 2007). Os fatores que determinam o estabelecimento das diferentes fitofisionomias geram controvérsias, mas, em geral, fatores edáficos, climáticos, ação antrópica, regime de fogo e eventos históricos são consideradas variáveis importantes neste processo (Goodland e Pollard, 1973; Furley e Ratter, 1988; Ratter e Dargie, 1992).

Nesse sentido, em virtude das diferenças na estrutura da vegetação, bem como, do gradiente de fertilidade do solo, as respostas fisiológicas de espécies savânicas às condições do ambiente podem alterar entre uma área em que o estrato herbáceo é mais frequente, e uma área em que a vegetação lenhosa apresenta uma maior densidade, especialmente na estação

seca, uma vez que a variação espacial na densidade de plantas lenhosas nas fitofisionomias savânicas resulta em um padrão complexo na disponibilidade de água e nutrientes (Franco, 2002), pois, em locais cujo estrato herbáceo é dominante, as camadas mais profundas do solo podem permanecer úmidas devido ao sistema radicular desse estrato ser superficial, com isso, a disponibilidade hídrica é maior para os indivíduos arbóreos que nesse ambiente estão mais dispersos (Naves-Barbiero *et al.*, 2000).

Por outro lado, em fitofisionomias com maior densidade de elementos lenhosos, estes sofreriam um déficit hídrico acentuado, devido a grande densidade de árvores nessa fitofisionomia, que por sua vez, apresenta maior proporção de sistemas radiculares profundos, fazendo com que ocorra uma sobreposição dessas raízes e conseqüentemente maior competição pelo recurso hídrico subterrâneo (Naves-Barbiero *et al.*, 2000; Franco, 2008).

Por esta razão, espécies lenhosas de savana realizam um alto investimento em estruturas subterrâneas, a fim de atingir camadas permanentemente úmidas do solo e minimizar os efeitos das variações sazonais quanto ao déficit hídrico (Franco, 2005; Sarmiento *et al.*, 1985). Assim, destaca-se a importância desse ecossistema no contexto das mudanças climáticas globais, tendo em vista que o alto investimento em estruturas subterrâneas representa um dreno importante dos produtos fotossintéticos pela maioria das plantas de savana (Sarmiento *et al.*, 1985) devido o destino do carbono assimilado durante o processo de fotossíntese ficar armazenado na planta como biomassa de longas raízes e estruturas de reservas hídricas e de nutrientes (Franco, 2008).

1.1.2 Ecofisiologia de espécies lenhosas em ecossistema de Savana

A ecofisiologia vegetal pode ser entendida como a relação entre as respostas fisiológicas das plantas, em função de condições ambientais naturais como radiação solar, temperatura e disponibilidade hídrica.

No caso da vegetação savânica, pode-se dizer que as espécies lenhosas (árvores e arbustos grandes) são caracterizadas por apresentar adaptações e mecanismos que possibilitem sua sobrevivência e reprodução em condições ambientais extremas (Coutinho, 2002; Oliveira-Filho e Ratter, 2002), especialmente durante o período seco, no qual há incêndios frequentes

(Miranda *et al.*, 2002), diminuição na disponibilidade hídrica nas camadas mais superficiais do solo e maior demanda evaporativa da atmosfera (Franco, 2002).

Por conseguinte, as peculiaridades da vegetação savânica (como por exemplo, espécies xerófitas, esclerófitas, pirofíticas e freatófitas) constituem-se como adaptações morfológicas e anatômicas que estão relacionadas diretamente aos processos fisiológicos da planta (Ashton e Berlim, 1994), tais como, fotossíntese, transpiração, condutância estomática, temperatura foliar, eficiência no uso da água, e que são influenciados por diversos fatores, dentre os quais cita-se a sazonalidade (Franco, 2002; Prado *et al.*, 2004; Franco, 2005; Palhares *et al.*, 2010; Souza *et al.*, 2011; Rossatto *et al.*, 2012).

1.1.2.1 Fluxo de gases - H₂O e CO₂

1.1.2.1.1 Fotossíntese

Fotossíntese (A) é o processo pelo qual os vegetais capturam a energia luminosa e fixam carbono atmosférico para sintetizar compostos orgânicos que serão incorporados à sua biomassa, a fim de serem utilizados em diversos processos metabólicos dentro da planta, ou servir de fonte energética para todas as outras formas de vida (Pollardy, 2008; Marengo e Lopes, 2009).

Pode-se afirmar que a fotossíntese é o principal mecanismo de entrada de energia no mundo dos seres vivos e a única via pelo qual o carbono pode ser incorporado à planta (Souza *et al.*, 2008), por isso, é considerado um dos processos fundamentais que atenuam o impacto da deposição de carbono na atmosfera (Marengo e Lopes, 2009).

Quando se considera a importância das plantas no contexto das mudanças climáticas é fundamental que se conheça o funcionamento do fluxo e o destino do carbono nos tecidos das plantas, isso porque se o carbono ficar armazenado em forma de biomassa pode-se dizer que se trata do “sequestro” de um dos principais gases responsáveis pelas alterações do clima (Burkeridge *et al.*, 2008). Este fato demonstra a importância das plantas lenhosas de savana, uma vez que estas espécies usam parte do carbono assimilado para o investimento em estruturas subterrâneas, especialmente longas raízes que são capazes de alcançar profundidades su-

periores a 7 m e distâncias laterais de mais de 20 m, como é o caso de *Curatella americana* L. (Foldats e Rutkis, 1975).

Por outro lado, a capacidade fotossintética, ou seja, a máxima fixação de CO₂ sob condições naturais, é uma característica de determinados grupos ou tipos de plantas, que em termos gerais, está relacionada a uma quantidade excepcional de RuBP-carboxilase e um valor baixo de resistência estomática (Larcher, 2006). Entretanto, tal capacidade pode ser limitada por fatores ambientais, como por exemplo, disponibilidade de água, temperatura e luminosidade (Lloyd e Farquhar, 2008; Marengo e Lopes, 2009). Adicionalmente, ressalta-se que cada planta possui características próprias em relação à fotossíntese e fatores internos como variações na anatomia foliar, na captação de água, no aparato de captação de luz e de CO₂, fazem com que cada planta apresente uma taxa de assimilação característica e responda de forma peculiar às variações do ambiente (Souza *et al.*, 2008).

Nesse sentido, as espécies que apresentam eficiência fotossintética, e principalmente eficiência no uso da água, são de grande importância para o ecossistema de savana, especialmente quanto à colonização e restauração da paisagem.

1.1.2.1.2 Condutância estomática

A condutância estomática (g_s) está relacionada com a abertura e fechamento dos estômatos. Os estômatos são células presentes na lâmina foliar que atuam como via de entrada para as trocas gasosas de CO₂ e O₂, e como via de saída da água na forma de vapor do interior para o exterior da planta (Larcher, 2006).

Os estômatos respondem rapidamente aos estímulos do meio, portanto, a condutância estomática atua como o mecanismo básico de controle das interações entre a planta com o ambiente (Marengo e Lopes, 2009), onde a abertura e o fechamento estomático é regulado por um par de células especializadas, as células-guarda, que são capazes de perceber alterações dos fatores ambientais, como luz, temperatura, umidade relativa e concentração de CO₂ (Souza *et al.*, 2008), sendo o potencial hídrico nas folhas, o principal fator no controle dos estômatos, o déficit de água provoca seu fechamento e o aumento do potencial hídrico induz à sua abertura (Naves-Barbiero *et al.*, 2000).

Sob condição de deficiência hídrica o fluxo interno de água na folha torna-se insuficiente para a manutenção da turgescência da epiderme foliar, e por isso, há uma tendência dos estômatos se fecharem, que nessa condição é reforçada pela elevação do déficit de saturação de vapor na atmosfera (Larcher, 2006).

Nesse contexto, os estômatos atuam como reguladores da perda de água pelas plantas (Franco, 2008) e ao reduzir a condutância estomática, espera-se que as taxas de transpiração e de fotossíntese também diminuam (Souza *et al.*, 2011). Contudo, características próprias de cada espécie tem um papel importante na magnitude do fluxo transpiratório (Franco, 2008). Palhares *et al.*, (2010) relatam que determinados grupos de plantas encontradas em ambientes savânicos tem um comportamento isoídrico, ou seja, são capazes de reduzir a condutância estomática a um nível capaz de evitar a completa dessecação foliar e ao mesmo tempo manter a assimilação de carbono.

O comportamento isoídrico é baseado no fato de que os estômatos são sensíveis às mudanças de umidade tanto na atmosfera, como no solo (Bucci *et al.*, 2008). Por outro lado, há espécies que são menos sensíveis às variações hídricas extremas (comportamento anisoídrico) e, portanto, não exercem um forte controle estomático (Bucci *et al.*, 2008).

Assim, nota-se que os mecanismos reguladores da condutância estomática desenvolvidos ao longo da evolução, permitem maximizar a absorção de CO₂ minimizando simultaneamente as perdas de vapor de água pela transpiração (Marenco e Lopes, 2009).

1.1.2.1.3 Transpiração

A transpiração (E) é a perda de água pelas plantas na forma de vapor, e por esta razão constitui-se como um processo que atua como fator determinante na relação hídrica da planta. (Pollardy, 2008). Pode-se dizer que a transpiração é ocasionada devido à diferença de potencial hídrico entre a planta e a atmosfera (Reichardt, 1985). A saída da água do vegetal ocorre quando as células do mesófilo foliar perdem água por evaporação para a câmara subestomática e posteriormente, há difusão do vapor de água para o ambiente via estômatos (Marenco e Lopes, 2009).

Nesse processo, a arquitetura foliar, bem como a parte área do indivíduo, são fatores essenciais, visto que a folha é considerada como uma superfície de células fisiologicamente

ativas que se encontram em contato com a água armazenada no solo por meio do sistema vascular (Reichardt, 1985). Em ambientes onde há forte sazonalidade ambiental, em geral, devido à limitação hídrica no solo durante o período de menor precipitação pluviométrica, as plantas tendem a reduzir a taxa de transpiração pela diminuição da condutância estomática, a fim de atenuar a perda de água para o ambiente (Bucci *et al.*, 2008). Contudo, Quesada *et al.* (2008) relatam que, mesmo quando a quantidade de água no solo é alta, algumas espécies mantêm a taxa transpiratória baixa.

Por outro lado, a intensa radiação solar pode causar o aquecimento da folha, assim, a taxa de transpiração aumenta devido à diferença de pressão de vapor entre o ar e a lâmina foliar (Larcher, 2006). Nesse contexto, destaca-se a importância da demanda evaporativa da atmosfera, uma vez que esse evento produz um gradiente de energia que causa o movimento da água através da planta (Pollardy, 2008), dessa forma, o fluxo transpiratório é maior com a diminuição da umidade relativa e com o aumento da temperatura do ar (Larcher, 2006). Souza *et al.* (2011), constataram em espécies típicas do cerrado, que as variações de transpiração ocorreram no período de maior demanda evaporativa da atmosfera quando a temperatura estava mais elevada. Sarmiento *et al.*, (1996) ao estudarem as respostas hídricas de quatro espécies nas savanas da Venezuela, constataram a relação entre a taxa transpiratória e o déficit de pressão de vapor. Souza *et al.* (2011) assumem que o aumento da transpiração pode estar relacionado à maior abertura estomática, que por sua vez é ocasionada pelo aumento do déficit de pressão de vapor.

Assim, em termos gerais, pode-se dizer que a transpiração estomática diminui consideravelmente no final da tarde, até valores muito baixos à noite quando os estômatos se fecham; e ao amanhecer, os estômatos se abrem novamente, por conseguinte os valores mais elevados de transpiração ocorrem durante as primeiras horas do dia, contudo, como um mecanismo de adaptação para reduzir a perda de água, algumas espécies podem fechar parcialmente os estômatos nos horários do meio dia (Marengo e Lopes). Em locais com influência de sazonalidade, as plantas vasculares possuem uma grande diferença quanto à habilidade de regular a perda de água para minimizar as flutuações sazonais do estado hídrico de seus tecidos (Bucci *et al.*, 2008). Em savanas, por exemplo, algumas espécies reduzem a área foliar durante a estação seca, e assim muitas conseguem manter a taxa transpiratória durante esse período (Palhares *et al.*, 2010). Bucci *et al.* (2008), constataram que nesse ambiente, tanto árvores como arbustos, podem responder às mudanças de disponibilidade hídrica do solo diminuindo o índi-

ce de área foliar de $1.4 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ na estação chuvosa para cerca de $1 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ no pico da estação seca.

1.1.2.2 Sazonalidade

A água é uma das substâncias mais importantes na superfície terrestre, uma vez que é essencial para a existência das diversas formas de vida, de maneira que se constitui como um dos fatores determinantes para a distribuição das plantas nos diferentes ecossistemas (Marengo e Lopes, 2009). Além da influência na distribuição dos vegetais, a disponibilidade de água no ambiente tem uma relação direta com o crescimento das plantas lenhosas, sendo o déficit hídrico um dos principais fatores ambientais mais influentes na redução do desenvolvimento dessas espécies (Pollardy, 2008). Por esta razão, de acordo com a disponibilidade de água no ambiente as plantas podem adaptar-se, como no caso das espécies que ocorrem em savanas (Marengo e Lopes, 2009).

Nesses locais, a precipitação pluviométrica se concentra em um determinado período do ano, que, em geral prolonga-se por cerca de quatro meses, propiciando a esse ambiente uma marcante sazonalidade, ou seja, dois períodos distintos, um de maior e outro de menor precipitação pluviométrica (Woodward, 2008), submetendo assim, as espécies vegetais a uma condição de estresse hídrico durante a estação seca prolongada, uma vez que, a umidade disponível varia temporalmente como um resultado de precipitação sazonal (Sarmiento, 1996).

Durante o período seco, devido à diminuição das chuvas, a disponibilidade hídrica nas camadas superficiais do solo é reduzida (Franco, 2002). Nesse sentido, a sazonalidade influencia no particionamento de fotoassimilados, as espécies lenhosas por exemplo, durante o período chuvoso investem inicialmente em biomassa de raízes e estruturas de reservas (Franco, 2008), a fim de evitar a competição com gramíneas pelos recursos hídricos disponíveis e assim garantir o estabelecimento dessas espécies durante esse período (Franco, 2005).

Nas savanas sazonais, os potenciais hídricos do solo estão acima do ponto de murcha permanente durante a estação chuvosa e, conseqüentemente, a umidade está disponível para qualquer espécie de planta, ou seja, a planta não precisa restringir o uso de água pois esse recurso está disponível no ambiente (Sarmiento, 1996). Após o término da estação chuvosa, o

potencial hídrico do solo cai gradativamente até atingir valores abaixo de -1.5 MPa (Sarmiento *et al.*, 1985). No entanto, Sarmiento *et al.* (1985) relatam que durante o período de menor precipitação, espécies lenhosas cujas raízes são profundas, são capazes de explorar os recursos hídricos presentes nas camadas mais profundas do solo e por esta razão transpiram livremente mesmo durante o pico da estação seca. Por outro lado, pesquisas recentes demonstram que o acesso às reservas de água no perfil mais profundo do solo não garante que as plantas consigam explorar água suficiente para suprir a demanda evaporativa da atmosfera de maneira que mantenha um balanço hídrico favorável sem regular a taxa de transpiração (Naves-Barbiero *et al.* 2000; Franco, 2005; Bucci *et al.*, 2008, Goldstein *et al.*, 2008).

Nesse contexto, os estômatos atuam como regulador da perda de água, pois o decréscimo das taxas de transpiração de determinadas espécies lenhosas quando a demanda evaporativa do ar é mais alta, está relacionada ao controle da abertura estomática (Franco, 2008). Segundo Franco (2008), na estação seca há uma diminuição considerável das taxas de transpiração da maioria das espécies lenhosas de savanas, as quais restringem consideravelmente a abertura estomática no curso do dia logo após as primeiras horas da manhã. Isso ocorre por que nesse período há um aumento no déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera (Prado *et al.*, 2004).

No entanto, restrições na abertura dos estômatos, embora minimizem a perda de água, podem diminuir o fluxo de CO₂ para os cloroplastos de maneira que irá diminuir a demanda energética para as reações fotoquímicas de fixação de CO₂ e, portanto aumentar o risco de fotoinibição (Palhares *et al.*, 2010).

No que diz respeito à fotossíntese, acredita-se que a eficiência de fotoassimilação de carbono esteja relacionada às características intrínsecas de cada espécie e, embora durante o período seco a água esteja disponível nas camadas mais profundas do solo, algumas espécies lenhosas são afetadas nesse período, porém, variam quanto a sinais de déficit hídrico: algumas espécies mostram nítidos sinais de estresse, enquanto outras mantêm o desempenho fotossintético como se continuassem na estação chuvosa (Palhares *et al.*, 2010).

Em termos gerais, pode-se dizer que nas espécies lenhosas presentes em ecossistema de savana, a transpiração, a condutância estomática e a fotossíntese, são os processos mais afetados durante o período de menor precipitação pluviométrica (Souza *et al.*, 2011).

Nesse sentido, o propósito desse estudo foi conhecer as respostas ecofisiológicas de espécies lenhosas presentes em uma savana Amazônica com efeito da sazonalidade do período de menor precipitação pluviométrica, pois estudos que visem conhecer a ecofisiologia da vegetação savânica da Região do Baixo Amazonas são inexistentes e ao mesmo tempo imprescindíveis devido à importância dos serviços ecossistêmicos que determinadas espécies prestam nesse ambiente, especialmente quanto à colonização. Adicionalmente, diante das mudanças climáticas globais, conhecer às respostas fisiológicas dos vegetais é de extrema importância, pois permite identificar espécies potenciais quanto ao sequestro de carbono, e ainda contribuem para o entendimento do que pode acontecer com a biodiversidade dos diversos ecossistemas devido o papel fundamental que as plantas possuem nesse contexto.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo Geral

Caracterizar o comportamento ecofisiológico de espécies lenhosas de uma Savana Amazônica no território do Baixo Amazonas.

1.2.2 Objetivos Específicos

1. Identificar e caracterizar as taxas de fotossíntese, transpiração, condutância estomática, temperatura foliar e eficiência no uso da água em tecidos foliares de determinadas espécies lenhosas presentes em uma savana amazônica no período de menor precipitação pluviométrica;

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

A Região do Baixo Amazonas tem uma área de cerca 722.358 km² que abrange 25 municípios do Estado do Pará (CIAM, 2010). Nessa região, áreas de vegetação savânica são

encontradas em vários deles. No presente estudo, estudamos as existentes no município de Santarém (Figura 1), o qual, localiza-se entre as coordenadas 2°24'52" S e 54°42'36" O, à margem direita do rio Tapajós na confluência com o rio Amazonas (CIAM, 2010). Segundo a classificação de Köppen (1948), o município apresenta clima do tipo Ami (equatorial quente e úmido). A temperatura anual média varia entre 25 e 28°C, com máximas de 30 e 31°C e mínimas de 21 a 23°C; a umidade relativa do ar fica em torno de 86%, e a precipitação pluvial média anual é de 1920 mm, com maior intensidade no chamado período de "inverno", que ocorre de dezembro a maio, e menor intensidade nos meses de junho à novembro, onde ocorre o período mais seco, correspondendo ao "verão" regional (Rodrigues *et al.*, 2001).

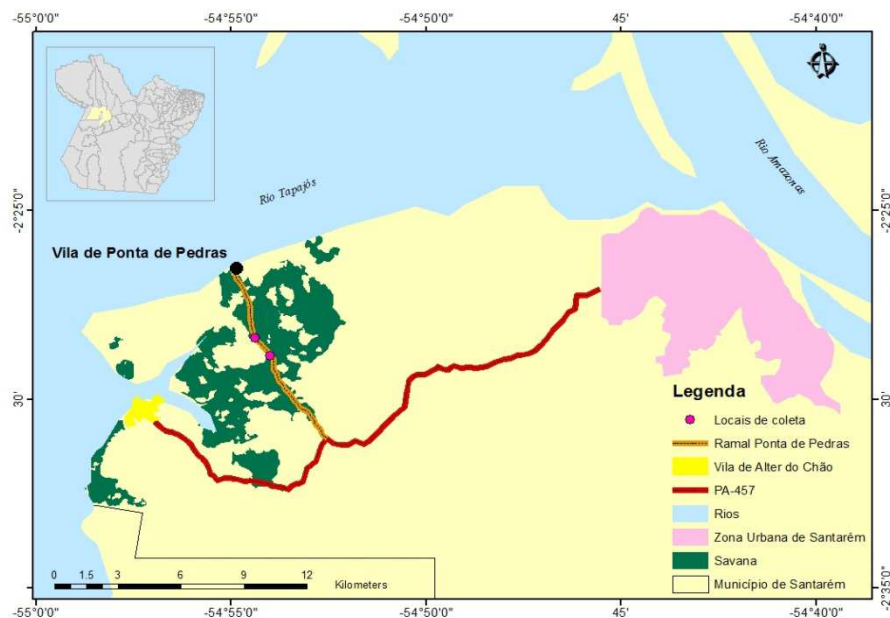


Figura 1. Imagem Landsat 227.62, Bandas R3, B4, G5 - INPE, 2012. Dados vetoriais produzidos no Laboratório de base cartográfica da Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA). Vetores disponíveis em IBGE, 2012. Localização da área de estudo, Região de Ponta de Pedras no município de Santarém-Pará.

Para este estudo foi selecionado um local da região da vila de Ponta de Pedras (Figura 1), a qual dista cerca de 27 km da zona urbana do município, cujo tipo de vegetação predominante é savana.

As áreas de savana dessa região, em sua maioria, estão estabelecidas em solos arenosos, ácidos, com baixa disponibilidade de nutrientes, porém, com altos níveis de alumínio; a frequência de fogo é regular e afeta a estrutura vegetal que é adaptada a este fenômeno (Miranda, 1993; Sanaiotti & Magnusson, 1995).

2.2 SELEÇÃO DE ESPÉCIES

Foi selecionada uma área de savana sazonal que apresentava aparente homogeneidade fisionômica cuja estrutura típica é de um campo cerrado, na qual foram selecionadas espécies com as seguintes características: 1) alta frequência nas savanas amazônicas (Ratter *et al.*, 2003); 2) alto índice de cobertura vegetal nas savanas da Região de Ponta de Pedras e adjacências (Magnusson *et al.*, 2008); e 3) que apresentem atividade farmacológica (Coelho *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2006; Vergara *et al.*, 2006; Broinizi *et al.*, 2008; Rodrigues *et al.*, 2011; Pompeu *et al.*, 2012). Considerando-se lenhosos os indivíduos com caule a partir de 2,5 cm de diâmetro a 30 cm do solo e com altura mínima de 1 m.

As espécies estudadas (Tabela 1) foram coletadas, georreferenciadas e, posteriormente desidratadas. As exsiccatas em estado fértil (com flor e/ou fruto) foram depositadas no Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). As identificações foram feitas com auxílio de bibliografia taxonômica especializada (por exemplo, Litt, 2004; Harris e Harris, 2001; Heywood *et al.*, 2007; Keller, 2004), estereomicroscópio e consulta à especialista (para a espécie *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC.).

Tabela1. Espécies estudadas na savana de Ponta de Pedras. Identificação e critérios de seleção.

Família	Espécie	Nome comum	Hábito	Frequente ¹	Índice de cobertura ²	Farmaco ³	Altura (m)	Diâmetro do caule (cm)*
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth.	Murici	árvore	X	X	X	2,5	15
Vochysiaceae	<i>Salvertia convallariaeodora</i> A. St.-Hil.	Colher de vaqueiro	árvore	X	X	-	3	25
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Caju	árvore	-	X	X	3,5	20
Rubiaceae	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltld.) K. Schum.	Genipa brava	árvore	X	-	X	1,5	4,5
Malpighaceae	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.	Murici	árvore	X	X		4	10
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Pimenta de macaco	árvore	X	-	X	2	4,5
Fabaceae	<i>Dioclea bicolor</i> Benth.	Pucumã	liana	-	X	X	1,5	2,5
Melastomataceae	<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	Quaresminha	árvore	-	-	X	6	10

* à 30 cm do solo.

¹ Ratter *et al.* (2003)² Magnusson *et al.* (2008)³ Coelho *et al.* (2006); Costa *et al.* (2006); Vergara *et al.* (2006); Broinizi *et al.* (2008); Pompeu *et al.* (2012); Rodrigues *et al.* (2011).

2.3 VARIÁVEIS FISIOLÓGICAS

Para cada espécie amostrada foi selecionado um indivíduo, no qual foram selecionadas aleatoriamente quatro folhas que se encontravam em uma mesma disposição, e que estavam completamente expandidas (“maduras”) e não apresentavam doenças, deficiências nutricionais e/ou sinais de herbivoria.

Em cada folha foi realizada, através de um analisador de gás na faixa do infravermelho - IRGA (*Infraed Gas Analyzer*) modelo LCPRO+ADC, a leitura das seguintes variáveis fisiológicas:

1. Fotossíntese ($A \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$);
2. Transpiração ($E \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$);
3. Condutância estomática ($g_s \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$);
4. Temperatura foliar ($T_{\text{leaf}} \text{°C}$);
5. Eficiência no uso da água (WUE $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

As medições foram determinadas em dois dias dos meses de outubro e novembro, os quais correspondem a meses do período de menor precipitação pluviométrica (período seco) na Região, sob condições naturais de radiação fotossintética ativa (RFA) e de carbono de referência. Foram efetuadas duas medições ao longo do dia. Em cada folha (repetição) a duração foi de aproximadamente 4 minutos. As medições foram feitas em quatro folhas de cada espécie nos seguintes horários 8:00h – 9:00h e 11:00h – 12:00h. Para cada horário a RFA foi de $1.100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $1.810 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente, e carbono atmosférico de referência igual a 370 ppm.

A análise de eficiência no uso da água (WUE) foi realizada a partir dos dados referentes à fotossíntese e transpiração, através da seguinte equação: $\text{WUE} = A \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / E \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Larcher, 2006):

2.4 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Para análise dos resultados sobre o comportamento ecofisiológico das espécies estudadas, foi usado o programa BioEstat. versão 5.0, através da Análise de Estatística

Descritiva, Análise de Variância (ANOVA) dois critérios, Análise de Regressão (Ajustamento de curvas), Análise Multivariada através do Teste de Hotelling, Penrose e Mahalanobis e Matriz de Correlação Linear.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SABER, A. N. Bases para o estudo dos ecossistemas da Amazônia brasileira. **Estudos Avançados**, v. 16, n. 45, p. 7-30, 2002.

ALBERNAZ, A. L. Bioma Amazônia In: [S.I.] **Áreas prioritárias para conservação, uso sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2007. p. 29-41.

ALLABY, M. **Biomes of the Earth, Tropical Forests**. Nova York: Chelsea House Publishers, 2006. p. 1- 45.

ASHTON, P.; BERLYN, G. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erthrobalanus*-Fagaceae) species in different light environments. **Am. J. Bot.**, v. 81, p. 589- 597, 1994.

BARBOSA, R.I.; FEARNSTIDE, P.M. Fire frequency and area burned in the Roraima savannas of Brazilian Amazonia. **Forest Ecol. and Manag.**, v. 204, p. 371-384, 2005.

BARBOSA, R. I.; CAMPOS, C.; PINTO, F.; FEARNSTIDE, P. M. The "Lavrados" of Roraima: Biodiversity and Conservation of Brazil's Amazonian Savannas. **Func. Ecosyst. Commun.**, v. 1, n. 1, p. 29-41, 2007.

BROINIZI, P. R. B.; ANDRADE-WARTHA, E. R. S.; OLIVEIRA, A. M. S.; TORRES, R. P.; AZEREDO, H. M. C.; ALVES, R. E.; MANCINI-FILHO, J. Propriedades antioxidantes em subproduto do pedúnculo de caju (*Anacardium occidentale* L.): efeito sobre a lipoperoxidação e o perfil de ácidos graxos poliinsaturados em ratos. **Rev. Brasil. C. Farmaceut.**, v. 44, n. 4, p. 773-781, 2008.

BUCCI, S. J.; SCHOLZ, G. F.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FRANCO, A. C.; ZHANG, Y.; HAO, G.Y. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. **Braz. J. Plant Physiol.**, v. 20, n. 3, p. 233-245, 2008.

BUCKERIDGE, M. S.; AIDAR, M. P. M.; MARTINEZ, C. A.; SILVA, E. A. Respostas de plantas às mudanças climáticas globais. In: BUCKERIDGE, M. S. (Org) **Biologia & mudanças climáticas no Brasil**. São Carlos: Rima, 2008. p. 75-90.

CARNEIRO-FILHO, A. Cerrados Amazônicos: fósseis vivos? Algumas Reflexões. **Rev. IG**, São Paulo, v. 14, n. 1, p. 63-68, 1993.

CENTRO MUNICIPAL DE INFORMAÇÕES AMBIENTAIS. **CIAM**: Informações municipais de Santarém. Santarém, 2010.

COELHO, V. P. M.; AGRA, M. F.; BARBOSA, M. R. V. Estudo farmacobotânico das folhas de *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K.Schum. (Rubiaceae). **Rev. Brasil. Farmacog.**, v. 16, n. 2, p. 170-177, 2006.

COÊLHO, F. J. F.; FERREIRA, H. C.; BARROS-SILVA, S.; RIBEIRO, A. G.; TEREZO, E. F. M. IV – Vegetação: as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos naturais. In: BRASIL, Ministério de Minas e Energia. Departamento Nacional da Produção Mineral. Projeto RADAMBRASIL. **Folha SA. 21 Santarém: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra**. Rio de Janeiro, 1976. p. 311-405. (Projeto RADAMBRASIL. Levantamento de Recursos Naturais, v. 10).

COSTA, L. C. B.; ROCHA, E. A.; SILVA, L. A. M.; JARDIM, J. G. SILVA, D. C.; GAIÃO, L. O.; MOREIRA, R. C. T. Levantamento Preliminar das Espécies Vegetais com Potencial Econômico no Parque Municipal da Boa Esperança, Ilhéus, Bahia, Brasil. **Acta Farm. Bonaerense**, v. 25, n. 2. p. 184-91, 2006.

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, v. 37, n. 2, p. 229-234, 2007.

COUTINHO, L. M. O conceito do Cerrado. **Revista Brasil. de Bot.**, v. 1, p. 17-23, 1978.

COUTINHO, L. M. O bioma do cerrado. In: KLEIN, A. L (Org). **Eugen Warming e o cerrado brasileiro um século depois**. São Paulo: UNESP, 2002. p. 77-91.

FEARNSIDE, P.M. Avança Brasil: Environmental and social consequences of Brazil's planned infrastructure in Amazonia. **Env. Manag.**, v. 31, n. 6, p. 748-763, 2002.

FEARNSIDE, P.M. Global warming in Amazonia: impacts and mitigation. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 4, p. 1003-1012, 2009.

FERREIRA, A. M. M; SALATI, E. Forças de transformação do ecossistema Amazônico Brasileiro. In: SALATI, E.; ABSY, M. L.; VICTORIA, R. L. (Orgs.). **Amazônia: Um ecossistema em transformação**. Manaus: INPA, 2000. p. 67-86.

FOLDATS, E.; RUTKIS, E.; Ecological studies of chaparro (*Curatella americana* L. and manteco (*Byrsonima crassifolia* H.B.K) in Venezuela. **J. Biogeography**, v. 2, p. 159-178, 1975.

FRANCO, A. C. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS R. J. (Orgs.). **The Cerrados of Brazil Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 178-197.

FRANCO, A. C. Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas do Cerrado. In: SCARIOT, A.; SILVA, J. C. S.; FELFILI, J. M (Orgs.). **Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 181-196.

FRANCO, A. C. Relações hídricas em plantas do cerrado: as plantas lenhosas do cerrado transpiram livremente? In: PRADO, C. H. B. A.; CASALI, C. A. **Fisiologia Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral**. Barueri: Manole, 2008. p. 1-11.

FRANCO, A. C.; MATSUBARA, S.; ORTHEN, B. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. **Tree Physiology**, v. 27, p. 717-725, 2007.

FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. Soil resources and communities of the Central Brazilian cerrado and their development. **J. Biogeography**, v. 15, p. 97-108, 1988.

GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; BUCCI, S. J.; SCHOLZ, F. G.; FRANCO, A. C.; HOFFMANN, W. A. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. **Tree physiology**, v. 28, p. 395-404, 2008.

GOODLAND, R.; POLLARD, R. The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. **J. Ecol.**, v. 61, n. 1, p. 219-224, 1973.

HARRIS, G. J.; HARRIS, M. W. **Plant identification terminology: An illustrated glossary**. 2. ed. Utah: Spring Lake Publishing, 2001. 206 p.

HENRIQUES, R. P. B. Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do Cerrado. In: SCARIOT, A.; SILVA, J. C. S.; FELFILI, J. M (Orgs.). **Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 75-92.

HEYWOOD, V. H.; BRUMMIT, R. K.; CULHAM, A.; SEBERG, O. **Flowering plant families of the world**. New York: Firefly books, 2007. 424 p.

INSTITUTO DE NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS. **INPE**. Disponível em: <<http://www.dgi.inpe.br/CDSR/>>. Acesso em: 06 nov. 2012.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **IBGE**. Disponível em <http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/cartografia/default_geog_int.shtm?c=6>. Acesso em: 06 nov. 2012

KELLER, R. **Identification of tropical woody plants in the absence of flowers: A field guide**. 2. ed. Berlin: Birkhäuser Verlag, 2004. 294 p.

KÖPPEN, W. P. **Climatologia**. Cidade do México, Buenos Aires: Fundo de Cultura Econômica, 1948. 479 p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2006. 532 p.

LEWIS, S. L.; MALHI, Y.; PHILLIPS, O. L. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. **Philos. Trans. Roy. Soc. London**, v. 539, p. 437-462, 2004.

LITT, A. Vochysiaceae. In: SMITH, N.; MORI, S. A.; HENDERSON, A.; STEVENSON, D. W.; HEALD, S. V. (Eds.) **Flowering plants of the neotropics**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2004. p. 396-398.

LLOYD, J.; FARQUHAR, G. D. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. **Phil. Trans. R. Soc. B.**, v. 363, p. 1811–1817, 2008.

MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; ALBERNAZ, A. L. K. M., SANAIOTTI, T. M.; e GUILLAUMET, J. L. Composição florística e cobertura vegetal das savanas na região de Alter do Chão, Santarém – PA. **Revta. Brasil. Bot.**, v. 31, n. 1, p. 165-177, 2008.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. 3. ed. UFV: Viçosa, MG, 2005, 486 p.

MIRANDA, I. S. Estrutura do estrato arbóreo do cerrado amazônico em Alter-do-Chão, Pará, Brasil. **Revta. Brasil. Bot.**, v. 16, n. 2, p. 143-150, 1993.

MIRANDA, H. S.; BUSTAMANTE, M. M. C.; MIRANDA, A. C. The fire factor. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS R. J. (Orgs.). **The Cerrados of Brazil Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press., 2002. p. 51-68.

MIRANDA, I. S.; ALMEIDA, S. S.; DANTAS, P. J. Florística e estrutura de comunidades arbóreas em cerrados de Rondônia, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 36, n. 4, p. 419-430, 2006.

MYERS, N. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.

NAVES-BARBIERO, C. C.; FRANCO, A. C.; BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies Lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerradão. **R. Bras. Fisiol. Veg.**, v. 12, n. 2, p.119-134, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. Vegetation Physionognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS R. J. (Orgs.). **The Cerrados of Brazil Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press., 2002. p. 91-120.

PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **R. Bras. Bioci.**, v. 8, n. 2, p. 213-220, 2010.

PENNINGTON, R. T.; LEWIS, G. P.; RATTER, J. A. An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In: PENNINGTON, R. T., LEWIS, G. P. & RATTER, J. A. (Orgs.). **Neotropical savannas and dry forests: diversity, biogeography, and conservation**. New York: CRC Press Taylor & Francis Group, 2006. p. 1-29.

PIES-O'BRIEN, M. J.; O'BRIEN, C. M. **Ecologia e modelamento de florestas tropicais**. Belém: FCAP, Serviço de documentação e Informação, 1995. 400p.

- POLLARDY, S. G. **Physiology of woody plants**. 3. ed. San Diego, California: Academic Press., 2008. 453p.
- POMPEU, D. R.; ROGEZ, H.; MONTEIRO, K. M.; TINTI, S. V.; CARVALHO, J. E. Capacidade antioxidante e triagem farmacológica de extratos brutos de folhas de *Byrsonima crassifolia* e de *Inga edulis*. **Acta Amazonica**, v. 42, n. 1, p. 165-172, 2012.
- PRADO, C. H. B. A.; Wenhui, Z.; Rojas, M. H. C.; Souza, G. M. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Braz. J. Plant Physiol.**, v. 16, n. 1, p. 7-16, 2004.
- QUESADA, C. A.; HODNETT, M. G.; BREYER, L. M.; SANTOS, A. J. B.; ANDRADE, S.; MIRANDA, H. S.; MIRANDA, A. C.; LLOYD, J. Seasonal variations in soil water in two woodland savannas of central Brazil with different fire history. **Tree Physiology**, v. 28, p. 405-415, 2008.
- RATTER, J. A.; DARGIE, T. C. D. An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. **Edin. J. Bot.**, v. 49, p. 235-250, 1992.
- RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its Biodiversity. **Ann. Bot.**, v. 80, p. 223-230, 1997.
- RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F. Analysis of the floristic composition the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinb. J. Bot.**, v. 60, p. 57-109, 2003.
- RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F. Biodiversity Patterns of the Woody Vegetation of the Brazilian Cerrado. In: PENNINGTON, R. T., LEWIS, G. P. & RATTER, J. A. (Orgs.). **Neotropical Savannas and Dry Forests: Plant Diversity, and Biogeography, and Conservation**. New York: CRC Press Taylor & Francis Group, 2006. p. 31-56.
- REICHARDT, K.; A água: absorção e translocação. In: FERRI, M. G. (Org.) **Fisiologia Vegetal** 1. 2. ed. São Paulo: Editora pedagógica e universitária, 1985. p. 3-24.
- RIBEIRO, J. F.; DIAS, T. Diversidade e conservação da vegetação e da flora. In: [S.I.] **Cerrado e Pantanal: Áreas e Ações Prioritárias para Conservação da Biodiversidade**. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, 2007. p. 21-138.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. (Orgs.). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 1998. p. 87-166.
- RODRIGUES, T. E.; SANTOS, P. L.; OLIVEIRA JUNIOR, R. C.; VALENTE, M. A.; SILVA, J. M. L.; CARDOSO JUNIOR, E. Q. **Caracterização e classificação dos solos da área do planalto de Belterra, município de Santarém, PA**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2001a. 54p. (Embrapa Amazônia Oriental. Documentos, 115).

- RODRIGUES, J. RINALDO, D.; SILVA, M. A.; SANTOS, L. C.; VIÇEGAS, W. Secondary Metabolites of *Miconia rubiginosa*. **J. Med. Food**, v. 14, n. 7/8, p. 834-839, 2011.
- ROSSATTO, D. R.; SILVA, L. C. R.; VILLALOBOS-VEJA, R.; STERNBERG, L. S. L.; FRANCO, A. C. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. **Environ. Exp. Bot.** v. 77, p. 259-266, 2012.
- SANAIIOTTI, T. M.; MAGNUSSON, W. E. Effects of annual fire on the production of fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. **J. Trop. Ecol.**, v. 11, p. 53-65, 1995.
- SARMIENTO, G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. **Biol. Rev.**, v. 60, p. 315-355, 1985.
- SARMIENTO, G. Biodiversity and water relations in tropical savannas. In: SOLBRIG, O. T.; MEDINA, E.; SILVA, J. F. (Orgs.). **Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes**. Berlin: Springer, 1996. p. 61-75.
- SCHUBART, H. O. R. Características biológicas da Amazônia flora e fauna. In: SALATI, E.; ABSY, M. L.; VICTORIA, R. L. (Orgs.). **Amazônia: Um ecossistema em transformação**. Manaus: INPA, 2000. p. 47-66.
- SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática: Guia Ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II**. 2. ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 2008. 703p.
- SOUZA, A. P.; GASPAR, M.; TINÉ, M. A.; BUCKERIDGE, M. S. Ajustando os botões: como as plantas lidam com o aumento do CO₂ atmosférico. In: BUCKERIDGE, M. S. (Org.) **Biologia & mudanças climáticas no Brasil**. São Carlos: Rima, 2008. p. 101-111.
- SOUZA, C. D.; FERNANDES, D. P.; BARROSO, M. R.; PORTES, T. A. Transpiração de espécies típicas do cerrado medida por transpirômetro de equilíbrio e porômetro. **Cerne**, v. 17, n. 4, p. 509-515, 2011.
- VERGARA, J. L. T.; HERNÁNDEZ, J. E.; VALLEJO, C. G. A; RAMOS, J. D. Actividade tripanomicida en el *Tripanosoma cruzi* del extracto etanólico de las semillas de la *Xylopia aromatica*. **Ver. Cubana de Farmacia**, v. 40, n. 3, 2006
- WALTER, B. M. T. **Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas**. 2006. 373 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade de Brasília Brasília, 2006.
- WOODWARD, S. L. **Grassland Biomes**. Westport, London: Greenwood Press., 2008. p. 1-9

4 CAPÍTULO I

ECOFISIOLOGIA DE VEGETAÇÃO SAVÂNICA COMO INDICADOR PARA ESTUDOS DE INTERAÇÃO BIOSFERA ATMOSFERA NA AMAZÔNIA. ESTUDO DE CASO VILA DE PONTA DE PEDRAS, PARÁ¹

Penha, D. V.
Oliveira, P. C

¹ Este manuscrito será submetido à Revista Acta Amazonica 0044-5967

1

2 Ecofisiologia de vegetação savânica como indicador para estudos de interação biosfera
3 atmosfera na Amazônia. Estudo de caso vila de Ponta de Pedras, Pará.

4

5

Deliane Vieira PENHA¹, Patricia Chaves de OLIVEIRA²

6

7 ¹Mestranda em Recursos Naturais da Amazônia, Bolsista CNPq, Programa de Pós Gra-
8 duação em Recursos Naturais da Amazônia (PGRNA), Universidade Federal do Oeste
9 do Pará (UFOPA). Av.: Vera Paz, s/n – Salé. CEP: 68040070, Santarém – Pará. delia-
10 ne_ufpa@hotmail.com.

11

12

13 ²Docente-orientadora, Instituto de Biodiversidade e Florestas, Programa de Pós
14 Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará.
15 pchaves@ufpa.br

16

17

18 Ecofisiologia de vegetação savânica como indicador para estudos de interação biosfera
19 atmosfera na Amazônia. Estudo de caso vila de Ponta de Pedras, Pará.

20

21

22 **Resumo**

23

24 Dentre os diversos ecossistemas no Baixo Amazonas está a savana. Contudo, estudos
25 ecofisiológicos nesse ambiente são inexistentes, porém imprescindíveis, dada à sua
26 importância nos serviços ecossistêmicos. Nesse sentido, este trabalho objetivou
27 caracterizar o comportamento ecofisiológico de espécies lenhosas em uma savana
28 amazônica. As variáveis fisiológicas analisadas foram: fotossíntese, transpiração,
29 condutância estomática, temperatura foliar e eficiência no uso da água. O equipamento
30 utilizado foi um analisador de gás na região do infravermelho (IRGA). As oito espécies
31 estudadas foram; *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., *Salvertia convallariaeodora* A. St.-
32 Hil., *Anacardium occidentale* L., *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum.,
33 *Byrsonima coccolobifolia* Kunth., *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., *Dioclea bicolor*
34 Benth., *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. Os resultados demonstraram que *D. bicolor* foi
35 mais sensível à perdas hídricas e *B. coccolobifolia* mais tolerante. A Análise de
36 Variância dois critérios mostrou que as diferenças na fotossíntese, em relação aos
37 horários e às espécies não foram significativas; porém, para transpiração, as diferenças
38 foram significativas em relação aos horários e às espécies. Houve homogeneidade
39 quanto às estratégias de regulação hídrica através do controle da condutância
40 estomática. Altas temperaturas foliares foram observadas no horário de maior
41 irradiância. A eficiência no uso da água pelas espécies foi afetada pela hora do dia,
42 sendo maior nas primeiras horas da manhã. A Análise de Matriz de Correlação
43 demonstrou forte dependência entre transpiração e condutância estomática para todas as
44 espécies. A interação biosfera e atmosfera através do estudo da ecofisiologia da
45 vegetação savânica mostrou que o período seco nesse ambiente afetou a transpiração, a
46 temperatura foliar e a eficiência no uso da água.

47

48 Palavras chave: Fisiologia vegetal, savana, fluxo de gases.

49

50

51

52 Ecophysiology of savannah vegetation as an indicator for studies of biosphere
53 atmosphere interaction in the Amazon. Case Study Ponta de Pedras Village, Pará State.

54

55 **Abstract**

56

57 Among the various ecosystems in the Baixo Amazonas there is the savannah. However,
58 ecophysiological studies are non-existent in this area, but essential, on their importance
59 in ecosystem services. Thus, this study aimed to characterize the ecophysiological be-

60 havior of woody species in an Amazonian savanna. The physiological variables were
61 analyzed: photosynthesis, transpiration, stomatal conductance, leaf temperature and
62 water use efficiency. The equipment used was a gas analyzer in the infrared region (IR-
63 GA). The eight species were studied; *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., *Salvertia con-*
64 *vallariaeodora* A. St.-Hil., *Anacardium occidentale* L., *Tocoyena formosa* (Cham. &
65 Schltldl.) K. Schum., *Byrsonima coccolobifolia* Kunth., *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart.,
66 *Dioclea bicolor* Benth., *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. The results showed that *D.*
67 *bicolor* was more sensitive to water loss and *B. coccolobifolia* more tolerant. Analysis
68 of variance the two criteria showed that differences in photosynthesis in relation to time
69 and the species were not significant, but for transpiration, the differences were signifi-
70 cant in relation to time and species. There was homogeneity about the strategies for wa-
71 ter regulation through the control of stomatal conductance. High temperatures in leaves
72 were observed in time higher irradiance. The efficiency of water use by species was
73 affected by the period of day, being higher in the early morning hours. Analysis of Cor-
74 relation Matrix demonstrated deep dependency between transpiration and stomatal con-
75 ductance for all species. The biosphere-atmosphere interaction by studying the ecophys-
76 iology of savanna vegetation showed that the dry period that environment affected tran-
77 spiration, leaf temperature and water use efficiency.

78

79

80 Key words: Plant physiology, savannah, gas flow

81

82

83 INTRODUÇÃO

84

85 Dentre os diversos ecossistemas encontrados na Amazônia está a savana, que
86 distribuídas irregularmente, ocorrem tanto em suas fronteiras como em seu interior (Mi-
87 randa 1993), se estabelecendo como enclaves na floresta tropical úmida em padrões
88 contínuos ou de ilhas isoladas (Carneiro-Filho 1993). São encontradas em diversos paí-
89 ses do norte da América do Sul (Ratter *et al.* 2006; Ribeiro e Dias 2007), constituindo-
90 se como áreas disjuntas do Cerrado do Planalto Central Brasileiro (Ratter *et al.* 1997;
91 Miranda *et al.* 2006; Pennington *et al.* 2006; Ribeiro e Dias 2007).

92 Na Região do Baixo Amazonas, as savanas são do tipo úmidas sazonais (Sarmi-
93 ento *et al.* 1985), onde a diversidade alfa de árvores e arbustos lenhosos é baixa (Ratter

94 *et al.* 2003). Apresentam diferentes tipos fitofisionômicos sendo encontrados o campo
95 limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado senso estrito e cerradão.

96 Nesse sentido, em virtude das diferenças na estrutura da vegetação, e
97 especialmente, às condições extremas como fogo recorrente (Miranda 2002) e
98 deficiência hídrica (Woodward 2008) as respostas fisiológicas de espécies savânicas às
99 condições do ambiente podem alterar.

100 Quanto à deficiência hídrica, esse fato é ocasionado em razão de longos períodos
101 sem precipitação (Woodward 2008). Assim, espécies lenhosas realizam um alto
102 investimento em estruturas subterrâneas, a fim de atingir camadas permanentemente
103 úmidas do solo (Sarmiento 1996). O alto investimento em estruturas subterrâneas
104 representa um dreno importante dos produtos fotossintéticos pela maioria das plantas de
105 savana (Franco 2002). Sendo assim, percebe-se que as adaptações morfológicas de
106 espécies desse ambiente estão relacionadas diretamente à sua fisiologia (Ashton e
107 Berlim, 1994).

108 Por exemplo, durante o período de menor precipitação pluviométrica, o recurso
109 hídrico está indisponível nas camadas mais superficiais do solo (Franco 2002). Por está
110 razão, as espécies lenhosas cujas raízes são profundas, conseguem explorar os recursos
111 hídricos presentes nas camadas mais profundas do solo, e por isso transpiram livremen-
112 te, mesmo durante o pico da estação seca (Sarmiento *et al.* 1985).

113 Por outro lado, pesquisas recentes demonstram que o acesso às reservas de água
114 no perfil mais profundo do solo não garante que as essas consigam explorar água sufici-
115 ente para fazer frente à demanda evaporativa da atmosfera, de maneira que mantenha

116 um balanço hídrico favorável sem regular a taxa de transpiração (Naves-Barbiero *et al.*
117 2000; Franco 2005; Bucci *et al.* 2008, Franco 2008; Goldstein *et al.* 2008).

118 Nesse contexto, os estômatos atuam como regulador da perda de água, pois o
119 decréscimo das taxas de transpiração de determinadas espécies lenhosas quando a de-
120 manda evaporativa do ar é mais alta, está relacionada ao controle da abertura estomática
121 (Franco 2008). Segundo Franco (2008), na estação seca há uma diminuição considerá-
122 vel das taxas de transpiração da maioria dessas espécies, as quais restringem considera-
123 velmente a abertura estomática no curso do dia logo após as primeiras horas da manhã.

124 No entanto, restrições na abertura dos estômatos, embora minimizem a perda de
125 água, podem diminuir o fluxo de CO₂ para os cloroplastos de maneira que irá diminuir a
126 demanda energética para as reações fotoquímicas de fixação de CO₂ e, portanto aumen-
127 tar o risco de fotoinibição (Palhares *et al.* 2010).

128 No que diz respeito à fotossíntese, acredita-se que a eficiência de fotoassimila-
129 ção de carbono esteja relacionada às características intrínsecas de cada espécie (Lacher,
130 2006). Entretanto, tal capacidade pode ser limitada por fatores ambientais, como por
131 exemplo, disponibilidade de água (Palhares *et al.* 2010) e temperatura (Lloyd e Farqu-
132 har 2008). Nesse sentido, as espécies que apresentam eficiência fotossintética, e princi-
133 palmente eficiência no uso da água, são de grande importância para o ecossistema de
134 savana.

135 Em termos gerais, pode-se dizer que nas espécies lenhosas presentes em ecossis-
136 tema de savana, a transpiração, a condutância estomática e a fotossíntese, são os proces-
137 sos mais afetados durante o período de menor precipitação pluviométrica (Souza *et al.*
138 2011).

139 Nesse sentido, o objetivo deste trabalho foi caracterizar o comportamento ecofi-
140 siológico de espécies lenhosas de uma Savana Amazônica no território do Baixo Ama-
141 zonas, baseado na determinação das taxas de fotossíntese, transpiração, condutância
142 estomática, temperatura foliar e eficiência no uso da água, com efeito da sazonalidade
143 do período de menor precipitação pluviométrica, uma vez que estudos que visem co-
144 nhecer a ecofisiologia da vegetação savânica dessa Região são inexistentes e ao mesmo
145 tempo imprescindíveis devido à importância dos serviços ecossistêmicos que determi-
146 nadas espécies prestam nesse ambiente, especialmente quanto à colonização.

147 Adicionalmente, diante das mudanças climáticas globais, conhecer às respostas
148 fisiológicas dos vegetais é de extrema importância, pois permite identificar espécies
149 potenciais quanto ao sequestro de carbono, e ainda contribuem para o entendimento do
150 que pode acontecer com a biodiversidade dos diversos ecossistemas devido o papel fun-
151 damental que as plantas possuem nesse contexto.

152

153 **MATERIAL E MÉTODOS**

154

155 A savana selecionada para este estudo está localizada na vila de Ponta de Pedras,
156 município de Santarém, no Oeste do Pará, Região do Baixo Amazonas, entre as
157 coordenadas 2°24'52" S e 54°42'36" O.

158 O clima da região em que está inserida é do tipo Ami, equatorial quente e úmido
159 (Köppen 1948), com temperatura anual média entre 25 e 28°C; umidade relativa do ar
160 em torno de 86%, e precipitação pluvial média anual de 1920 mm, com maior
161 intensidade no chamado período de "inverno", que ocorre de dezembro a maio, e menor
162 intensidade nos meses de junho à novembro, onde ocorre o período mais seco,

163 correspondendo ao "verão" regional (Rodrigues *et al.* 2001).

164 Os solos são predominantemente arenosos, ácidos, com baixa disponibilidade de
165 nutrientes, porém, com altos níveis de alumínio; a frequência de fogo é regular e afeta a
166 estrutura vegetacional que é adaptada a este fenômeno (Miranda 1993; Sanaiotti &
167 Magnusson 1995).

168

169 **Seleção de espécies**

170

171 Foi selecionada uma área de savana sazonal que apresentava aparente
172 homogeneidade fisionômica na qual foram selecionadas espécies com as seguintes
173 características: 1) alta frequência nas savanas amazônicas (Ratter *et al.* 2003); 2) alto
174 índice de cobertura vegetal nas savanas da Região de Ponta de Pedras e adjacências
175 (Magnusson *et al.* 2008); e 3) atividade farmacológica (Coelho *et al.* 2006; Costa *et al.*
176 2006; Vergara *et al.* 2006; Broinizi *et al.* 2008, Rodrigues *et al.* 2011; Pompeu *et al.*
177 2012; Considerando-se lenhosos os indivíduos com caule a partir de 2,5 cm de diâmetro
178 a 30 cm do solo e com altura mínima de 1 m.

179 As espécies estudadas (Tabela 1) foram coletadas, georreferenciadas e,
180 posteriormente desidratadas. As exsicatas em estado fértil (com flor e/ou fruto) foram
181 depositadas no Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). As
182 identificações foram feitas com auxílio de bibliografia taxonômica especializada,
183 estereomicroscópio e consulta à especialista (para a espécie *Miconia rubiginosa* (Bonpl.)
184 DC.).

185 **Espécies Estudadas**186
187
188**Tabela1.** Espécies estudadas na savana de Ponta de Pedras. Identificação e critérios de seleção.

Família	Espécie	Nome comum	Hábito	Frequente ¹	Índice de cobertura ²	Farmaco ³	Altura (m)	Diâmetro do caule (cm)*
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth.	Murici	árvore	X	X	X	2,5	15
Vochysiaceae	<i>Salvertia convallariaeodora</i> A. St.-Hil.	Colher de vaqueiro	árvore	X	X	-	3	25
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Caju	árvore	-	X	X	3,5	20
Rubiaceae	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K. Schum.	Genipa brava	árvore	X	-	X	1,5	4,5
Malpighiaceae	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.	Murici	árvore	X	X		4	10
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Pimenta de macaco	árvore	X	-	X	2	4,5
Fabaceae	<i>Dioclea bicolor</i> Benth.	Pucumã	liana	-	X	X	1,5	2,5
Melastomataceae	<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	Quaresminha	árvore	-	-	X	6	10

189 * à 30 cm do solo.

190

191 ¹ Ratter et al. (2003)192 ² Magnusson et al. (2008)193 ³ Coelho et al. (2006), Costa et al. (2006), Vergara et al. (2006); Broinizi et al. (2008); Rodrigues et al. (2011); Pompeu et al. (2012);

194

195 Variáveis fisiológicas

196

197 Para cada espécie amostrada foi selecionado um indivíduo, onde em cada um,
198 selecionou-se aleatoriamente quatro folhas que se encontravam em uma mesma
199 disposição nos indivíduos, e que estavam completamente expandidas (“maduras”) e não
200 apresentavam doenças, deficiências nutricionais e/ou sinais de herbivoria.

201 Em cada folha foi realizada, através de um analisador de gás na faixa do
202 infravermelho - IRGA (*Infraed Gas Analyzer*) modelo LCPRO/ADC, a leitura de
203 variáveis fisiológicas onde foram obtidos dados referentes à 1 - fotossíntese ($A \mu\text{mol m}^{-2}$
204 s^{-1}); 2 - transpiração ($E \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); 3 - condutância estomática ($g_s \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); e 4 -
205 temperatura foliar ($T_{\text{leaf}} \text{ } ^\circ\text{C}$); 5 – eficiência no uso da água ($\text{WUE} = \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmol}$
206 $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

207 As medições foram determinadas em dois dias dos meses de outubro e
208 novembro, os quais correspondem à meses do período de menor precipitação
209 pluviométrica (período seco) na Região, sob condições naturais de radiação
210 fotossintética ativa (RFA) e de carbono de referência. Foram efetuadas duas medições
211 ao longo do dia, onde em cada folha (repetição) a duração foi de aproximadamente 5
212 minutos. As medições foram feitas em quatro folhas de cada espécie nos seguintes
213 horários 8:00h – 9:00h e 11:00h – 12:00h, onde a RFA para cada horário foi de 1. 100
214 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e 1. 810 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente, e carbono atmosférico de referência
215 igual a 370 ppm.

216 A análise de eficiência no uso da água (WUE) foi realizada a partir dos dados
217 referentes à fotossíntese e transpiração, através da seguinte equação: $\text{WUE} = A/E$; onde
218 A corresponde à fotossíntese líquida, e E à transpiração (Larcher 2006).

219 **Análise estatística**

220

221 Para análise dos resultados sobre o comportamento ecofisiológico das espécies
222 estudadas foi usado o programa BioEstat. versão 5.0, através da Análise de Estatística
223 Descritiva, Análise de Variância (ANOVA) dois critérios, Análise de Regressão
224 (Ajustamento de curvas), Análise Multivariada através do Teste de Hotelling, Penrose e
225 Mahalanobis e Matriz de Correlação Linear.

226

227 **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

228

229 As espécies, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., *Salvertia convallariaeodora* A.
230 St.-Hil., *Anacardium occidentale* L., *Tocoyena formosa* (Cham. & Schldl.) K. Schum.,
231 *Byrsonima coccolobifolia* Kunth., *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., *Dioclea bicolor*
232 Benth. e *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. estudadas na savana de Ponta de Pedras no
233 período seco apresentaram heterogeneidade de respostas relativas à fotossíntese (A),
234 transpiração (E), condutância estomática (g_s), temperatura foliar (T_{leaf}) e eficiência no
235 uso da água (WUE) ao longo do dia.

236

237 Os resultados da Estatística Descritiva para todas as variáveis fisiológicas
238 estudadas estão demonstrados nas Tabelas 2 A e 2 B, para o horário de 8:00 – 9:00 h da
239 manhã, enquanto as Tabelas 3 A e 3 B representam os dados de 11:00 – 12:00 h. As
240 espécies *D. bicolor* e *T. formosa* apresentaram taxas de transpiração (E) mais elevadas
241 em relação às demais espécies, indicando uma tendência de serem as mais sensíveis ao
242 estresse hídrico. Ao contrário, *B. coccolobifolia* e *B. crassifolia*, se mostraram mais
tolerantes a deficiência hídrica, uma vez que apresentaram menor taxa de transpiração

243 (Tabela 2 A e Tabela 2 B). Contudo, houve um aumento na E no horário mais crítico.
244 Maior taxa foi evidenciada em *D. bicolor* e menor taxa em *B. coccolobifolia*.
245 Resultados similares foram encontrados por Sarmiento *et al.* (1985) onde demonstraram
246 que algumas espécies lenhosas encontradas nas savanas amazônicas transpiram
247 livremente, mesmo nos horários de maior déficit de pressão de vapor. Colombo *et al.*
248 (2007) constataram em uma savana na Venezuela resultados semelhantes, os quais
249 indicam, assim como Sarmiento *et al.* (1985) e Foldats e Rutiks (1975), que tais
250 espécies possuam raízes profundas (freatófitas), cuja capacidade de atingir e absorver
251 água nas camadas mais profundas do solo supri a demanda evaporativa da atmosfera.
252 Nesse contexto, Palhares *et al.* (2010) relatam que de fato, estudos quanto à E em
253 ecossistema de savana, demonstram que há espécies, que durante a estação seca, mantêm,
254 deprimem ou mesmo aumentam a taxa de transpiração. Como por exemplo, *B.*
255 *coccolobifolia* que durante a estação seca restringe parcialmente a g_s (Sarmiento *et al.*
256 1985) e *B. crassifolia* a qual, mesmo na estação seca nos horários de maior irradiância
257 transpira livremente (Foldats e Rutiks 1975; Sarmiento *et al.* 1985). Contudo, altas taxas
258 de E em espécies presentes nas savanas amazônicas não podem ser consideradas válidas
259 para as savanas do Planalto Central (Goldstein *et al.* 2008).

260 Com relação à fotossíntese, observou-se no horário de 11 – 12:00 h, uma
261 redução em cerca de 38% das espécies estudadas. Igualmente, Franco *et al.* (2007),
262 constaram em *Shefflera macrocarpa* e *Ouratea hexasperma*, duas espécies lenhosas de
263 savana, uma redução na assimilação de CO_2 nas horas de maior irradiação solar. A
264 redução da A pode ser atribuída ao aumento na T_{leaf} (Kitao *et al.* 2000; Lloyd e Farquhar
265 2008), que por sua vez, influencia a g_s (Dias e Marengo 2007; Lloyd e Farquhar 2008).

266 Neste estudo, houve redução na g_s em 63% das espécies, em *B. coccolobifolia* essa
267 redução foi em torno de 50%.

268 Por outro lado, as diferenças das médias observadas entre as espécies nos
269 distintos horários com relação A e g_s não foram significativas (Figura 2). No entanto,
270 para E , T_{leaf} e WUE, as diferenças foram significativas, sobre tudo, quanto a esta última
271 (Figura 2).

272 Estes resultados são apoiados pela Análise de Variância dois critérios, uma vez
273 que quanto à variação das taxas de A (Tabela 4), em relação aos horários e às espécies,
274 as diferenças existentes não foram significativas ($p = 0,5199$ e $p = 0,1205$,
275 respectivamente).

276 Com relação à E (Tabela 5), houve diferenças significativas em relação aos
277 horários ($p = 0,0036$) e em relação às espécies ($p = 0,0288$). No horário de 11:00 –
278 12:00 h a E foi maior que no horário de 8:00 – 9:00 h. O que pode ser atribuído à baixa
279 umidade relativa e altas temperaturas, que por sua vez impõe ao ecossistema de savana
280 um maior déficit de pressão de vapor (DPV) nas horas do meio dia (Goldstein *et al.*
281 2008). *B. coccolobifolia* foi a espécie que transpirou menos, portanto é mais tolerante à
282 perdas de água que as demais. *D. bicolor*, apresentou maior E , assim, dentre as espécies
283 estudadas é a mais sensível ao estresse hídrico. As diferenças entre essas espécies,
284 anteriormente sinalizadas pela Estatística Descritiva, são significativas ($p < 0,05$).

285 Quanto à g_s , as espécies analisadas nesse estudo apresentaram certa
286 heterogeneidade quanto às estratégias de regulação hídrica através do controle
287 estomático (Figura 2 C), embora as diferenças encontradas não tenham sido
288 significativas (Tabela 6). De maneira geral, houve um forte controle estomático no

289 horário de 11 - 12:00 h. Resultados que corroboram com Franco *et al.*, (2007), os quais
290 constaram em duas espécies lenhosas de savana, um forte controle estomático,
291 especialmente logo após as primeiras horas da manhã. Por outro lado, para o mesmo
292 horário, as espécies *D. bicolor* e *X. aromatica* aumentaram a g_s demonstrando menor
293 sensibilidade aumento da temperatura, indicando que essas espécies sejam anisotérmicas,
294 ou seja, a g_s dessas plantas é menos sensível às variações no DPV e umidade do solo em
295 relação às demais, ao ponto de não exercerem forte controle estomático para minimizar
296 perdas de água (Bucci *et al.* 2004).

297 Em relação ao parâmetro de temperatura foliar foram observadas diferenças
298 significativas tanto entre os horários, como entre as espécies (Tabela 7). No horário de
299 8:00 às 9:00 h, as folhas estavam menos aquecidas (35.9 °C) do que no horário de 11:00
300 às 12:00 h (41.1 °C), o que pode ser atribuído à maior intensidade de radiação solar.
301 Dessa forma, altas temperaturas foliares podem afetar a atividade fotossintética de
302 algumas espécies em razão, principalmente, da redução da atividade da Ribulose 1,5-
303 carboxilase/oxigenase RUBISCO - principal enzima de carboxilação da fotossíntese
304 (Leakey *et al.* 2009; Lloyd e Farquhar, 2008).

305 Quanto a variável WUE (Tabela 8), os resultados demonstraram diferenças
306 significativas tanto em relação aos horários ($p = 0,0120$), quanto em relação às espécies
307 ($p = 0,0042$). Ressalta-se que dentre as outras variáveis, a WUE foi a que obteve maior
308 variação entre as espécies, ocorrendo diferenças significativas em 50% delas, onde *B.*
309 *coccolobifolia* foi a mais eficiente, e *D. bicolor* a menos eficiente. Tais resultados
310 demonstram a heterogeneidade de resposta para essa variável fisiológica, a qual possui
311 grande importância em ecossistema de savana, onde a disponibilidade de água é

312 limitada (Colombo *et al.* 2007). Assim, *B. coccolobifolia* demonstra estar mais adaptada
313 às condições de estresse hídrico que as demais espécies. Adicionalmente, a relação
314 significativa e negativa entre as variáveis WUE e E para cerca de 80% das espécies
315 (Figura 3 e Figura 4) confirmam que as espécies que apresentaram as menores taxas de
316 E são mais eficientes quanto ao uso água.

317 Devido às características de comportamento ecofisiológico oposto (extremo)
318 constatadas anteriormente em *B. coccolobifolia* e *D. bicolor* para WUE e E , tais
319 espécies foram então submetidas à Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling
320 para comparação das taxas de A , E , g_s , T_{leaf} e WUE para os dois horários, cujo resultado
321 mostrou que em uma abordagem sistêmica (análise conjunta das cinco variáveis) estas
322 espécies também são significativamente diferentes ($p < 0,0001$). Notou-se que nas
323 primeiras horas da manhã (Tabela 9), houve uma diferença de 5 °C na T_{leaf} entre as
324 espécies em questão, o que por sua vez, pode ter influenciado na E e na WUE. Por outro
325 lado, no horário de maior irradiação solar (Tabela 10), altas taxas de E foram
326 observadas em *D. bicolor*, o que refletiu no aumento da g_s , e na menor WUE em relação
327 à *B. coccolobifolia*. Esses resultados demonstram que tais espécies, mesmo estando
328 sobre as mesmas condições ambientais, apresentam peculiaridades que podem
329 influenciar no perfil sazonal de suas respostas fisiológicas quanto às variáveis em
330 questão. Bucci *et al.* (2008) relatam que de fato, as plantas vasculares diferem
331 substancialmente em sua capacidade de regular suas trocas gasosas, especialmente
332 quanto à perda de água, a fim de minimizar as flutuações sazonais no estado hídrico de
333 seus tecidos.

334 Com o intuito de observar o grau de semelhança fisiológica baseada nas taxas de
335 A , E , g_s , T_{leaf} e WUE entre as oito espécies, a aplicação do teste de Penrose e
336 Mahalanobis para o horário de 8:00 – 9:00 h (Tabela 11) demonstrou que as espécies
337 mais diferentes entre si foram *T. formosa* e *B. coccolobifolia* e as mais semelhantes
338 foram *S. convallariaeodora* e *X. aromatica* (Figura 5). Por outro lado, para o horário de
339 11:00 – 12:00 h (Tabela 12) as espécies *A. occidentale* e *M. rubiginosa* foram as mais
340 diferentes, e as mais semelhantes foram *S. convallariaeodora* e *T. formosa* (Figura 6).
341 Dessa forma, podemos pressupor que em situações climáticas críticas, durante o
342 processo de filogenia, *A. occidentale* e *M. rubiginosa* tiveram direções divergentes, ou
343 seja, adaptações fisiológicas diferentes, enquanto *S. convallariaeodora* e *T. formosa*
344 tiveram estratégias fisiológicas convergentes.

345 Sendo assim, admite-se que os efeitos das condições ambientais extremas no
346 ecossistema de savana tem influência nas respostas fisiológicas das plantas e que essas
347 respostas dependem da espécie (Bucci *et al.* 2004). Para tanto, Costa e Marengo (2007)
348 relatam que parâmetros como, por exemplo, A e g_s , respondem simultaneamente a um
349 conjunto de fatores que interagem de forma coordenada e altamente complexa.

350 Nesse contexto, a Análise de Matriz de Correlação para o horário de 11:00 –
351 12:00 h (Figuras 7-14), mostrou uma alta e positiva correlação entre as variáveis E e g_s
352 para as espécies *B. crassifolia* (Tabela 13), *S. convallariaeodora* (Tabela 14), *A.*
353 *occidentale* (Tabela 15), *T. formosa* (Tabela 16), *B. coccolobifolia* (Tabela 17), *X.*
354 *aromatica* (Tabela 18), *D. bicolor* (Tabela 19), *M. rubiginosa* (Tabela 20). Resultados
355 semelhantes foram encontrados por Cernusak *et al.* (2009) para três espécies de árvores
356 tropicais (*Platymiscium pinnatum*, *Swietenia macrophylla* e *Tectona grandis*),

357 sugerindo que a g_s depende do estado hídrico das folhas, contudo, responde por cerca de
358 75% das variações nas taxas de E . Paralelamente, Naves-Barbiero *et al.* (2000) relatam
359 que a forte relação entre E e g_s está condicionada, além do estado hídrico das folhas, à
360 alta demanda evaporativa da atmosfera, que no ecossistema de savana ocorre com mais
361 intensidade no período seco. Em se tratando de espécies lenhosas no ecossistema de
362 savana, pode se dizer que esta relação se dá devido à baixa disponibilidade hídrica e,
363 especialmente, devido ao alto DPV durante o período de menor precipitação (Sarmiento
364 *et al.* 1985), que mesmo havendo um fechamento parcial dos estômatos a taxa de
365 transpiração pode se manter elevada (Souza *et al.* 2011).

366 Por outro lado, se observou alta correlação, porém negativa, entre as variáveis E
367 e WUE, e g_s e WUE para as espécies *B. crassifolia* (Tabela 13), *A. occidentale* (Tabela
368 15), *X. aromatica* (Tabela 18) e *M. rubiginosa* (Tabela 20). Esses resultados indicam
369 que a capacidade de uma espécie em realizar fotossíntese e ao mesmo tempo reduzir
370 perdas hídricas no ambiente xerofítico é uma característica imprescindível para o seu
371 estabelecimento e sobrevivência, uma vez que menores taxas de E e g_s , em geral, está
372 associado à maior WUE.

373 Para a espécie *T. formosa*, se observou ainda, alta e negativa correlação entre as
374 variáveis E e WUE, e alta e positiva correlação entre as variáveis A e g_s (Tabela 16). De
375 fato, maiores valores de A geralmente são acompanhados de elevadas taxas de g_s , como
376 demonstrado por Colombo *et al.* (2007) e Ferreira *et al.* (2012), cujos resultados
377 corroboram com os deste estudo.

378 Já para a espécie *X. aromatica*, houve ainda correlação alta e negativa entre A e
379 T_{leaf} , indicando mais uma vez que provavelmente esteja havendo uma redução da

380 atividade da RUBP carboxilase, enzima responsável pela captação de CO₂ em plantas
381 C₃ como as espécies estudadas. Para as demais espécies não foram observadas
382 correlações significativas ao nível de 5% de probabilidade.

383

384 **CONCLUSÃO**

385

386 A interação biosfera-atmosfera através do estudo da ecofisiologia da vegetação
387 savânica mostrou que o período seco nesse ambiente afetou a transpiração, a
388 temperatura foliar e a eficiência no uso da água em todas as espécies. Dessa forma
389 podemos dizer que:

390 1. *Dioclea bicolor* e *Xilopia aromatica* são as espécie que, em cenários futuros
391 de seca prolongada e temperaturas elevadas, tendem a serem ameaçadas em
392 savanas amazônicas.

393 2. *Byrsonima coccolobifolia* é a espécie que em situações de mudanças
394 climáticas, como altas temperaturas e concentrações de CO₂ tende a ser
395 mais tolerante às adversidades em savanas amazônicas.

396 3. Transpiração e eficiência no uso da água são bio-indicadores expressivos
397 para estudos de interação biosfera-atmosfera na savana estudada.

398 4. A forte correlação entre a condutância estomática e a transpiração nos
399 tecidos foliares das espécies de savana estudada demonstra serem estes os
400 parâmetros mais sensíveis.

401 5. Altas taxas de transpiração no horário mais crítico do dia sugerem a
402 presença de espécies freatófitas nas savanas amazônicas.

403 6. Baixas taxas de assimilação de carbono pelas espécies estudadas demonstram
404 a baixa contribuição destas na mitigação de CO₂ atmosférico.

405

406 **AGRADECIMENTOS**

407

408 Ao Laboratório de Estudos de Ecossistemas Amazônicos (LEEAA) pelo suporte
409 logístico, aos colegas de laboratório pelo apoio em campo e ao CNPq pelo auxílio de
410 bolsa concedido.

411

412 **BIBLIOGRAFIA CITADA**

413

414 Broinizi, P. R. B.; Andrade-Wartha, E. R. S.; Oliveira, A. M. S.; Torres, R. P.; Azeredo,
415 H. M. C.; Alves, R. E.; Mancini-Filho, J. 2008. Propriedades antioxidantes em
416 subproduto do pedúnculo de caju (*Anacardium occidentale* L.): efeito sobre a
417 lipoperoxidação e o perfil de ácidos graxos poliinsaturados em ratos. *Revista Brasileira*
418 *de Ciência Farmacêutica*, 44:773-781.

419 Bucci, S. J.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C.; Scholz, F. G. ; Franco, A. C.; Bustamante, M.
420 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical
421 savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, 24: 891-899.

422 Bucci, S. J.; Scholz, G. F.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C.; Franco, A. C.; Zhang, Y.;
423 Hao, G.Y. 2008. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees:
424 adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Brazilian*
425 *Journal Plant Physiology*, 20: 233-245.

426 Carneiro-Filho, A. 1993. Amazônicos: fósseis vivos? Algumas Reflexões. *Revista do*
427 *Instituto Geológico*, São Paulo, 14: 63-68.

428 Cernusak, L. A.; Winter, K.; Aranda, J.; Virgo, A. 2009. Transpiration efficiency over
429 an annual cycle, leaf gas exchange and wood carbon isotope ratio of three tropical tree
430 species. *Tree Physiology*, 29: 1153-1161.

431 Coelho, V. P. M.; Agra, M. F.; Barbosa, M. R. V. 2006. Estudo farmacobotânico das
432 folhas de *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K.Schum. (Rubiaceae). *Revista Brasileira*
433 *de Farmacognosia*, 16: 170-177.

- 434 Colombo, R.; Marín, O.; Irazábal, S.; Tezara, W. 2007. Relations hídricas, fotosíntesis,
435 y anatomia foliar de dos especies del género *Calotropis*. *Interciencia*, 32: 791-795.
- 436 Costa, G. F.; Marengo, R. A. 2007. Fotossíntese, condutância estomática e potencial
437 hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta Amazonica*, 37:
438 229-234.
- 439 Costa, L. C. B.; Rocha, E. A.; Silva, L. A. M.; Jardim, J. G. Silva, D. C.; Gaião, L. O.;
440 Moreira, R. C. T. 2006. Levantamento Preliminar das Espécies Vegetais com Potencial
441 Econômico no Parque Municipal da Boa Esperança, Ilhéus, Bahia, Brasil. *Acta*
442 *Farmacéutica Bonaerense*, 25: 184-91.
- 443 Dias, D. P.; Marengo, R. A. 2007. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara
444 em função da luminosidade e temperatura foliar. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 42:
445 305-311.
- 446 Foldats, E.; Rutkis, E.; 1975. Ecological studies of chaparro (*Curatella americana* L.
447 and manteco (*Byrsonima crassifolia* H.B.K) in Venezuela. *Journal Biogeography*, 2:
448 159-178.
- 449 Franco, A. C. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira, P. S.; Marquis R. J.
450 (Orgs.). *The Cerrados of Brazil Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*.
451 New York: Columbia University Press, p. 178-197.
- 452 Franco, A. C. 2005. Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das
453 estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas do Cerrado. In: SCARIOT,
454 A.; SILVA, J. C. S.; FELFILI, J. M (Orgs.). *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Con-*
455 *servação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 181-196.
- 456 Franco, A. C. 2008. Relações hídricas em plantas do cerrado: as plantas lenhosas do
457 cerrado transpiram livremente? In: PRADO, C. H. B. A; CASALI, C. A. *Fisiologia*
458 *Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral*. Barueri:
459 Manole, p. 1-11.
- 460 Franco, A. C.; Matsubara, S.; Orthen, B. 2007. Photoinhibition, carotenoid composition
461 and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in
462 neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, 27: 717-725.
- 463 Goldstein, G.; Meinzer, F. C.; Bucci, S. J.; Scholz, F. G.; Franco, A. C.; Hoffmann, W.
464 A. 2008. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree*
465 *physiology*, 28: 395-404.
- 466 Kitao, M.; Lei, T. T.; Koike, T.; Tobita, H.; Maruyama, Y.; Matsumoto, Y.; Ang. L. H.
467 2000. Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluores-
468 cence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiology Planta-*
469 *rum*, 109: 284-290.

- 470 Köppen, W. P. 1948. *Climatologia*. Cidade do México, Buenos Aires: Fundo de Cultura
471 Econômica, 479 p.
- 472 Larcher, W. 2006. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: RIMA, 532 p.
- 473 Leakey, A. D. B.; Ainsworth, E. A.; Bernacchi, C. J.; Rogers, A.; Long, S. P.; Ort, D. R.
474 2009. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important
475 lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany*, 60: 2859–2876.
- 476 Lloyd, J.; Farquhar, G. D. 2008. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the
477 physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions the Royal Society*
478 *Biological Sciences*, 363:1811–1817.
- 479 Magnusson, W. E.; Lima, A. P.; Albernaz, A. L. K. M., Sanaiotti, T. M.; e Guillaumet,
480 J. L. 2008. Composição florística e cobertura vegetal das savanas na região de Alter do
481 Chão, Santarém – PA. *Revista Brasileira de Botânica*, 31: 165-177.
- 482 Miranda, I. S. 1993. Estrutura do estrato arbóreo do cerrado amazônico em Alter-do-
483 Chão, Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 16: 143-150.
- 484 Miranda, H. S.; Bustamante, M. M. C.; Miranda, A. C. 2002. The fire factor. In:
485 Oliveira, P. S.; Marquis R. J. (Orgs.). *The Cerrados of Brazil Ecology and Natural*
486 *History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press., p. 51-68.
- 487 Miranda, I. S.; Almeida, S. S.; Dantas, P. J. 2006. Florística e estrutura de comunidades
488 arbóreas em cerrados de Rondônia, Brasil. *Acta Amazonica*, 36: 419-430.
- 489 Naves-Barbiero, C. C.; Franco, A. C.; Bucci, S. J.; Goldstein, G. 2000. Fluxo de seiva e
490 condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e
491 cerradão. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12: 119-134.
- 492 Oliveira-Filho, A. T.; Ratter, J. A. 2002. Vegetation Physionognomies and Woody Flora
493 of the Cerrado Biome. In: Oliveira, P. S.; Marquis R. J. (Orgs.). *The Cerrados of Brazil*
494 *Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia
495 University Press., p. 91-120.
- 496 Palhares, D.; Franco, A. C.; Zaidan, L. B. P. 2010. Respostas fotossintéticas de plantas
497 de cerrado nas estações seca e chuvosa. *Revista Brasileira de Biociências*, 8: 213-220.
- 498 Pennington, R. T.; Lewis, G. P.; Ratter, J. A. 2006. An Overview of the Plant Diversity,
499 Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests.
500 In: Pennington, R. T., Lewis, G. P. & Ratter, J. A. (Orgs.). *Neotropical savannas and*
501 *dry forests: diversity, biogeography, and conservation*. New York: CRC Press Taylor &
502 Francis Group, p. 1-29.

- 503 Pompeu, D. R.; Rogez, H.; Monteiro, K. M.; Tinti, S. V.; Carvalho, J. E. 2012.
504 Capacidade antioxidante e triagem farmacológica de extratos brutos de folhas de
505 *Byrsonima crassifolia* e de *Inga edulis*. *Acta Amazonica*, 42: 165-172.
- 506 Ratter, J. A.; Bridgewater, S.; Ribeiro, J. F. 2003. Analysis of the floristic composition
507 the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas.
508 *Edinburgh Journal of Botany*, 60: 57-109.
- 509 Ratter, J. A.; Bridgewater, S.; Ribeiro, J. F. 2006. Biodiversity Patterns of the Woody
510 Vegetation of the Brazilian Cerrado. In: Pennington, R. T., Lewis, G. P. & Ratter, J. A.
511 (Orgs.). *Neotropical Savannas and Dry Forests: Plant Diversity, and Biogeography,
512 and Conservation*. New York: CRC Press Taylor & Francis Group, p. 31-56.
- 513 Ribeiro, J. F.; Dias, T. 2007. Diversidade e conservação da vegetação e da flora. In:
514 [S.I.] *Cerrado e Pantanal: Áreas e Ações Prioritárias para Conservação da
515 Biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente. Brasília. p. 21-138.
- 516 Rodrigues, T. E.; Santos, P. L.; Oliveira Junior, R. C.; Valente, M. A.; Silva, J. M. L.;
517 Cardoso Junior, E. Q. 2001. *Caracterização e classificação dos solos da área do
518 planalto de Belterra, município de Santarém, PA*. Belém: Embrapa Amazônia Oriental,
519 54p. (Embrapa Amazônia Oriental. Documentos, 115).
- 520 Rodrigues, J. Rinaldo, D.; Silva, M. A.; Santos, L. C.; Viçegas, W. Secondary
521 Metabolites of *Miconia rubiginosa*. 2011. *Journal of Medicinal Food*, 14: 834-839.
- 522 Sanaiotti, T. M.; Magnusson, W. E. 1995. Effects of annual fire on the production of
523 fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. *Journal of Tropical
524 Ecology*, 11: 53-65.
- 525 Sarmiento, G. 1996. Biodiversity and water relations in tropical savannas. In: SOLBRIG,
526 O. T.; Medina, E.; Silva, J. F. (Orgs.). *Biodiversity and Savana Ecosystem Processes*.
527 Berlin: Springer, p. 61-75.
- 528 Sarmiento, G.; Goldstein, G.; Meinzer, F. 1985. Adaptive strategies of woody species in
529 neotropical savannas. *Biological Reviews*, 60: 315-355
- 530 Souza, C. D.; Fernandes, D. P.; Barroso, M. R.; Portes, T. A. 2011. Transpiração de
531 espécies típicas do cerrado medida por transpirômetro de equilíbrio e porômetro. *Cerne*,
532 17: 509-515.
- 533 Vergara, J. L. T.; Hernández, J. E.; Vallejo, C. G. A.; Ramos, J. D. 2006. Actividade
534 tripanomicida en el *Tripanosoma cruzi* del extracto etanólico de las semillas de la
535 *Xylopia aromatica*. *Revista Cubana de Farmacia*, 40 [SI].
- 536 Woodward, S. L. 2008. *Grassland Biomes*. Westport, London: Greenwood Press., p. 1-
537 9.

538
539
540
541
542
543
544
545

Tabela 2 A. Resultados da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido de 8:00 - 9:00 h ($Q = 1. 100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto à fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e Eficiência do uso da água “WUE” em *Byrsonima crassifolia*, *Salvertia convallariaeodora*, *Anacardium occidentale* e *Tocoyena formosa* em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

Espécies	<i>Byrsonima crassifolia</i>					<i>Salvertia convallariaeodora</i>					<i>Anacardium occidentale</i>					<i>Tocoyena formosa</i>				
Variáveis	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
Tamanho da amostra	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Mínimo	1,17	2,30	0,31	33,10	0,38	1,18	1,76	0,11	34,90	0,30	1,18	1,60	0,08	35,80	0,22	1,17	4,15	0,30	37,70	0,16
Máximo	1,31	3,48	0,74	34,40	0,51	1,36	4,58	0,45	35,70	0,67	1,23	5,37	0,75	36,80	0,75	1,22	7,38	0,77	38,80	0,28
Amplitude Total	0,14	1,18	0,43	1,30	0,13	0,18	2,82	0,34	0,80	0,37	0,05	3,77	0,67	1,00	0,53	0,05	3,23	0,47	1,10	0,12
Média Aritmética	1,21	2,83	0,47	33,75	0,43	1,23	3,35	0,30	35,32	0,41	1,20	3,43	0,34	36,30	0,42	1,18	5,36	0,48	38,12	0,23
Desvio Padrão	0,06	0,51	0,18	0,64	0,05	0,08	1,17	0,14	0,35	0,17	0,02	1,64	0,30	0,40	0,23	0,02	1,43	0,20	0,49	0,05

546
547
548
549
550
551
552
553
554
555
556

557

558

559

560

561

562 **Tabela 2 B.** Resultados da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido de 8:00 - 9:00 h ($Q = 1. 100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto à fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2}$
 563 s^{-1}), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” em *Byrsonima*
 564 *coccolobifolia*, *Xylopia aromatica*, *Dalbergia bicolor* e *Miconia rubiginosa* em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

Espécies	<i>Byrsonima coccolobifolia</i>					<i>Xylopia aromatica</i>					<i>Dalbergia bicolor</i>					<i>Miconia rubiginosa</i>				
	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
Variáveis Tamanho da amostra	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Mínimo	1,20	1,67	0,19	30,90	0,55	1,20	2,41	0,18	35,40	0,35	1,20	4,88	0,18	36,50	0,20	1,20	4,28	0,21	38,00	0,24
Máximo	1,45	2,18	0,29	34,00	0,87	1,21	3,47	0,40	36,10	0,50	1,22	5,89	0,40	37,60	0,25	1,21	4,95	0,26	38,00	0,28
Amplitude Total	0,25	0,51	0,10	3,10	0,32	0,01	1,06	0,22	0,70	0,15	0,02	1,01	0,22	1,10	0,05	0,01	0,67	0,05	0,00	0,04
Média Aritmética	1,27	2,01	0,23	32,60	0,64	1,20	3,01	0,27	35,65	0,40	1,21	5,57	0,27	37,17	0,21	1,20	4,56	0,23	38,00	0,26
Desvio Padrão	0,11	0,23	0,04	1,30	0,15	0,00	0,50	0,11	0,33	0,07	0,01	0,47	0,11	0,47	0,02	0,00	0,28	0,02	0,00	0,01

565

566

567

568

569

570

571
572
573
574
575
576
577
578

Tabela 3 A. Resultados da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido de 11:00 - 12:00 h ($Q = 1.810 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto à fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” em *Byrsonima crassifolia*, *Salvertia convallariaeodora*, *Anacardium occidentale* e *Tocoyena formosa* em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

Espécies	<i>Byrsonima crassifolia</i>					<i>Salvertia convallariaeodora</i>					<i>Anacardium occidentale</i>					<i>Tocoyena formosa</i>				
Variáveis	<i>A</i>	<i>E</i>	<i>g_s</i>	<i>T_{leaf}</i>	WUE	<i>A</i>	<i>E</i>	<i>g_s</i>	<i>T_{leaf}</i>	WUE	<i>A</i>	<i>E</i>	<i>g_s</i>	<i>T_{leaf}</i>	WUE	<i>A</i>	<i>E</i>	<i>g_s</i>	<i>T_{leaf}</i>	WUE
Tamanho da amostra	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Mínimo	1,16	2,82	0,09	40,30	0,17	1,17	1,65	0,05	40,40	0,14	1,19	1,50	0,07	38,10	0,17	1,16	2,79	0,09	41,00	0,12
Máximo	1,18	6,74	0,31	41,90	0,41	1,19	8,55	0,67	41,30	0,71	1,43	6,92	0,49	40,00	0,88	1,17	9,37	0,64	41,70	0,42
Amplitude Total	0,02	3,92	0,22	1,60	0,24	0,02	6,90	0,62	0,90	0,57	0,24	5,42	0,42	1,90	0,71	0,01	6,58	0,55	0,70	0,30
Média Aritmética	1,16	4,72	0,20	40,8	0,27	1,17	4,78	0,28	40,80	0,37	1,28	4,56	0,31	38,95	0,39	1,16	6,62	0,38	41,42	0,22
Desvio Padrão	0,01	1,65	0,09	0,73	0,10	0,01	3,22	0,28	0,42	0,26	0,11	2,28	0,17	0,79	0,32	0,00	3,00	0,25	0,31	0,13

579
580
581
582
583
584
585
586
587
588
589
590

591
592
593
594
595
596
597
598

Tabela 3 B. Resultados da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido de 11:00 - 12:00 h ($Q = 1.810 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto à fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” em *Byrsonima coccolobifolia*, *Xylopia aromatica*, *Dalbergia bicolor* e *Miconia rubiginosa* em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

Espécies	<i>Byrsonima coccolobifolia</i>					<i>Xylopia aromatica</i>					<i>Dalbergia bicolor</i>					<i>Miconia rubiginosa</i>				
	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
Variáveis Tamanho da amostra	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Mínimo	1,19	1,85	0,07	39,70	0,31	1,20	7,60	0,35	41,20	0,14	1,21	7,69	0,32	41,90	0,13	1,20	5,63	0,16	42,90	0,15
Máximo	1,99	3,97	0,16	40,80	0,68	1,22	8,44	0,50	41,40	0,16	1,25	9,04	0,53	42,40	0,16	1,25	8,34	0,35	43,30	0,22
Amplitude Total	0,80	2,12	0,09	1,10	0,37	0,02	0,84	0,15	0,20	0,02	0,04	1,35	0,21	0,50	0,03	0,05	2,71	0,19	0,40	0,07
Média Aritmética	1,41	2,93	0,11	40,22	0,51	1,20	8,05	0,43	41,32	0,15	1,22	8,27	0,41	42,15	0,14	1,22	6,79	0,24	43,12	0,18
Desvio Padrão	0,38	1,03	0,04	0,47	0,15	0,01	0,34	0,06	0,09	0,00	0,01	0,59	0,09	0,23	0,01	0,02	1,14	0,07	0,20	0,02

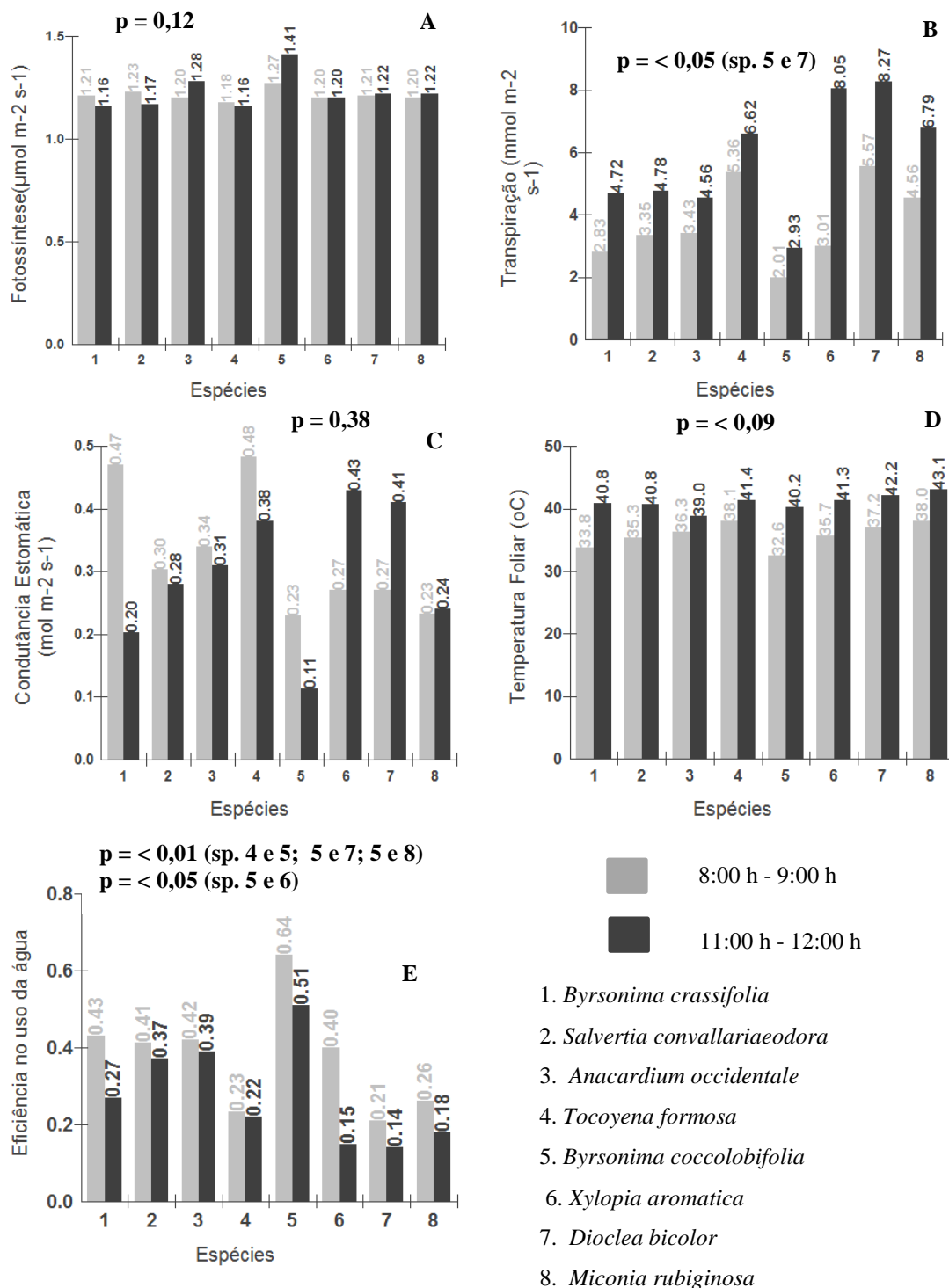


Figura 2. Gráficos de médias da estatística descritiva acerca do comportamento ecofisiológico obtido nos horários de 8:00 – 9:00 h (cor cinza) e de 11:00 - 12:00 h (cor preta) quanto à fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C), temperatura foliar (D) e Eficiência do uso da água (E) em oito espécies: *B. crassifolia* (1), *S. convallariaeodora* (2), *A. occidentale* (3), *T. formosa* (4), *B. coccolobifolia* (5), *X. aromatica* (6), *D. bicolor* (7) e *M. rubiginosa* (8), em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

599

600
601602
603
604
605
606
607
608
609
610

611 **Tabela 4.** Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise
 612 da taxa de Fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) obtida nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h
 613 das espécies *B. crassifolia*, *S. convallariaeodora*, *A. occidentale*, *T. formosa*, *B. coccolobifolia*,
 614 *X. aromatica*, *D. bicolor* e *M. rubiginosa*, em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

FONTES DE VARIAÇÃO	GL
Tratamentos (Hora do dia - 8:00-9:00 h e 11:00-12:00 h)	1
Blocos (Espécies estudadas)	7
p (tratamentos)	0,5199
p (blocos)	0,1205

615

616 **Tabela 5.** Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise
 617 da taxa de Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) obtida nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h
 618 das espécies *B. crassifolia*, *S. convallariaeodora*, *A. occidentale*, *T. formosa*, *B. coccolobifolia*,
 619 *X. aromatica*, *D. bicolor* e *M. rubiginosa*, em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

FONTES DE VARIAÇÃO	GL
Tratamentos (Hora do dia - 8:00 - 9:00 h e 11:00 - 12:00 h)	1
Blocos (Espécies estudadas)	7
p (tratamentos)	0,0036
p (blocos)	0,0288
Médias (Horários)	
Média (8:00 – 9:00 h)	3,7711
Média (11:00 -12:00 h)	5,8436
Tukey	(p)
Médias (8:00 - 9:00 h e 11:00 - 12:00 h)	< 0,01
Médias (Espécies)	
Média 1 (<i>B. crassifolia</i>)	3,7765
Média 2 (<i>S. convallariaeodora</i>)	4,0705
Média 3 (<i>A. occidentale</i>)	4,0015
Média 4 (<i>T. formosa</i>)	5,9940
Média 5 (<i>B. coccolobifolia</i>)	2,4755
Média 6 (<i>X. aromatica</i>)	5,5340
Média 7 (<i>D. bicolor</i>)	6,9280
Média 8 (<i>M. rubiginosa</i>)	5,6790
Tukey	(p)
Médias (<i>B. coccolobifolia</i> e <i>D. bicolor</i>)	< 0,05

620 **Tabela 6.** Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise da
 621 taxa de Condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) obtida nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 -
 622 12:00 h das espécies *B. crassifolia*, *S. convallariaeodora*, *A. occidentale*, *T. formosa*, *B.*
 623 *coccolobifolia*, *X. aromatica*, *D. bicolor* e *M. rubiginosa*, em savana de Ponta de Pedras,
 624 Santarém, Pará.

FONTES DE VARIAÇÃO	GL
Tratamentos (Hora do dia - 8:00-9:00 h e 11:00-12:00 h)	1
Blocos (Espécies estudadas)	7
p (tratamentos)	0,5698
p (blocos)	0,3833

625

626

627 **Tabela 7.** Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise
 628 da taxa de Temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) obtidas nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h das
 629 espécies *B. crassifolia*, *S. convallariaeodora*, *A. occidentale*, *T. formosa*, *B. coccolobifolia*, *X.*
 630 *aromatica*, *D. bicolor* e *M. rubiginosa*, em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

FONTES DE VARIAÇÃO	GL
Tratamentos (Hora do dia - 8:00 - 9:00 h e 11:00-12:00 h)	1
Blocos (Espécies estudadas)	7
p (tratamento)	0,0002
p (espécies)	0,0988
Médias (Horário)	
Média (8:00-9:00 h)	35,8656
Média (11:00-12:00 h)	41,1063
Tukey	(p)
Médias (8:00 - 9:00 e 11:00-12:00 h)	< 0,01

631

632

633
634
635
636

Tabela 8. Análise de Variância, ANOVA: dois critérios através do test de Tukey para análise da Eficiência no uso da água obtidas nos horários de 8:00 – 9:00 h e 11:00 - 12:00 h das espécies *B. crassifolia*, *S. convallariaeodora*, *A. occidentale*, *T. formosa*, *B. coccolobifolia*, *X. aromatica*, *D. bicolor* e *M. rubiginosa*, em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

FONTES DE VARIAÇÃO	GL
Tratamentos (Hora do dia - 8:00-9:00 h e 11:00-12:00 h)	1
Blocos (Espécies estudadas)	7
p (tratamentos)	0,0120
p (blocos)	0,0042
Médias (Horário)	
Média (8:00-9:00 h)	0,3806
Média (11:00-12:00 h)	0,2822
Tukey	(p)
Médias (8:00-9:00 h e 11:00-12:00 h)	< 0,05
Médias (Espécies)	
Média 1 (<i>B. crassifolia</i>)	0,3538
Média 2 (<i>S. convallariaeodora</i>)	0,3925
Média 3 (<i>A. occidentale</i>)	0,4125
Média 4 (<i>T. formosa</i>)	0,2263
Média 5 (<i>B. coccolobifolia</i>)	0,5813
Média 6 (<i>X. aromatica</i>)	0,2788
Média 7 (<i>D. bicolor</i>)	0,1825
Média 8 (<i>M. rubiginosa</i>)	0,2238
Tukey	(p)
Médias (<i>B. crassifolia</i> e <i>B. coccolobifolia</i>)	< 0,01
Médias (<i>B. coccolobifolia</i> e <i>X. aromatica</i>)	< 0,05
Médias (<i>B. coccolobifolia</i> e <i>D. bicolor</i>)	< 0,01
Médias (<i>B. coccolobifolia</i> e <i>M. rubiginosa</i>)	< 0,01

637
638

639
640
641
642
643
644
645
646

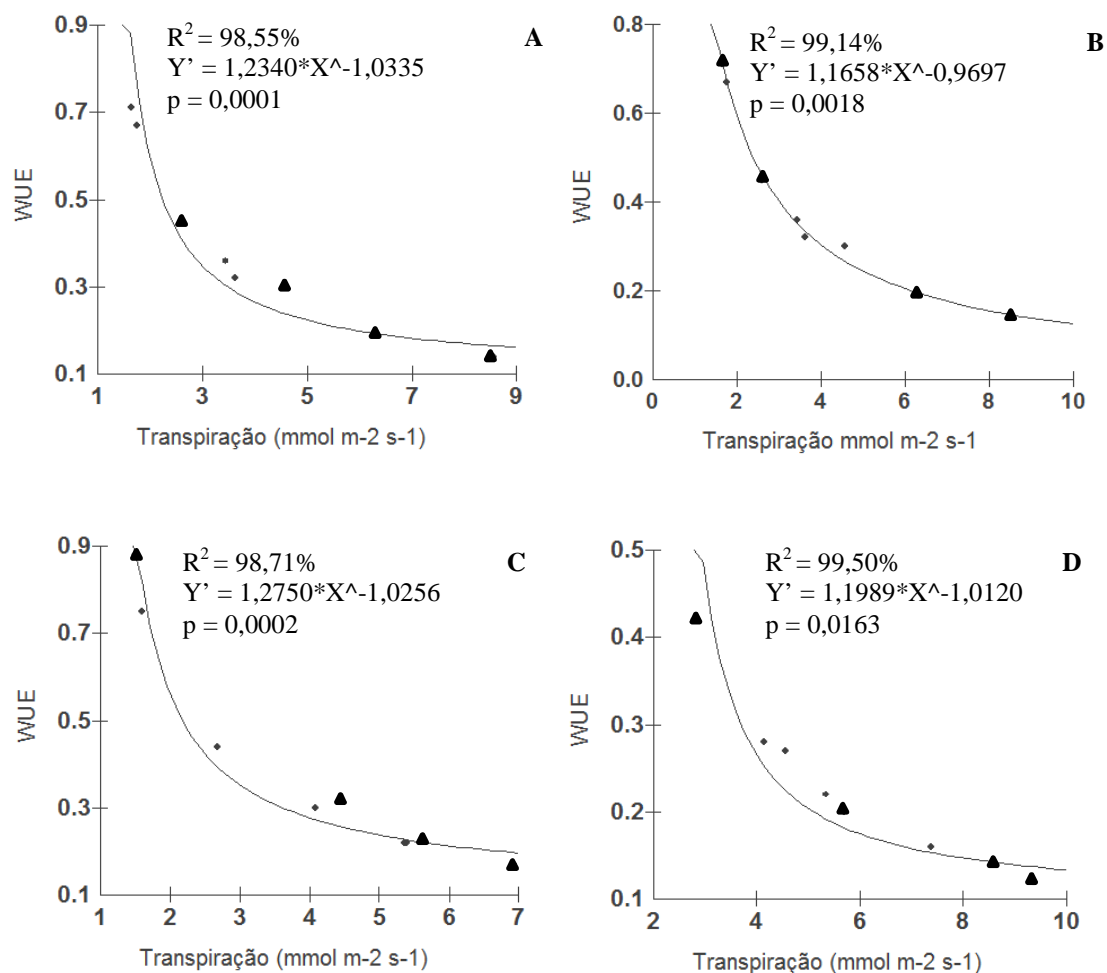


Figura 3. Análise de Regressão (modelo geométrico) para WUE (Eficiência do uso da água $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ao longo do dia nos horários de 8:00 – 9:00 h (♦) e de 11:00 - 12:00 h (▲) das espécies *B. crassifolia* (A), *S. convallariaeodora* (B), *A. occidentale* (C), *T. formosa* (D) em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

647
648
649
650
651
652

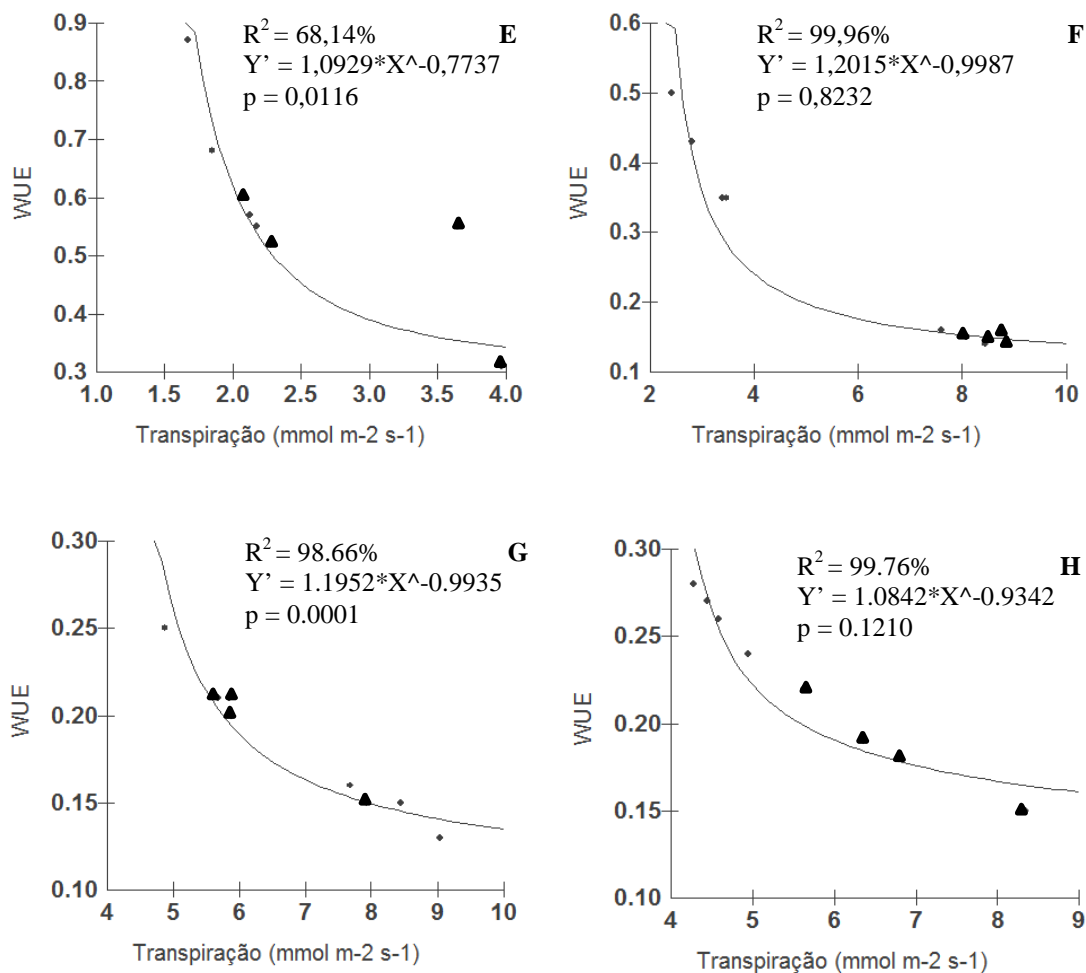


Figura 4. Análise de Regressão (modelo geométrico) para WUE (Eficiência do uso da água $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ao longo do dia nos horários de 8:00 – 9:00 h (♦) e de 11:00 - 12:00 h (▲) das espécies *B. coccolobifolia* (E), *X. aromatica* (F), *D. bicolor* (G) e *M. rubiginosa* (H), em savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

653
654
655
656

Tabela 9. Teste de Hotelling para o horário de 8:00 – 9:00 h quanto as variáveis fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” das espécies *B. coccolobifolia* e *D. bicolor*.

Variáveis	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
média <i>B. coccolobifolia</i>	1,2775	2,0125	0,2375	32,600	0,6475
variância	0,0135	0,0542	0,0017	1,7133	0,0224
tamanho	4	4	4	4	4
média <i>D. bicolor</i>	1,2100	5,5775	0,4625	37,175	0,2175
variância	0,0001	0,2237	0,0038	0,2292	0,0005
tamanho	4	4	4	4	4
(p)	< 0,0001	---	---	---	---

657

658

659
660
661
662

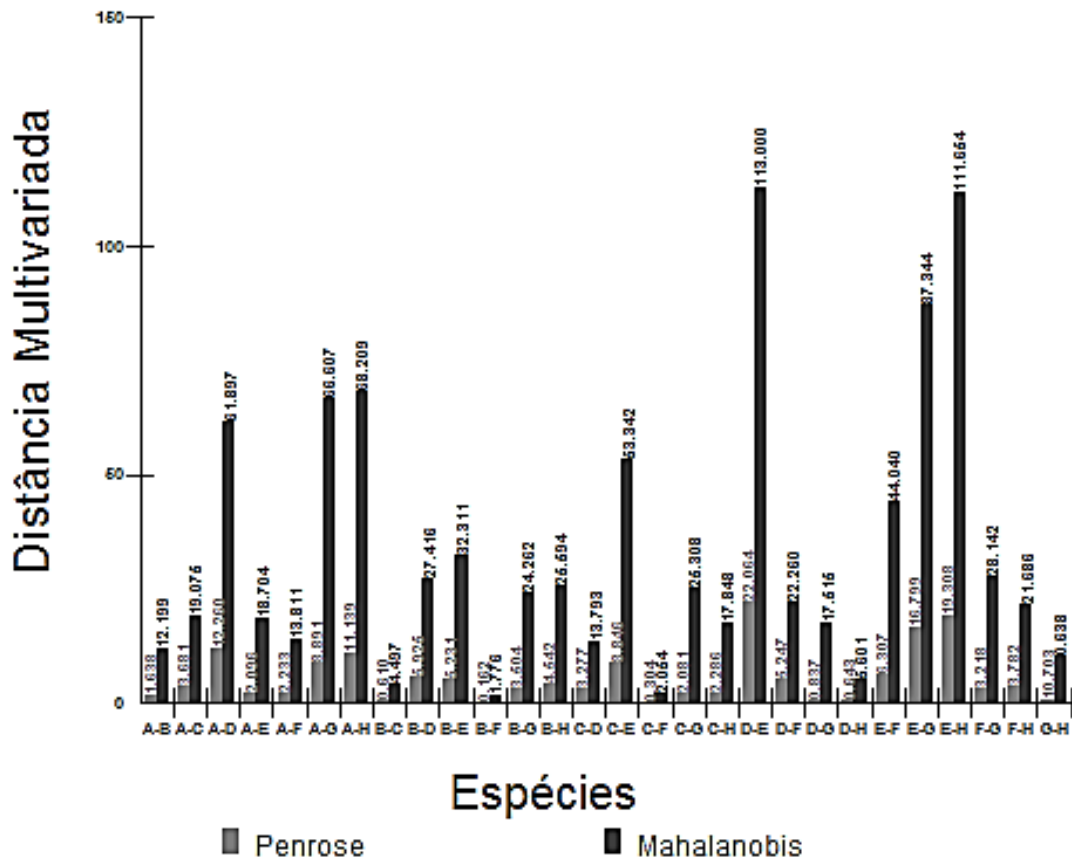
Tabela 10. Teste de Hotelling para o horário de 11:00 – 12:00 h quanto as variáveis fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água “WUE” das espécies *B. coccolobifolia* e *D. bicolor*.

Variáveis	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
média <i>B. coccolobifolia</i>	1,4125	2,9375	0,1125	40,2250	0,5150
variância =	0,1488	1,0629	0,0020	0,2292	0,0235
tamanho =	4	4	4	4	4
média <i>D. bicolor</i>	1,2250	8,2775	0,4150	42,1500	0,1475
variância =	0,0003	0,3590	0,0095	0,0567	0,0002
tamanho =	4	4	4	4	4
(p) =	< 0,0001	---	---	---	---

663

664

670
671
672
673



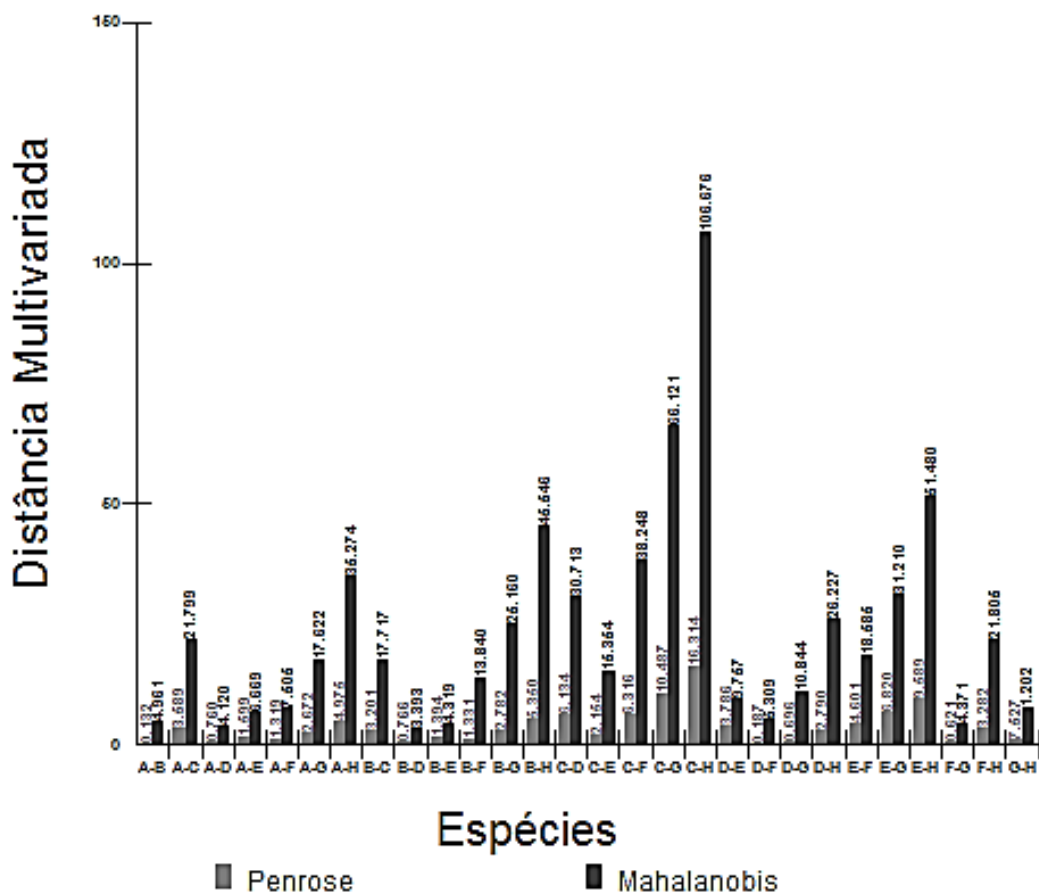
674
675
676
677
678
679
680
681

Figura 5. Gráfico da Análise Multivariada, teste de Penrose e Mahalanobis para comparação do comportamento ecofisiológico de oito espécies de savana (A = *B. crassifolia*, B = *S. convallariaeodora*, C = *A. occidentale*, D = *T. formosa*, E = *B. coccolobifolia*, F = *X. aromatica*, G = *D. bicolor*, H = *M. rubiginosa*) a partir de um conjunto de cinco variáveis (A , E , g_s , T_{leaf} , WUE), no horário de 8:00 - 9:00 h, na savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

682 **Tabela 12.** Análise Multivariada, teste de Penrose e Mahalanobis para comparação do comportamento
 683 ecofisiológico de oito espécies de savana (A = *B. crassifolia*, B = *S. convallariaeodora*, C = *A.*
 684 *occidentale*, D = *T. formosa*, E = *B. coccolobifolia*, F = *X. aromatica*, G = *D. bicolor*, H = *M.*
 685 *rubiginosa*) a partir de um conjunto de cinco variáveis (A, E, g_s , T_{leaf} , WUE), no horário de 11:00 -
 686 12:00 h, na savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

Espécies	A	B	C	D	E	F	G	H
Teste de Penrose:								
<i>B. crassifolia</i>	0,00	---	---	---	---	---	---	---
<i>S. convallariaeodora</i>	0,13	0,00	---	---	---	---	---	---
<i>A. occidentale</i>	3,58	3,20	0,00	---	---	---	---	---
<i>T. formosa</i>	0,76	0,76	6,13	0,00	---	---	---	---
<i>B. coccolobifolia</i>	1,59	1,39	2,15	3,78	0,00	---	---	---
<i>X. aromatica</i>	1,31	1,33	6,31	0,18	4,60	0,00	---	---
<i>D. bicolor</i>	2,67	2,78	10,48	0,69	6,81	0,62	0,00	---
<i>M. rubiginosa</i>	4,97	5,34	16,31	2,78	9,58	3,28	1,20	0,00
Maior distância								
<i>A. occidentale</i> e <i>M. rubiginosa</i>	16,31	---	---	---	---	---	---	---
Menor distância								
<i>B. crassifolia</i> e <i>S. convallariaeodora</i>	0,13	---	---	---	---	---	---	---
Teste de Mahalanobis:								
<i>B. crassifolia</i>	0,00	---	---	---	---	---	---	---
<i>S. convallariaeodora</i>	4,96	0,00	---	---	---	---	---	---
<i>A. occidentale</i>	21,79	17,71	0,00	---	---	---	---	---
<i>T. formosa</i>	4,12	3,39	30,71	0,00	---	---	---	---
<i>B. coccolobifolia</i>	6,66	4,31	15,35	9,75	0,00	---	---	---
<i>X. aromatica</i>	7,50	13,83	38,24	5,30	18,58	0,00	---	---
<i>D. bicolor</i>	17,62	25,15	66,12	10,84	31,20	4,37	0,00	---
<i>M. rubiginosa</i>	35,27	45,54	106,67	26,22	51,48	21,80	7,52	0,00
Maior distância								
<i>A. occidentale</i> e <i>M. rubiginosa</i>	106,67	---	---	---	---	---	---	---
Menor distância								
<i>S. convallariaeodora</i> e <i>T. formosa</i>	3,39	---	---	---	---	---	---	---

688
689
690
691



692
693
694
695
696
697
698
699
700

Figura 6. Gráfico da Análise Multivariada, teste de Penrose e Mahalanobis para comparação do comportamento ecofisiológico de oito espécies de savana (A = *B. crassifolia*, B = *S. convallariaeodora*, C = *A. occidentale*, D = *T. formosa*, E = *B. coccolobifolia*, F = *X. aromatica*, G = *D. bicolor*, H = *M. rubiginosa*) a partir de um conjunto de cinco variáveis (A, E, g_s , Tf, WUE), no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Ponta de Pedras, Santarém, Pará.

701 **Tabela 13.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *B. crassifolia* no horário de 11:00 – 12:00 h,
 702 levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” (mmol
 703 $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da
 704 água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

Variáveis	A e E	A e g_s	A e T_{leaf}	A e WUE	E e g_s	E e T_{leaf}	E e WUE	g_s e T_{leaf}	g_s e WUE	T_{leaf} e WUE
n (pares)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
r (Pearson)	-0,225	-0,229	-0,409	0,064	0,995	0,612	-0,964	0,542	-0,979	-0,390
R2 =	0,051	0,052	0,167	0,004	0,991	0,375	0,930	0,294	0,959	0,152
(p) =	0,774	0,770	0,590	0,774	< 0,0001	0,387	0,035	0,457	0,020	0,609

Matriz de Correlação

	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
A	1,000	---	---	---	---
E	-0,225	1,000	---	---	---
g_s	-0,229	0,995	1,000	---	---
T_{leaf}	-0,409	0,612	0,542	1,000	---
WUE	0,064	-0,964	-0,979	-0,390	1,000

705
706
707
708
709
710
711
712
713
714
715
716
717
718
719
720
721
722
723
724
725
726

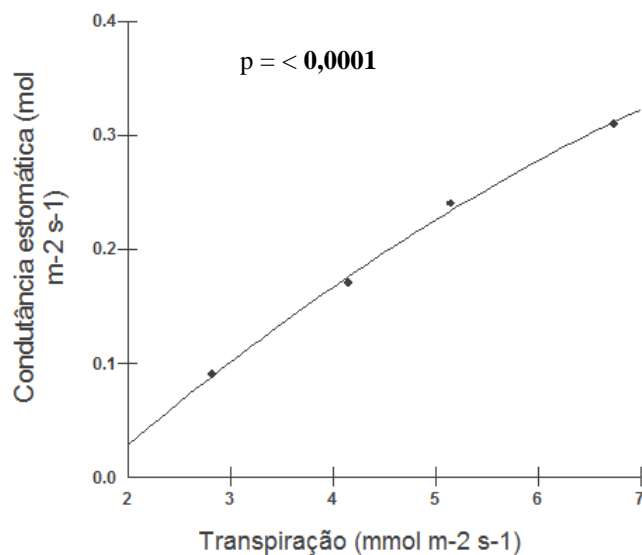


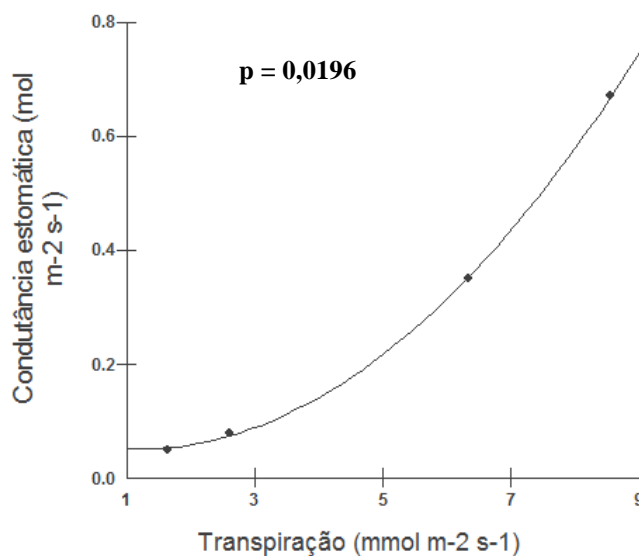
Figura 7. Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *B. crassifolia* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

727 **Tabela 14.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *S. convallariaeodora* no horário de 11:00
 728 – 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração
 729 “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência
 730 do uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

Variáveis	A e E	A e g_s	A e T_{leaf}	A e WUE	E e g_s	E e T_{leaf}	E e WUE	g_s e T_{leaf}	g_s e WUE	T_{leaf} e WUE
n (pares) =	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
r (Pearson)	0,741	0,612	0,492	-0,791	0,980	-0,056	-0,938	-0,250	-0,864	-0,251
R2 =	0,549	0,375	0,242	0,626	0,961	0,003	0,880	0,062	0,746	0,063
(p) =	0,258	0,387	0,507	0,208	0,0196	0,943	0,061	0,749	0,135	0,748

Matriz de Correlação

	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
A	1,000	---	---	---	---
E	0,741	1,000	---	---	---
g_s	0,612	0,980	1,000	---	---
T_{leaf}	0,492	-0,056	-0,250	1,000	---
WUE	-0,791	-0,938	-0,864	-0,251	1,000



751
752 **Figura 8.** Gráfico do Resultado da Matriz Correlação entre
 753 Condutância estomática e Transpiração para a espécie *S.*
 754 *convallariaeodora* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de
 755 Pontas de Pedra, Santarém, Pará.
 756
 757

758 **Tabela 15.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *A. occidentale* no horário de 11:00 – 12:00
 759 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E”
 760 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do
 761 uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

Variáveis	A e E	A e g_s	A e T_{leaf}	A e WUE	E e g_s	E e T_{leaf}	E e WUE	g_s e T_{leaf}	g_s e WUE	T_{leaf} e WUE
n (pares)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
r (Pearson)	-0,518	-0,489	-0,593	0,375	0,999	0,947	-0,959	0,941	-0,964	-0,818
R2 =	0,269	0,239	0,351	0,141	0,998	0,896	0,919	0,886	0,929	0,669
(p) =	0,481	0,510	0,406	0,624	< 0,0001	0,052	0,040	0,058	0,035	0,181

Matriz de Correlação

	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
A	1,000	---	---	---	---
E	-0,518	1,000	---	---	---
g_s	-0,489	0,999	1,000	---	---
T_{leaf}	-0,593	0,9470	0,941	1,0000	---
WUE	0,375	-0,959	-0,964	-0,818	1,000

762
 763
 764
 765
 766
 767
 768
 769
 770
 771
 772
 773
 774
 775
 776
 777
 778
 779
 780
 781
 782
 783
 784
 785
 786
 787
 788

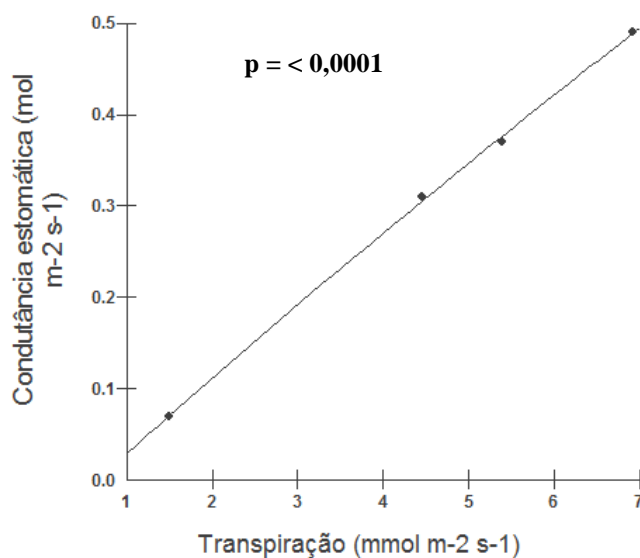


Figura 9. Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *A. occidentale* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

789 **Tabela 16.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *T. formosa* no horário de 11:00 – 12:00 h,
 790 levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E”
 791 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do
 792 uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

Variáveis	A e E	A e g_s	A e T_{leaf}	A e WUE	E e g_s	E e T_{leaf}	E e WUE	g_s e T_{leaf}	g_s e WUE	T_{leaf} e WUE
n (pares)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
r (Pearson)	0,913	0,951	0,839	-0,755	0,990	0,571	-0,953	0,673	-0,904	-0,297
R2 =	0,834	0,905	0,704	0,570	0,981	0,326	0,909	0,454	0,818	0,088
(p) =	0,086	0,048	0,160	0,244	0,009	0,428	0,046	0,326	0,095	0,702

Matriz de Correlação

	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
A	1,000	---	---	---	---
E	0,913	1,000	---	---	---
g_s	0,951	0,990	1,000	---	---
T_{leaf}	0,839	0,571	0,673	1,000	---
WUE	-0,755	-0,953	-0,904	-0,297	1,000

793
794
795
796
797
798
799
800
801
802
803
804
805
806
807
808
809
810
811
812
813
814
815
816
817
818
819
820
821
822

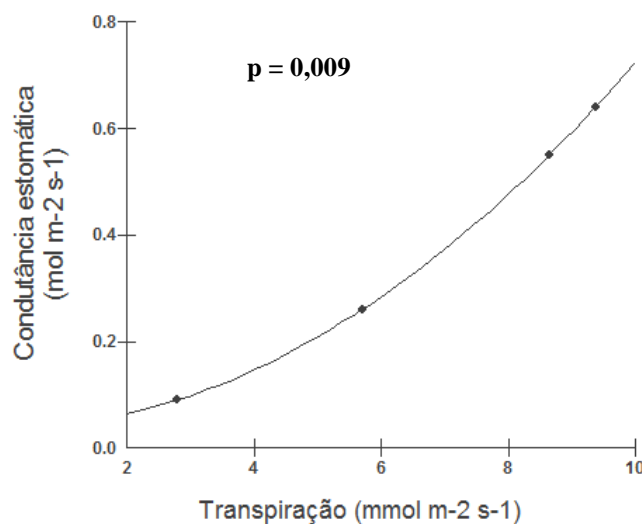


Figura 10. Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *T. formosa* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

823 **Tabela 17.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *B. coccolobifolia* no horário de 11:00 –
 824 12:00 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E”
 825 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do
 826 uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

Variáveis	A e E	A e g_s	A e T_{leaf}	A e WUE	E e g_s	E e T_{leaf}	E e WUE	g_s e T_{leaf}	g_s e WUE	T_{leaf} e WUE
n (pares)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
r (Pearson)	0,449	0,407	-0,708	0,179	0,995	-0,909	-0,779	-0,869	-0,783	0,561
R2 =	0,201	0,166	0,501	0,032	0,990	0,827	0,607	0,755	0,614	0,314
(p) =	0,551	0,592	0,292	0,821	0,004	0,090	0,220	0,130	0,216	0,439

Matriz de Correlação

	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
A	1,000	---	---	---	---
E	0,449	1,000	---	---	---
g_s	0,407	0,995	1,000	---	---
T_{leaf}	-0,708	-0,909	-0,869	1,000	---
WUE	0,179	-0,779	-0,783	0,561	1,000

827
828
829
830
831
832
833
834
835
836
837
838
839
840
841
842
843
844
845
846
847
848
849
850
851
852

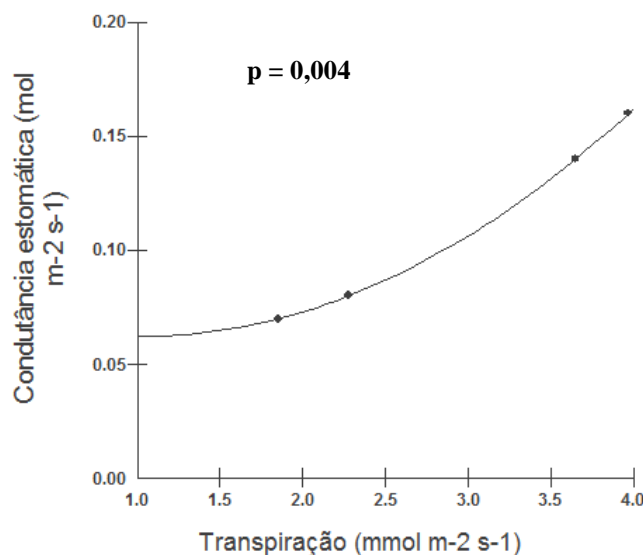


Figura 11. Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *B. coccolobifolia* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

853 **Tabela 18.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *X. aromatica* no horário de 11:00 – 12:00
 854 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E”
 855 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do
 856 uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

Variáveis	A e E	A e g_s	A e T_{leaf}	A e WUE	E e g_s	E e T_{leaf}	E e WUE	g_s e T_{leaf}	g_s e WUE	T_{leaf} e WUE
n (pares)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
r (Pearson)	0,673	0,640	-0,968	-0,717	0,995	-0,828	-0,994	-0,808	-0,980	0,852
R2 =	0,453	0,410	0,937	0,514	0,991	0,685	0,989	0,653	0,961	0,727
(p) =	0,326	0,359	0,031	0,282	0,004	0,171	0,005	0,191	0,019	0,147

Matriz de Correlação

	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
A	1,000	---	---	---	---
E	0,673	1,000	---	---	---
g_s	0,640	0,995	1,000	---	---
T_{leaf}	-0,968	-0,828	-0,808	1,000	---
WUE	-0,717	-0,994	-0,980	0,852	1,000

857
858
859
860
861
862
863
864
865
866
867
868
869
870
871
872
873
874
875
876
877
878
879
880
881
882
883
884

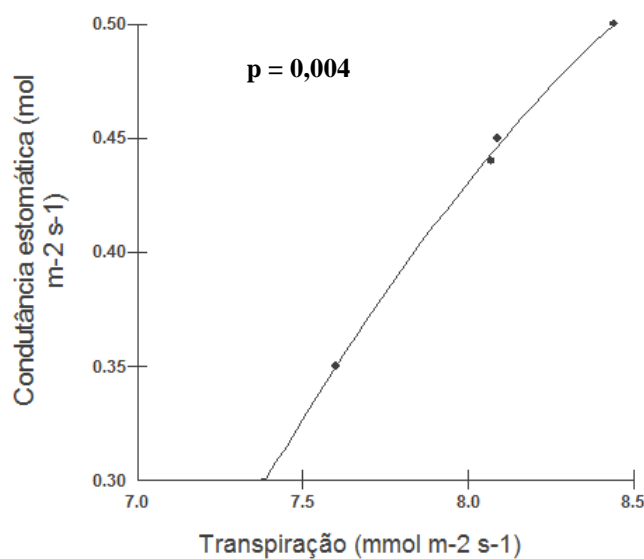


Figura 12. Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *X. aromatica* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

885 **Tabela 19.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *D. bicolor* no horário de 11:00 – 12:00 h,
 886 levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E” ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),
 887 condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do uso da água
 888 “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

Variáveis	A e E	A e g_s	A e T_{leaf}	A e WUE	E e g_s	E e T_{leaf}	E e WUE	g_s e T_{leaf}	g_s e WUE	T_{leaf} e WUE
n (pares)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
r (Pearson)	-0,078	0,039	-0,485	0,382	0,992	-	-	-	-	0,500
R2 =	0,006	0,001	0,235	0,146	0,984	0,603	0,872	0,718	0,780	0,250
(p) =	0,921	0,960	0,514	0,617	0,007	0,222	0,066	0,152	0,116	0,499

Matriz de Correlação

	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
A	1,000	---	---	---	---
E	-0,078	1,000	---	---	---
g_s	0,039	0,992	1,000	---	---
T_{leaf}	-0,485	-0,777	-0,847	1,000	---
WUE	0,382	-0,934	-0,883	0,500	1,000

889
890
891
892
893
894
895
896
897
898
899
900
901
902
903
904
905
906
907
908
909
910
911
912
913
914
915

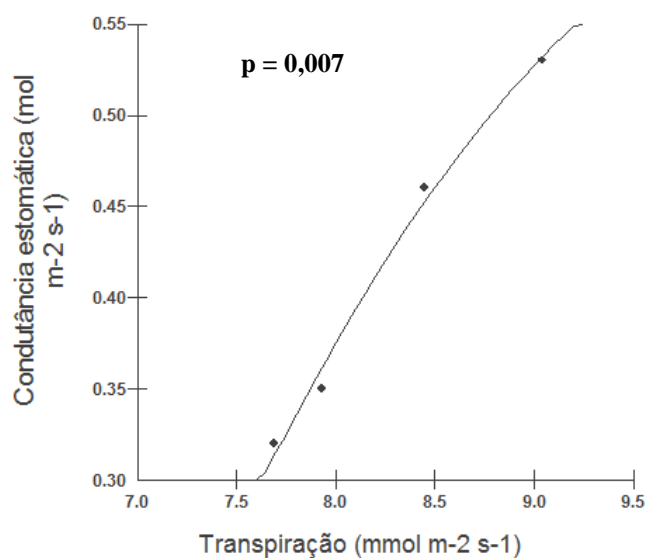


Figura 13. Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *D. bicolor* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

916 **Tabela 20.** Resultado da Matriz de Correlação para a espécie *M. rubigitana* no horário de 11:00 – 12:00
 917 h, levando em consideração as seguintes variáveis: fotossíntese “A” ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração “E”
 918 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática “ g_s ” ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar “ T_{leaf} ” ($^{\circ}\text{C}$) e eficiência do
 919 uso da água “WUE”, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

Variáveis	A e E	A e g_s	A e T_{leaf}	A e WUE	E e g_s	E e T_{leaf}	E e WUE	g_s e T_{leaf}	g_s e WUE	T_{leaf} e WUE
n (pares)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
r (Pearson)	-0.542	-0.577	0.856	0.650	0.998	-0.693	-0.980	-0.702	-0.989	0.700
R2 =	0.293	0.333	0.734	0.423	0.997	0.480	0.960	0.493	0.978	0.490
(p) =	0.457	0.422	0.143	0.349	< 0.0001	0.306	0.019	0.297	0.010	0.299

Matriz de Correlação

	A	E	g_s	T_{leaf}	WUE
A	1.000	---	---	---	---
E	-0.542	1.000	---	---	---
g_s	-0.577	0.998	1.000	---	---
T_{leaf}	0.856	-0.693	-0.702	1.000	---
WUE	0.650	-0.980	-0.989	0.700	1.000

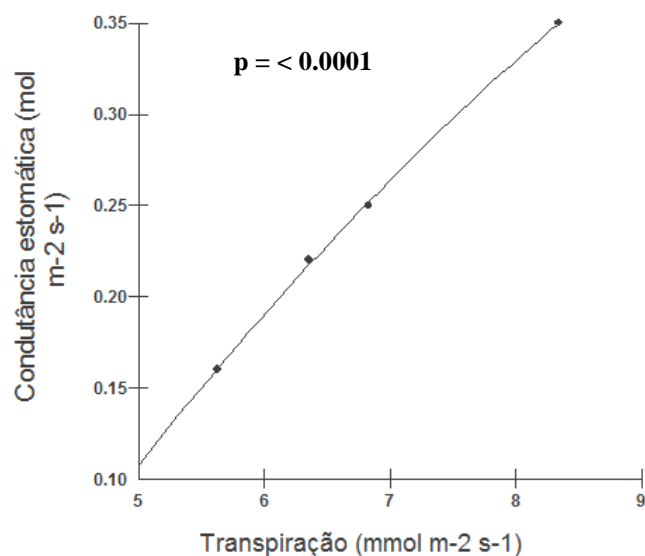


Figura 14. Gráfico do Resultado da Matriz de Correlação entre Condutância estomática e Transpiração para a espécie *M. rubiginosa* no horário de 11:00 - 12:00 h, na savana de Pontas de Pedra, Santarém, Pará.

ANEXOS

ANEXO A: Instruções aos autores, Acta Amazônica.