



Universidade Federal do Rio de Janeiro

Campus UFRJ-Macaé Professor Aloísio Teixeira

Programa de Pós- Graduação em Ciências Ambientais e Conservação

Variação dos Caracteres Estruturais, Anatômicos e Fisiológicos da Folha de *Clusia hilariana* Schldl. (Clusiaceae) Em função da Sazonalidade

Rodolfo Fernandes da Cunha Rodrigues

Macaé

Agosto 2014

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Campus UFRJ-Macaé Professor Aloísio Teixeira

Programa de Pós- Graduação em Ciências Ambientais e Conservação

Variação dos Caracteres Estruturais, Anatômicos e Fisiológicos da Folha de *Clusia hilariana* Schldl. (Clusiaceae) Em função da Sazonalidade

Rodolfo Fernandes da Cunha Rodrigues

Orientador

Heitor Monteiro Duarte

Macaé

Agosto de 2014

Rodolfo Fernandes da Cunha Rodrigues

Variação dos Caracteres Estruturais, Anatômicos e Fisiológicos da Folha de *Clusia hilariana* Schldl. (Clusiaceae) Em função da Sazonalidade

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Banca examinadora

Prof. Dr. Claudia Franca Barros (Instituto Jardim Botânico/ Rio de Janeiro)

Prof. Dr. Heitor Monteiro Duarte (UFRJ/Campus Macaé)

Prof. Dr. Rodrigo Lemes Martins (UFRJ/Campus Macaé)

Macaé

Agosto de 2014

FICHA CATALOGRÁFICA

RODRIGUES, R.F.C.

Variação dos Caracteres Estruturais, Anatômicos e Fisiológicos da Folha de *Clusia hilariana* Schldl. (Clusiaceae) Em função da Sazonalidade. i-xiii + 60 páginas

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio de Janeiro.

1. Ecofisiologia Vegetal 2. Variações climáticas 3. Estrutura foliar 4. Restinga de Jurubatiba 5. Aclimação

Dedico este trabalho a todos que me deram o suporte e sofreram comigo as dificuldades de concluir o mesmo, de forma especial à minha família e às comunidades escolares nas quais atuo como docente.

Sumário

| | |
|--|-------------|
| Lista de figuras e tabelas | vi |
| <i>Figuras</i> | <i>vi</i> |
| <i>Tabelas</i> | <i>ix</i> |
| Agradecimentos | xi |
| Resumo | xii |
| Abstract | xiii |
| 1.0 – Introdução | 1 |
| 2.0 – Materiais e métodos | 6 |
| 2.1- <i>Localização geral</i> | 6 |
| 2.2 – <i>Material botânico</i> | 7 |
| 2.3 – <i>Determinação de parâmetros morfo-fisiológicos</i> | 8 |
| 2.4 – <i>Determinação de parâmetros anatômicos da folha</i> | 8 |
| 2.5– <i>Determinação de parâmetros fotossintéticos: análise da fluorescência da clorofila a</i> | 11 |
| 2.6 – <i>Parâmetros climatológicos</i> | 13 |
| 2.7 – <i>Análise dos dados</i> | 14 |
| 3.0 – Resultados | 16 |
| 3.1 – <i>Parâmetros climáticos</i> | 16 |
| 3.2– <i>Efeito do tempo nos caracteres foliares</i> | 18 |
| 3.3 – <i>Efeito da precipitação cumulativa nos caracteres foliares</i> | 21 |
| 3.4 – <i>Efeito da umidade relativa do ar média nos caracteres foliares</i> | 25 |
| 3.5 – <i>Efeito da radiação global cumulativa</i> | 29 |
| 3.6 – <i>Efeito da temperatura média</i> | 33 |
| 3.7 – <i>Visão geral dos efeitos dos fatores climáticos nas respostas de caracteres anatômicos, estruturais e fisiológicos da folha de C. hilariana.</i> | 36 |
| 4.0 – Discussão | 39 |
| 4.1 – <i>Variação sazonal da área específica</i> | 39 |
| 4.2. – <i>Variação sazonal da suculência</i> | 41 |
| 4.3 – <i>Variação sazonal do potencial fotossintético.</i> | 42 |
| 4.4 – <i>Implicações ao ecossistema das respostas de Clusia hilariana às alterações climáticas no PARNA Jurubatiba.</i> | 44 |
| 5.0 – Conclusão e considerações finais | 48 |
| 6.0 - Referências | 50 |
| 7.0 – Anexos | 58 |

Lista de figuras e tabelas

Figuras

- Figura 1.** Região do ecossistema do PNRJ. Solo arenoso e vegetação de pequeno e médio porte. Formação de moitas rodeadas por *Clusia hilariana* e *Humira balsamifera*. 2
- Figura 2.** *Clusia hilariana* no ecossistema de restinga. a. Um dos arbustos acompanhados ao longo do estudo; b. Detalhe da orientação das folhas; c. Flor masculina; d. Organismos se estabelecendo sob arbusto de *Clusia*. Detalhe de cactos, bromélias e outros tipos de vegetais.... 2
- Figura 3.** Esquema sobre a função ecológica ecossistêmica de *Clusia hilariana* no ecossistema do PARNA Restinga de Jurubatiba. 4
- Figura 4.** Localização geográfica dos indivíduos de *C. hilariana* no PNRJ. Imagens: ©Google Earth. 7
- Figura 5.** Padronização da folha em função da sua exposição à radiação solar diária: folhas voltadas para a face norte 8
- Figura 6.** Medidas morfométricas da anatomia da folha de *C. hilariana*. Cortes transversais do terço médio do mesófilo evidenciando as espessuras dos tecidos medidos: A - parênquima paliçádico (i) e parênquima lacunoso (ii); B – Hipoderme (i), epiderme adaxial (ii) e cutícula adaxial; C – Epiderme abaxial (i) e cutícula adaxial (ii). D – Impressão de epiderme da face abaxial mostrando a distribuição dos estômatos. 10
- Figura 7.** Variação do CAM ao longo do dia. Imagem: Lüttge, 2010..... 13
- Figura 8.** Esquema explicativo sobre a integração dos dados climatológicos médios e cumulativos de um, dois e três meses anteriores ao mês da coleta. 14
- Figura 9.** Precipitação cumulativa (a), umidade relativa do ar média(b), radiação global cumulativa (c) e temperatura média (d) no município de Macaé no período de junho de 2011 a fevereiro de 2013. Setas evidenciam tendências sazonais. 17
- Figura 10.** Precipitação cumulativa (a), da umidade relativa do ar média(b), da radiação cumulativa (c) e da temperatura média (d) no município de Macaé nos períodos de um, dois e três meses anteriores referentes aos meses das coletas. 18
- Figura 11.** Variação temporal das médias da área específica e da suculência das folhas de dez indivíduos de *C. hilariana* coletadas no PNRJ no período de 08/2011 a 02/2013. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). 20
- Figura 12.** Variação temporal das médias da eficiência quântica do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) e da taxa de transporte de elétrons do fotossistema II (ETR) das folhas de dez indivíduos de *C. hilariana* coletadas no PNRJ no período de 08/2011 a 02/2013. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$)..... 20
- Figura 13.** Correlação dos valores relativos à média da espessura da epiderme adaxial das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a precipitação cumulativa dos dois meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$)..... 23
- Figura 14.** Correlação dos valores relativos à média da espessura da hipoderme das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ de Jurubatiba com a precipitação cumulativa dos dois meses anteriores à coleta (a) e três meses anteriores à coleta (b). A curva preenchida, considerando as nove coletas (n=9) e a curva pontilhada, desconsiderando a coleta sinalizada

| | |
|---|----|
| em branco (n=8). Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$)..... | 23 |
| Figura 15. Correlação dos valores relativos à média da suculência das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a precipitação cumulativa dos dois meses anteriores à coleta. A curva preenchida considera as nove coletas (n=9) e a pontilhada desconsidera a coleta sinalizada em branco (n=8). Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$)..... | 24 |
| Figura 16. Variação temporal da suculência das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ (linha) e da precipitação cumulativa de dois meses anteriores ao mês da coleta no município de Macaé-RJ (barras) Os valores da suculência são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$)..... | 24 |
| Figura 17. Correlação dos valores relativos à média da $\Delta F/F_m'$ das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a precipitação cumulativa do mês anterior à coleta.Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). | 25 |
| Figura 18. Correlação dos valores relativos à média da espessura da cutícula adaxial das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a precipitação cumulativa do mês anterior à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). | 27 |
| Figura 19. Correlação dos valores relativos à média da área específica das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a média da umidade relativa do ar de um mês (a), dois meses (b) e três meses (c) anteriores à coleta. As curvas preenchidas consideram as nove coletas (n=9) e as pontilhadas desconsideram a coleta sinalizada em branco (n=8). Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). | 27 |
| Figura 20. Correlação dos valores relativos à média da suculência das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a média da umidade relativa do ar de três meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). | 28 |
| Figura 21. Correlação dos valores relativos à média da $\Delta F/F_m'$ das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a média da umidade relativa do ar de um mês anterior à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). | 28 |
| Figura 22. Correlação dos valores relativos à média da espessura da cutícula abaxial das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a radiação total de três meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$)..... | 31 |
| Figura 23. Correlação dos valores relativos à média da taxa de ETR das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a radiação total de dois meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). | 31 |
| Figura 24. Correlação dos valores relativos à média da $\Delta F/F_m'$ das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a radiação total de dois meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). | 32 |
| Figura 25. Correlação dos valores relativos à média da $\Delta F/F_m'$ das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a radiação total de três meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$). | 32 |
| Figura 26. Correlação dos valores relativos à média da espessura da epiderme adaxial das folhas de 10 indivíduos de <i>C. hilariana</i> do PNRJ com a média da temperatura de um mês (a), | |

dois meses (b) e três meses (c) anteriores à coleta. As curvas preenchidas consideram as nove coletas (n=9) e as pontilhadas desconsideram a coleta sinalizada em branco (n=8). Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

..... 34

Figura 27.Correlação dos valores relativos à espessura da hipoderme das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a média da temperatura do mês anterior à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

36

Figura 28.Quadro esquemático sobre a resposta da folha de *Clusia hilariana* às variações climáticas no PNRJ ao longo do período de agosto de 2011 a fevereiro de 2013 e suas implicações ao ecossistema (quadros em destaque). Os sinais + e – indicam o tipo de correlação (positiva e negativa, respectivamente) entre os itens relacionados.

45

Tabelas

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Coordenadas geográfica dos dez indivíduos da espécie de <i>Clusia hilariana</i> acompanhadas no estudo no Parque Nacional Restinga de Jurubatiba. | 6 |
| Tabela 2. Efeito do temporal (entre datas de coleta) em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de <i>C. hilariana</i> expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos entre em 9 coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05, ** p<0.01). PAR = $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | 19 |
| Tabela 3. Efeito da precipitação cumulativa do mês anterior, dois meses anteriores e três meses anteriores à data da coleta em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de <i>C. hilariana</i> expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos entre em 9 coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05). | 22 |
| Tabela 4. Efeito da Umidade Relativa do Ar do mês anterior, de dois meses anteriores e de três meses anteriores à data da coleta em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de <i>C. hilariana</i> expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos entre em 9 coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05, ** p<0,01 e *** p<0,001). | 26 |
| Tabela 5. Efeito da radiação cumulativa do mês anterior, dois meses anteriores e três meses anteriores à data da coleta em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de <i>C. hilariana</i> expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos entre em 9 coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05). | 30 |
| Tabela 6. Efeito da temperatura média do mês anterior, dos dois meses anteriores e dos três meses anteriores à data da coleta em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de <i>C. hilariana</i> expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos em 9 coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05). | 33 |
| Tabela 7. Resumo da significância dos resultados da Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas com efeito do dos fatores tempo, precipitação cumulativa, umidade relativa do ar, radiação acumulada e temperatura média nos caracteres morfológicos, estruturais e da fotossíntese medidos por fluorometria PAM. *, **, e *** denotam p< 0.05, <0.01 e < 0,001 respectivamente. + e – denotam correlações positivas e negativas entre fatores e caracteres. .. | 38 |

Anexos

- Anexo 1.** Dados Climáticos da Estação Meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia localizada no Parque Aeroporto – Macaé-RJ, obtidos entre os períodos de maio/2011 a janeiro/13. Precipitação mensal acumulada e radiação global total por mês. 58
- Anexo 2.** Média e desvio padrão de parâmetros estruturais foliares obtidos a partir de medições em 10 indivíduos de *C. hilariana* no Parque Nacional Restinga de Jurubatiba. 58
- Anexo 3.** Média e desvio padrão da espessura das células epidérmicas, das cutículas e da hipoderme (μm) obtidos a partir de medições de 10 indivíduos de *C. hilariana* no Parque Nacional Restinga de Jurubatiba. 59
- Anexo 4.** Média e desvio padrão da espessura do clorênquima: Parênquimas Paliçádico e Lacunoso (μm) obtidos a partir de medições em 10 indivíduos de *C. hilariana* no Parque Nacional Restinga de Jurubatiba. 59
- Anexo 5.** Média e desvio padrão de valores da eficiência quântica efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) e da estimativa da taxa de transporte de elétrons (ETR) e em condição de pouca luz ($\text{PAR} = 300 \mu\text{mol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$) e muita luz ($\text{PAR} = 2000 \mu\text{mol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$) obtidos por curvas de resposta rápida à luz pela fluorometria PAM. Valores da eficiência quântica fotossintética potencial (F_v/F_m) após cerca de uma hora de adaptação ao escuro também são fornecidos..... 60

Agradecimentos

Agradeço sempre e em primeiro lugar a Deus e à minha família - Rodolfo, Licéia, Rodicéia e Nathália -, por estarem sempre ao meu lado me apoiando e desejando minha felicidade. Agradeço aos amigos que, junto com a família, puderam apoiar com o carinho e orações, me dando forças para continuar na caminhada.

Agradeço meu orientador, Prof. Dr. Heitor Monteiro Duarte, por ter me dado a oportunidade de ter sua orientação mesmo não me conhecendo previamente e por não ter desistido de mim e do meu trabalho quando eu mesmo já havia desistido. Agradeço também ao colega Rhennã por ter colaborado com os dados iniciais (três coletas inteiras) os quais enriqueceram o presente trabalho.

Agradeço às comunidades escolares que trabalho. Aos diretores Simone, Frederico e Flávia, do Colégio Municipal Prof.^a Maria Letícia Santos Carvalho, Wesley Peçanha do Colégio Ueda Peçanha, Ir. Rosa Idália do Instituto Nossa Senhora da Glória e aos coordenadores Júlio César, Ana Aparecida e Scheila, que por muitas vezes me liberaram de tempos de aula para poder cumprir com atividades acadêmicas como apresentações e disciplinas optativas. Igualmente agradeço aos alunos que não tiveram estas aulas, por compreenderem o quanto isso era necessário e importante para concluir mais um passo na minha vida profissional.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação de Ciências Ambientais e Conservação por ter proporcionado o conhecimento com ótimas aulas ministradas por ótimos professores. Agradeço ao CNPq que através do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) subsidiou financeiramente o presente trabalho.

Resumo

O objetivo do presente trabalho é testar a hipótese de que a folha de *Clusia hilariana* responde às variações climáticas sazonais no PARNA Jurubatiba com alterações na sua estrutura, anatomia e fotossíntese. Para tal, durante o período de agosto de 2011 a fevereiro de 2013, folhas de dez indivíduos da espécie foram analisadas em nove coletas, sendo medida em campo a fluorescência da clorofila *a* e, em laboratório, caracteres estruturais (área específica e suculência), e anatômicos (espessura dos tecidos foliares densidade estomática) obtidos a partir de dez folhas de cada indivíduo. Médias individuais de todos os parâmetros medidos foram analisadas em função do tempo bem como dados climatológicos (umidade relativa do ar, precipitação cumulativa, radiação cumulativa e temperatura) utilizando Análises de Variância ANOVA e regressões lineares. Foi observado que a área específica, a suculência e o potencial fotossintético em luz moderada foram os parâmetros que apresentaram variação temporal significativa e demonstraram correlação com umidade relativa do ar, precipitação cumulativa e radiação cumulativa, evidenciando repostas de aclimação da folha de *C. hilariana* às variações climáticas sazonais.

Abstract

The objective of this study is to test the hypothesis that *Clusia hilariana* leaf responds to seasonal climatic variations in PARNA Jurubatiba with changes in its structure, anatomy and photosynthesis. To this end, during the period August 2011 to February 2013, leaves of ten individuals of the species were analyzed in nine samples, with field measurement of chlorophyll *a* fluorescence and, in the laboratory, structural characters (specific leaf area and succulence), and anatomical (thickness of leaf stomata density tissue) obtained from ten leaves each individual. Individual averages of all measured parameters were analyzed as a function of time and climatologically data (relative humidity, cumulative rainfall, cumulative radiation and temperature) using Analysis of Variance ANOVA and linear regression. It was observed that specific leaf area, succulence and photosynthetic potential in moderate light were the parameters that showed significant temporal variation and showed correlation with relative humidity, cumulative rainfall and cumulative radiation, showing responses of *C. hilariana* leaf acclimation to seasonal climatic variations.

1.0 – Introdução

Os diversos ambientes encontrados pelo globo são agrupados em categorias denominados biomas, os quais diferem entre si pelos tipos de clima, topografia e solo, caracteres que selecionam o tipo de vegetação a existir no local. O clima sofre influência principalmente da ação integrada entre a radiação solar e a precipitação. Estes dois fatores apresentam ciclos anuais que conferem a sazonalidade climática do bioma (RICKLEFS, 2010). As florestas tropicais sazonais e savanas, por exemplo, são biomas caracterizados por precipitação anual de cerca de 1.000 a 4.000 mm e temperatura entre 20 e 30°C com sazonalidade marcada por estação chuvosa no verão e estação seca no inverno (WHITTAKER, 1975).

A sazonalidade induz mudanças na germinação das sementes, senescência e queda foliar e, por consequência, no período fotossinteticamente ativo da planta (LEINONEN & KRAMER, 2002). Em alguns casos, plantas apresentam folhas com maior quantidade de matéria seca por área em épocas de estiagem (LIU & STÜTZEL, 2004; VILE *et al.*, 2005) e menor em períodos chuvosos (NAUTIYAL *et al.*, 2002). A quantidade de peso fresco por unidade de área, proporção também chamada de suculência, em plantas adaptadas à seca, aumenta no período de estiagem (RODRIGUES, 2013). Em ecossistemas áridos, plantas com metabolismo ácido crassuláceo (CAM), o qual é caracterizado pela absorção em maior quantidade de CO₂ no período noturno, quando a abertura estomática não compromete tanto o balanço hídrico foliar por transpiração excessiva, como poderia acontecer ao longo do período diurno, promovendo melhor eficiência do uso da água (OSMOND, 1978; LÜTTGE, 2007) Estas plantas apresentam maior eficiência na fotossíntese em períodos de maior precipitação (NOBEL *et al.*, 1991) e menores em períodos de estiagem (CERVERA *et al.*, 2007). A duração das respostas biológicas às variações climática (eventos fenológicos) influencia fortemente o montante da produção primária anual em determinadas florestas (MYNENI *et al.*, 1997; BLACK *et al.*, 2000). Assim, plantas respondem com alterações em sua fisiologia e estrutura às variações climáticas sazonais.

Restinga é um ecossistema costeiro da mata atlântica caracterizada pela deposição arenosa ao longo da costa pela diminuição do nível do mar após o holoceno (11.500 anos atrás), em cuja formação ocorreram eventos de avanço e recuo do mar ao longo do quaternário (SUGUIO & MARTINS, 1990). Numa perspectiva biológica, a definição também se refere às formações vegetais presentes na planície costeira datada do quaternário (SCARANO, 2002) (Fig. 1). Localizada em regiões tropicais, grande parte das restingas apresentam sazonalidade climática caracterizada pelo verão chuvoso e inverno seco.

Figura 1. Região do ecossistema do PNRJ. Solo arenoso e vegetação de pequeno e médio porte. Formação de moitas rodeadas por *Clusia hilariana* e *Humira balsamifera*.

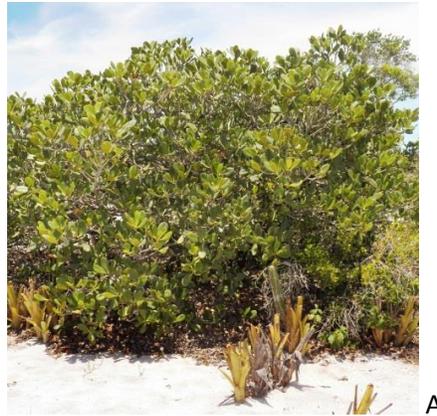


Clusia hilariana Schltd. (Clusiaceae), também conhecida como abaneiro, é tida como uma das principais responsáveis pela riqueza de espécies nas moitas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PNRJ) (MARTINS, 2007) (Fig. 2). Possui metabolismo fotossintético referido como metabolismo CAM.

É referida ecologicamente como planta facilitadora, por ser uma pioneira em sucessão ecológica, possibilitando a germinação e o estabelecimento de espécies na comunidade (DIAS *et al.*, 2005; DIAS e SCARANO, 2007; SCARANO, 2002). Tal ação facilitadora deve-se a formação de um micro clima mais ameno, com relativa retenção de umidade formando ao seu redor um micro-habitat (LÜTTGE, 2007), abrigando fauna

dispersora de sementes e caracterizando um acúmulo de biomassa e ciclagem dos nutrientes assimilados (DIAS *et al.*, 2005).

Figura 2. *Clusia hilariana* no ecossistema de restinga. a. Um dos arbustos acompanhados ao longo do estudo; b. Detalhe da orientação das folhas; c. Flor masculina; d. Organismos se estabelecendo sob arbusto de *Clusia*. Detalhe de cactos, bromélias e outros tipos de vegetais.

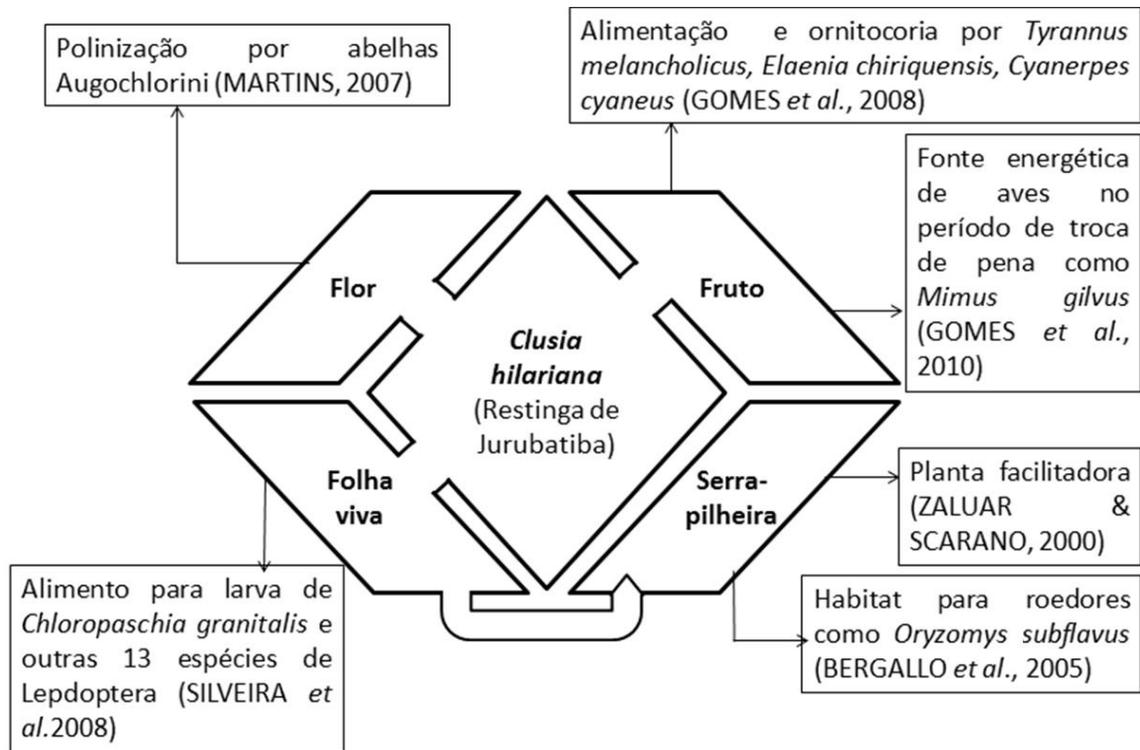


No PNRJ, *C. hilariana* apresenta ação facilitadora para o desenvolvimento de espécies como *Protium icicariba* DC. (CORREIA, 1998). Entretanto, apesar de estruturar a formação arbustiva de maior riqueza em restinga (ZALUAR, 2002) foi observado a inibição do crescimento de outras espécies vegetais pela obstrução da passagem de luz pela copa (ZALUAR & SCARANO 2000; MACHADO, 2013).

A ação facilitadora, *C. hilariana* inclui também importantes funções ecológicas ecossistêmicas. A folha serve de alimento para as larvas da mariposa *Chloropaschia granitalis* (Felder & Rogenhofer, 1875) (Pyralidae) e outras 13 espécies de Lepdópteras no PNRJ (SILVEIRA *et al.*, 2008). A serrapilheira também serve de abrigo para pequenos mamíferos roedores como *Oryzomys subflavus* (Rodentia) (BERGALLO *et al.*, 2005). Segundo MARTINS (2007), as flores de *C. hilariana* são visitadas por diferentes espécies de abelhas, sendo que abelhas da tribo Augochlorini são as principais polinizadoras de *C. hilariana*. Seu fruto é uma fonte de lipídeos importante para a reposição energética de aves no período de troca de pena como *Mimus gilvus* (Vieillot) 1808, (GOMES *et al.*, 2010) e servem de alimento para algumas espécies de pássaros como *Tyrannus melancholicus* (Vieillot) 1819, *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) 1865, *Cyanerpes cyaneus* (Linnaeus) 1766, que apresentam função na dispersão das sementes (GOMES *et al.*, 2008) (Fig. 3)

Considerando *C. hilariana* como elemento chave na estruturação da paisagem em restinga, aliado ao seu papel funcional no ecossistema, a espécie torna-se um modelo interessante para a discussão da influência das mudanças climáticas na sazonalidade, refletido na morfologia e fisiologia dessa espécie-chave. Assim sendo, o presente trabalho tem por objetivo testar a hipótese de que as folhas de *C. hilariana* variam ao longo do tempo em seus caracteres estruturais, anatômicos e na fisiologia da fotossíntese em resposta as variações climáticas, apresentando padrões de resposta à sazonalidade climática característica do ecossistema. O conjunto de informações levantadas para testar essa hipótese pode subsidiar a compreensão da influência das alterações climáticas sobre o comportamento de *C. hilariana*, uma espécie chave para a ciclagem do carbono e biodiversidade dentro dos ecossistemas do PNRJ.

Figura 3. Esquema sobre a função ecológica ecossistêmica de *Clusia hilariana* no ecossistema do PARNA Restinga de Jurubatiba.



2.0 – Materiais e métodos

2.1- Localização geral

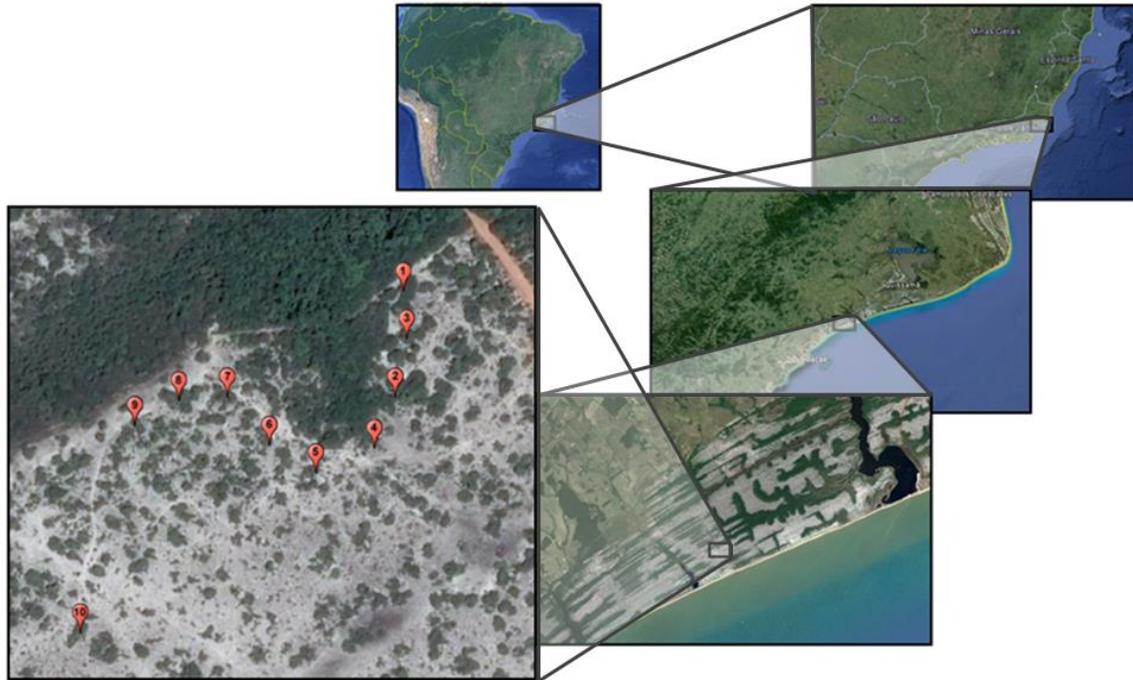
O PNRJ, criado em 29 de abril de 1998, situa-se ao nordeste do estado do Rio de Janeiro ($22^{\circ} - 22^{\circ}23'S$; $41^{\circ} 15' - 41^{\circ}45'W$) (MONTEZUMA & ARAUJO, 2007), localizando-se dentro dos municípios de Macaé, Carapebus e Quissamã. A precipitação e a temperatura costumam apresentar sazonalidade, com precipitação anual de 1.100mm variando de valores mínimos no inverno (41mm) a valores máximos no verão (189mm) e a temperatura média anual ($22,6^{\circ}C$) variando de valor mínimo no inverno ($20^{\circ}C$) ao máximo no verão ($29,7^{\circ}$) (ARAUJO *et al.*, 1998).

Folhas de *Clusia hilariana* foram coletadas no PNRJ em uma região localizada a aproximadamente 720m em reta perpendicular à praia e 1200m a nordeste da lagoa Comprida em linha reta. Dez plantas foram escolhidas para o acompanhamento do estudo. Suas coordenadas geográficas se encontram na Tabela 1. A Figura 4 mostra a posição de cada indivíduo no local de coleta.

Tabela 1. Coordenadas geográfica dos dez indivíduos da espécie de *Clusia hilariana* acompanhadas no estudo no Parque Nacional Restinga de Jurubatiba.

| Indivíduo | Coordenadas |
|-----------|--|
| Clusia 01 | S – $22^{\circ}16'11,6''$; W – $41^{\circ} 38'57,8''$ |
| Clusia 02 | S – $22^{\circ}16'13,6''$; W – $41^{\circ} 38'57,9''$ |
| Clusia 03 | S – $22^{\circ}16'12,5''$; W – $41^{\circ} 38'57,7''$ |
| Clusia 04 | S – $22^{\circ}16'14,6''$; W – $41^{\circ} 38'58,3''$ |
| Clusia 05 | S – $22^{\circ}16'15,1''$; W – $41^{\circ} 38'59,5''$ |
| Clusia 06 | S – $22^{\circ}16'14,6''$; W – $41^{\circ} 39'00,5''$ |
| Clusia 07 | S – $22^{\circ}16'13,7''$; W – $41^{\circ} 39'01,4''$ |
| Clusia 08 | S – $22^{\circ}16'13,8''$; W – $41^{\circ} 39'02,4''$ |
| Clusia 09 | S – $22^{\circ}16'14,3''$; W – $41^{\circ} 39'03,3''$ |
| Clusia 10 | S – $22^{\circ}16'18,3''$; W – $41^{\circ} 39'04,3''$ |

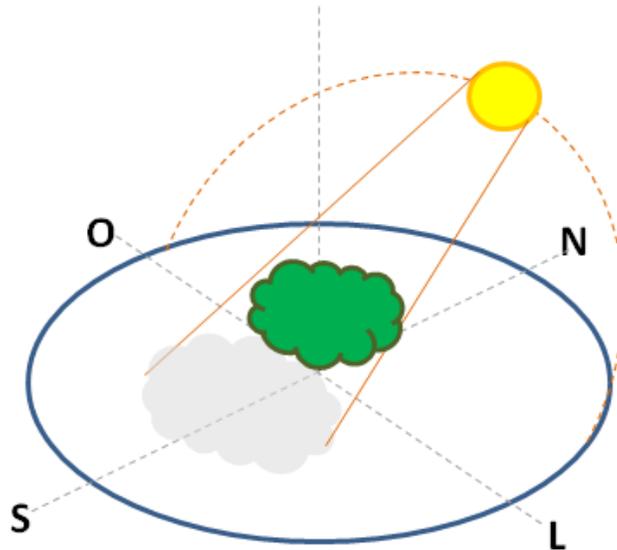
Figura 4. Localização geográfica dos indivíduos de *C. hilariana* no PNRJ. Imagens: ©Google Earth.



2.2 – *Material botânico*

Foram feitas nove campanhas, as quais ocorreram nos meses de agosto, outubro e dezembro de 2011; março, maio, julho, setembro e dezembro de 2012 e fevereiro de 2013, com o intuito de capturar a variação proveniente de possível aclimatação foliar às condições ambientais. Cuidados foram tomados para evitar a influência de componentes de variação intra-individual nos parâmetros mensurados (p.e. folhas de sol e de sombra, folhas jovens e senescentes), em detrimento da variação temporal entre as datas de coleta, a qual é de interesse deste trabalho. Para tal, o grau de exposição das folhas mensuradas a radiação solar diurna foi padronizado, fixando-se a posição da folha coletada em cada indivíduo em relação ao arco solar, posição no ramo e exposição do ramo (Fig. 5). A idade da folha e a condição física aparente também foram consideradas. Assim sendo, as folhas utilizadas para este estudo encontravam-se em fase adulta e completamente expandidas, de coloração uniforme e ausência de herbivoria ou danos aparentes. Os ramos elegidos encontravam-se na posição lateral da copa, mais expostos e voltados para a face norte da planta.

Figura 5. Padronização da folha em função da sua exposição à radiação solar diária: folhas voltadas para a face norte



2.3 – Determinação de parâmetros morfofisiológicos

Para cada data de coleta, dez folhas de cada um dos indivíduos marcados foram removidas para análises morfológicas e anatômicas.

De cada folha coletada para cada indivíduo amostrado, um fragmento circular do terço médio do limbo foliar com área de 2,26 cm² (AF) foi retirado utilizando um furador de rolha e pesados imediatamente em balança com aferição de quatro casas decimais, obtendo-se o peso fresco do fragmento (PF). Em seguida, os fragmentos foram secos em estufa à temperatura de 60°C por 48 horas e pesados novamente para a determinação do peso seco (PS). A partir destes dados, foi possível calcular os parâmetros suculência e área específica conforme as equações abaixo:

$$\text{Suculência (Kg/m}^2\text{)} = (\text{PF} - \text{PS}) / \text{AF}$$

$$\text{Área específica (m}^2\text{/Kg)} = \text{AF} / \text{PF}$$

2.4 – Determinação de parâmetros anatômicos da folha

Impressões da epiderme abaxial foram obtidas de dez folhas de cada indivíduo amostral aplicando-se uma camada fina de esmalte incolor Risqué® no terço médio da

região intercostal do mesofilo cobrindo uma área de aproximadamente 3cm². Após a secagem do esmalte as impressões foram removidas da folha e posicionadas em lâminas histológicas com a face impressa voltada para cima.

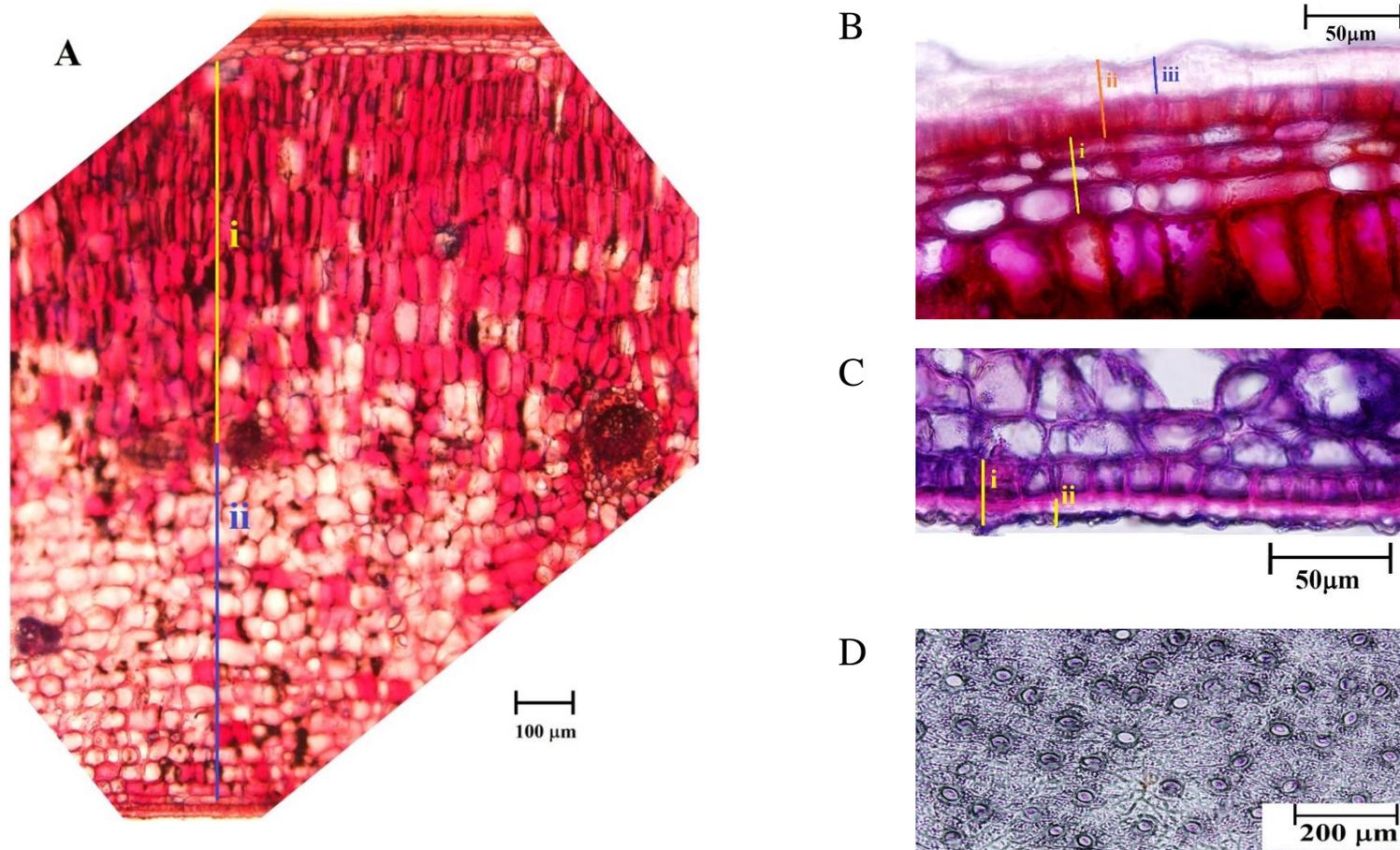
Para a análise do tecido foliar, foram realizados cortes histológicos manualmente obtidos a partir do seccionamento transversal de porções do terço médio das folhas recém coletadas de cada indivíduo amostral. Os cortes manuais foram realizados com lâminas de barbear de aço, corados com uma mistura de Azul de Astra e Safranina a 1% (KRAUSS & ARDUIM, 1997) e montadas entre lâmina e lamínula usando glicerina 50% e seladas com esmalte incolor. O laminário de impressões de epiderme bem como de cortes histológicos foram observados ao microscópio (Olympus BX51) e fotografados com câmera digital acoplada (Olympus DP71). As impressões epidérmicas foram fotografadas com objetiva de 20x e com objetiva de 10x foram geradas para medidas a espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso, enquanto a objetiva de 40x foi usada para imagens mais detalhadas das epidermes adaxial e abaxial, para medição das cutículas, das células epidérmicas propriamente ditas e da hipoderme (Figura 6).

As medidas dos parâmetros anatômicos foram realizadas diretamente nas imagens digitais, utilizando o software livre *ImageJ* (RASBAND, 1997-2014). Régua microscópica de 1000µm foram fotografadas nas objetivas do microscópio com as mesmas resoluções digitais da câmera para garantir a calibragem do tamanho do pixel em cada imagem. Imagens de impressões de epiderme (objetiva de 20x) capturaram uma área de 1,493mm², assim, a determinação da densidade estomática (DE) foi feita através da fórmula:

$$DE \text{ (estômatos/mm}^2\text{)} = N/1,493$$

na qual N corresponde ao número de estômatos observáveis na imagem. A densidade estomática de cada indivíduo amostral foi obtida a partir de médias aritméticas provenientes de impressões de epiderme de dez folhas.

Figura 6. Medidas morfométricas da anatomia da folha de *C. hilariana*. Cortes transversais do terço médio do mesofilo evidenciando as espessuras dos tecidos medidos: A - parênquima paliçádico (i) e parênquima lacunoso (ii); B - Hipoderme (i), epiderme adaxial (ii) e cutícula adaxial; C - Epiderme abaxial (i) e cutícula adaxial (ii). D - Impressão de epiderme da face abaxial mostrando a distribuição dos estômatos.



2.5– Determinação de parâmetros fotossintéticos: análise da fluorescência da clorofila *a*

Medidas da fluorescência da clorofila *a* foram realizadas em campo com o auxílio de um fluorômetro portátil de modulação de amplitude de pulso – Mini-PAM (Walz GmbH, Alemanha). Medidas da radiação fotossinteticamente ativa (PAR, *photosynthetic active radiation*, $\lambda = 400 - 700$ nm) emitidas pelo Mini-PAM próximo à superfície da folha foram realizadas pelo sensor quântico do clipe foliar calibrado contra um sensor quântico LI-COR 190 (Lincoln, Nebraska, EUA).

Com um clipe que não permitia a entrada de luz, submeteu-se a folha a um regime de escuro de aproximadamente uma hora. Nesta condição, a fluorescência emitida é mínima (F_0). Em seguida, submeteu-se esta região previamente obscurecida a um pulso saturante de luz (PAR $>4000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 800 milissegundos. Nestas condições, a emissão de fluorescência é máxima (F_m). Assim, ao realizar as medidas de F_0 e F_m , o Mini-PAM calcula a eficiência quântica potencial do fotossistema II, através da fórmula

$$\frac{F_v}{F_m} = \frac{F_m - F_0}{F_m}$$

Ao ser exposto ao regime de escuro, os pigmentos fotossintéticos do fotossistema II tornam-se todos reduzidos, circunstância a qual permite a absorção máxima da radiação emitida. Assim sendo, a eficiência quântica potencial do fotossistema II é a capacidade máxima de conversão da radiação em processos bioquímicos fotossintéticos.

A eficiência quântica efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$), que é o máximo de fotossíntese que a folha pode realizar em determinada circunstância de iluminação ambiental foi calculada como:

$$\frac{\Delta F}{F_m'} = \frac{F_m' - F}{F_m'} \text{ (GENTY } et al., 1989),$$

na qual F corresponde à fluorescência basal em amostras iluminadas e Fm' corresponde à fluorescência máxima obtida quando um pulso de luz saturante ultrapassa os valores a intensidade de luz ambiente (SCHREIBER & BILGER 1993). A taxa aparente de transporte de elétrons (ETR, *eléctron transport rate*) foi calculada como:

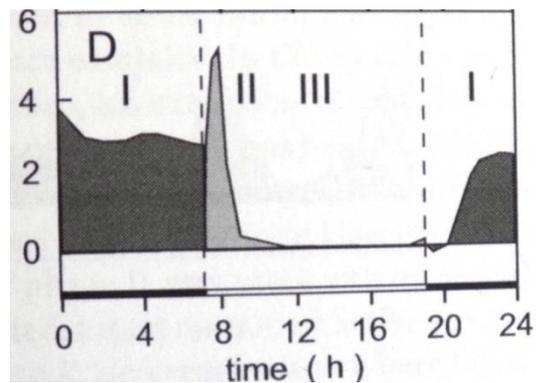
$$ETR = 0,5 \times \frac{\Delta F}{Fm'} \times PAR \times 0,84$$

na qual o fator 0,5 considera que ambos os fotossistemas II e I foram excitados por PAR e que esta excitação é distribuída igualmente entre os fotossistemas. O fator 0,84 considera uma taxa universal de absorção de PAR pelos fotossistemas, conforme a documentação do Mini-PAM.

A capacidade fotossintética intrínseca foi determinada através de curvas de resposta instantânea de $\Delta F/Fm'$ e ETR em nove níveis crescentes de intensidade de luz de 30 segundos cada (curvas de resposta rápida à luz - CRRL). O valor inicial de PAR é zero e chega à intensidade pouco acima de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, no último estágio. Regressões não lineares foram usadas para ajustar as CRRLs utilizando o Software SigmaPlot v.11.0 (Systat Software, San Jose, CA) e através delas pontos cardinais foram tabelados correspondendo ao comportamento de $\Delta F/Fm'$ e ETR com PAR em 300 (luz moderada) e $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (luz intensa).

Dentre as quatro fases do metabolismo do ácido as fases II, III e IV podem ser medidas utilizando fluorometria PAM, pois são diurnas (recebem luz) e a eficiência quântica do fotossistema II pode ser avaliada. Entretanto, as fases II e IV são transicionais e de grande plasticidade podendo sofrer variações em resposta a fatores ambientais de curta duração (OSMOND, 1998). Neste sentido a fase III é mais estável e, portanto, mais robusta para se detectar mudanças do potencial fotossintético em tempos superiores aos de ciclo diário. Assim sendo, utilizamos como padrão de medidas diretas da fluorescência o horário em torno do meio do período diurno – quando se espera que as plantas se encontrem no meio da fase III (Fig. 7)

Figura 7. Variação do CAM ao longo do dia. Imagem: Lüttge, 2010.

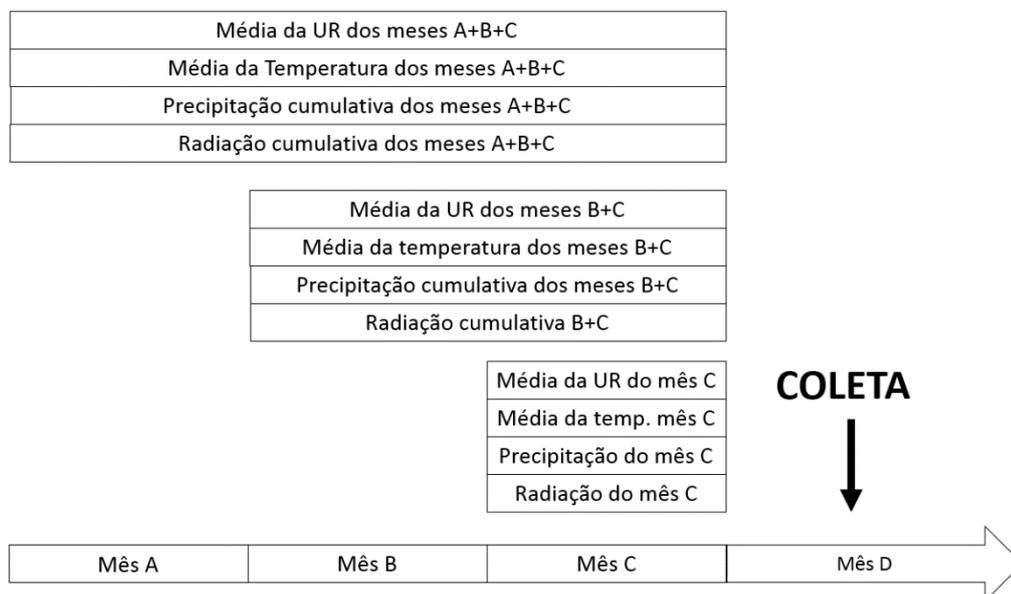


2.6 – Parâmetros climatológicos

Os dados climáticos foram fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMet) provenientes da estação meteorológica instalada no Aeroporto de Macaé-RJ (S-22°22'35''; W-41°48'46''). Dentre estes dados estão precipitação, radiação, temperatura do ar e umidade relativa do ar nos períodos de maio de 2011 a fevereiro de 2013.

Para avaliar o efeito cumulativo das variáveis climáticas nos caracteres foliares medidos foram calculadas a precipitação cumulativa, radiação cumulativa, temperatura do ar média e umidade relativa do ar média, de um, dois e três meses anteriores ao mês da coleta. Esses dados foram correlacionados com os parâmetros biológicos descritos acima (Fig. 8).

Figura 8. Esquema explicativo sobre a integração dos dados climatológicos médios e cumulativos de um, dois e três meses anteriores ao mês da coleta.



2.7 – Análise dos dados

Para cada coleta, fez-se uma média dos dados obtidos dos parâmetros foliares descritos até então (p. e. média da suculência das dez folhas da coleta de agosto/2011). Ao final das nove coletas, fez-se uma média geral para cada parâmetro e, para cada coleta, os parâmetros foram expressos em valores relativos (%) em torno da média geral, da seguinte forma:

$$\Delta\% = \frac{\bar{X}m - \bar{X}g}{\bar{X}g}$$

$\Delta\%$ = variação em torno da média

$\bar{X}m$ = média do parâmetro em determinada coleta

$\bar{X}g$ = média geral de todos os valores do parâmetro das nove coletas.

Análise das séries de dados foi procedida utilizando-se a linguagem de processamento estatístico R (R Core Team, 2013) com auxílio da interface R-Studio (2013). Análise de variância com medidas repetidas foi utilizada para testar a variação temporal dos parâmetros biológicos e sua relação com os parâmetros climáticos. Regressões lineares foram feitas para verificar o sentido da variação dos parâmetros

biológicos em relação aos parâmetros climáticos usando o software SigmaPlot (Systat Software, San Jose, CA).

3.0 – Resultados

3.1 – Parâmetros climáticos

Por meio da análise dos dados meteorológicos foi possível observar padrões sazonais no clima local, sobretudo nos valores de precipitação cumulativa mensal, radiação global cumulativa mensal e na temperatura média. Os meses de janeiro dos anos de 2012 e 2013 apresentaram os maiores valores de precipitação cumulativa. Os meses de junho dos anos de 2011 e 2012 apresentaram valores intermediários de precipitação cumulativa enquanto os meses de agosto e setembro dos anos de 2011 e 2012 meses com baixos valores de precipitação cumulativa mensal (Fig. 9a). Desta forma, durante o período de estudo, o regime de chuva se caracterizou por grande volume de chuva no início do ano (meio do verão), estiagem no segundo semestre, especificamente no fim do inverno e valor intermediário de chuva no mês de transição entre o outono e o inverno. A umidade relativa do ar não apresentou variação temporal periódica ao longo dos anos que permitisse verificar a existência de sazonalidade climática e nenhuma semelhança com os padrões de variação da precipitação cumulativa mensal, radiação global mensal e temperatura média mensal (Fig. 9b).

A radiação global cumulativa mensal apresentou valores mínimos nos meses de junho de 2011 e 2012 seguidos por valores crescentes de radiação até os meses de fevereiro de 2012 e dezembro de 2012, respectivamente. O mês de novembro de 2012 apresentou-se como uma exceção a este padrão, como um mês de baixa radiação entre dois meses de alta radiação, que pode ser unicamente explicado pela maior cobertura de nuvens neste período. Assim, durante o período estudado, a radiação global total apresentou um padrão de baixos valores no mês de transição entre outono e inverno e alta radiação no verão, com valores em graduações nos meses entre estes dois períodos (Fig. 9c).

A temperatura também apresentou sazonalidade marcada. Entre os meses de janeiro e março de 2012 e entre os meses de dezembro de 2012 e fevereiro de 2013 são observados os maiores valores de temperatura do ar (média em torno de 26°C). O mês de setembro de 2011 e o mês de agosto de 2012 registraram os menores valores de temperatura em seus respectivos anos (média em torno de 21°C). Desta forma, durante o

período de estudo, o verão e o inverno se apresentaram respectivamente como os períodos mais quentes e frios dos anos em questão (Figura 9d).

De uma forma geral, o período do estudo foi marcado por verões quentes, chuvosos e com alta incidência luminosa, e invernos secos, de temperatura amena e com os menores valores de radiação luminosa de cada ano no início da estação, aumentando gradativamente até o valor mais alto no próximo verão. A Figura 10 mostra os valores das variáveis climáticas de um, dois e três meses anteriores aos meses de cada uma das nove coletas, usadas para realizar as correlações com os caracteres vegetativos.

Figura 9. Precipitação cumulativa (a), umidade relativa do ar média(b), radiação global cumulativa (c) e temperatura média (d) no município de Macaé no período de junho de 2011 a fevereiro de 2013. Setas evidenciam tendências sazonais.

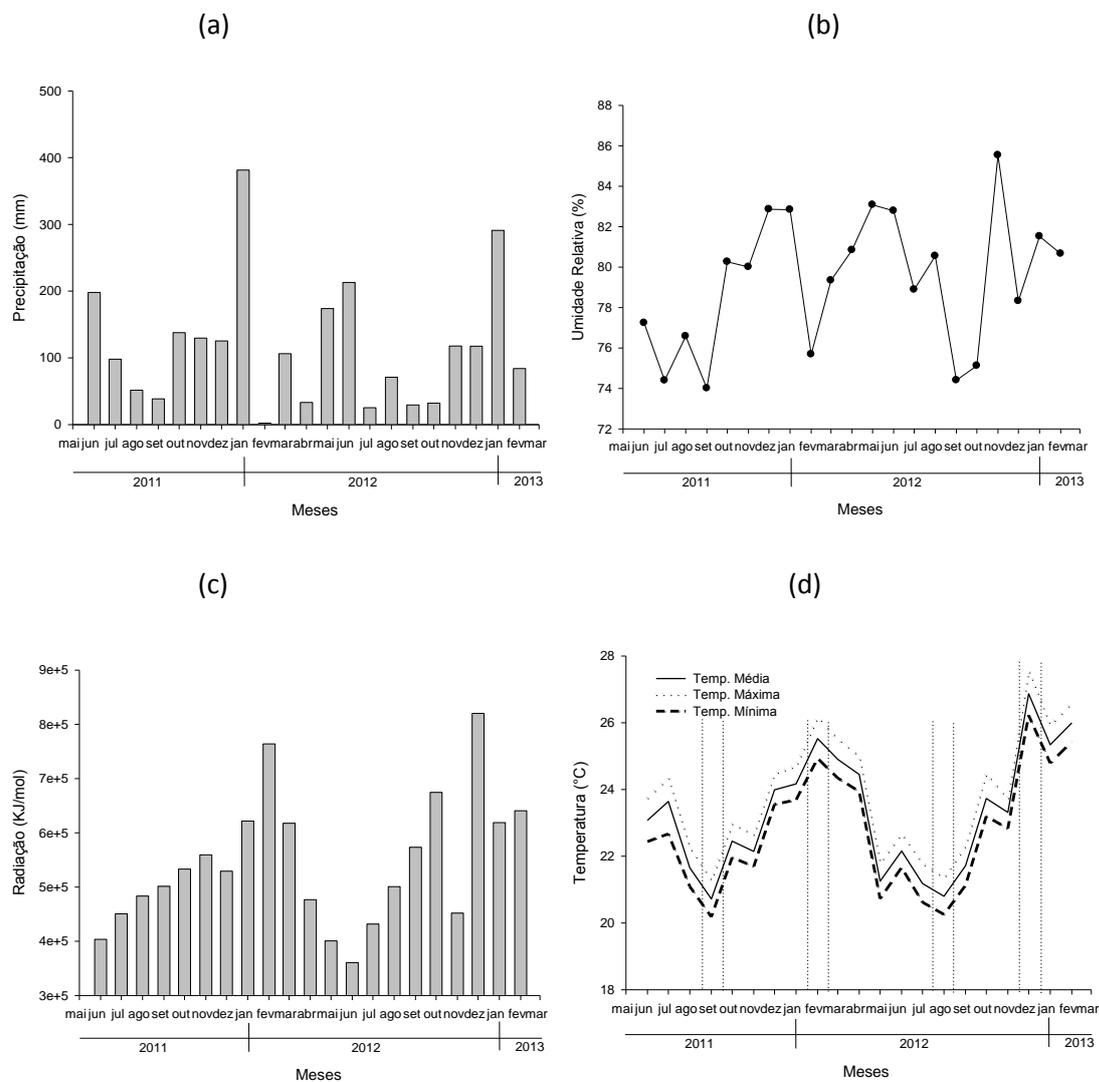
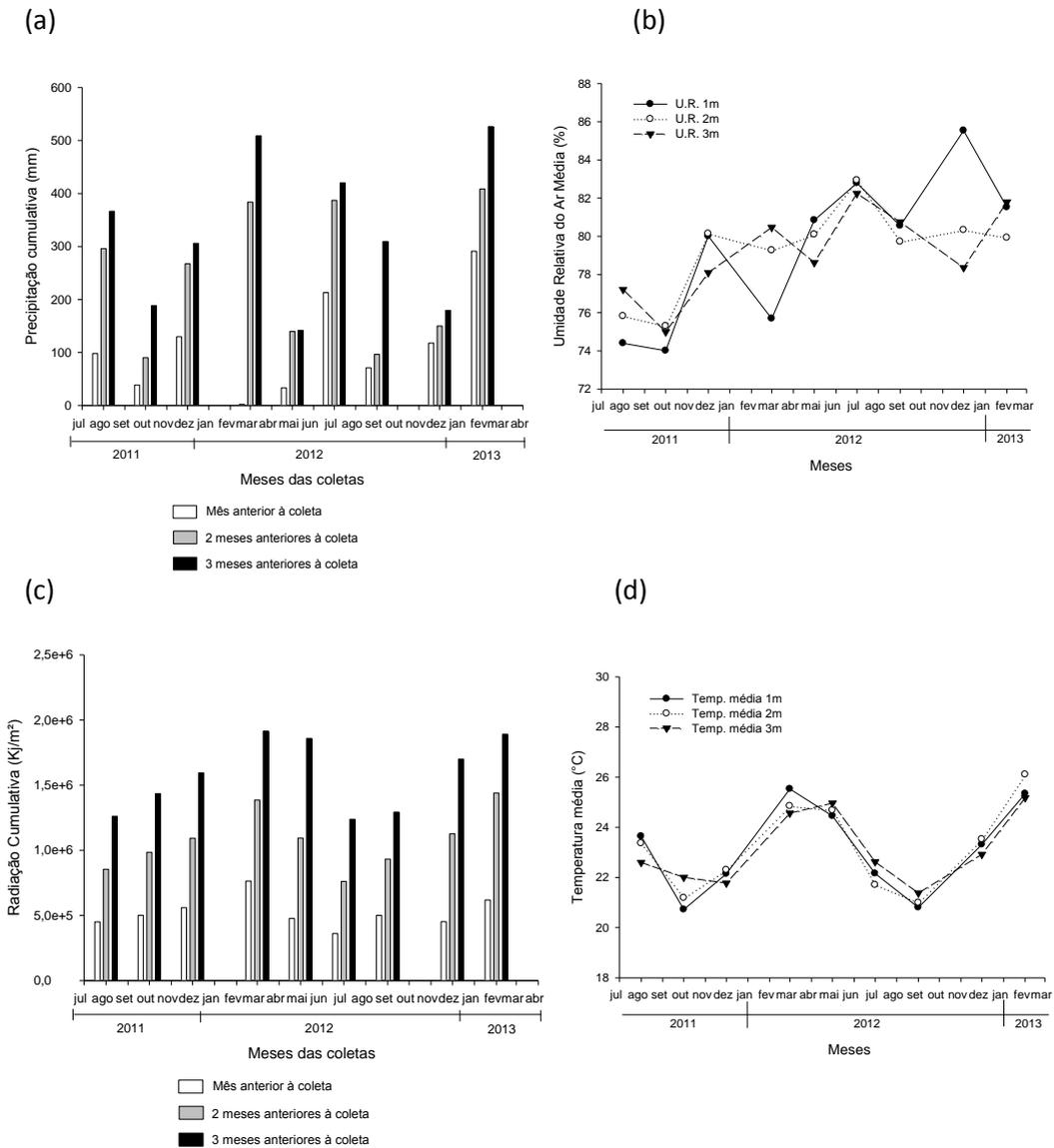


Figura 10. Precipitação cumulativa (a), da umidade relativa do ar média(b), da radiação cumulativa (c) e da temperatura média (d) no município de Macaé nos períodos de um, dois e três meses anteriores referentes aos meses das coletas.



3.2–Efeito do tempo nos caracteres foliares

Os resultados da Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas, realizada com o intuito de testar a existência de variação dos caracteres foliares medidos ao longo do tempo, se encontram na Tabela 2. A folha de *C. hilariana* não apresentou mudanças temporais significativas na espessura de seus tecidos e tão pouco na densidade estomática dentro do período amostral. Porém, a área específica e a suculência da folha de *C. hilariana* apresentaram correlação significativa com o tempo (Fig. 11) evidenciando que tanto o estoque de água nos tecidos foliares quanto o investimento em massa orgânica na produção de área foliar possuem variação temporal.

Esse resultado mostra que mudanças em aspectos estruturais da folha ocorreram, mas organização anatômica dos tecidos se manteve estável no período de coleta.

Os parâmetros de potencial fotossintético obtidos pelas CRRLs, especificamente, a $\Delta F/F_m'$ e a ETR também apresentaram mudanças significativas ($p < 0,01$) nas respostas rápidas sob condições de luz moderada (PAR = 300), porém não apresentaram mudanças significativas nas respostas rápidas sob condições de luz alta (PAR=2000). Isso indica que o potencial fotossintético da folha de *C. hilariana* varia temporalmente em condições moderadas de luz, mas não em condição de saturação luminosa. Além disso, os valores de F_v/F_m , que sinalizam a presença de condições fotoinibitórias ao fotossistema II, não variaram ao longo do tempo de coleta evidenciando a estabilidade do sistema fotossintético às variações climáticas. O caráter sazonal desta variação é mostrada na Figura 12.

Tabela 2. Efeito do temporal (entre datas de coleta) em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de *C. hilariana* expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos entre em nove coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$). PAR = $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

| Parâmetro | F (ANOVA) Efeito: Tempo (entre datas de coleta) | P |
|---|--|-----------------|
| <i>Morfometria da anatomia da folha</i> | | |
| Espessura do parênquima paliçádico | 0,598 | 0,7770 |
| Espessura do parênquima lacunoso | 0,656 | 0,7280 |
| Espessura da epiderme abaxial | 1,385 | 0,2180 |
| Espessura da epiderme adaxial | 1,227 | 0,2960 |
| Espessura da cutícula abaxial | 1,152 | 0,3400 |
| Espessura da cutícula adaxial | 0,955 | 0,4780 |
| Espessura da hipoderme | 0,852 | 0,5610 |
| Densidade estomática | 0,436 | 0,8960 |
| <i>Estrutura e conteúdo hídrico</i> | | |
| Área específica | 3,515 | 0,0017** |
| Suculência | 2,176 | 0,0393* |
| <i>Fluorometria PAM</i> | | |
| Parâmetros provenientes das curvas de resposta rápida à luz | | |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 300) | 3,339 | 0,0026** |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 2000) | 0,712 | 0,6800 |
| ETR (PAR = 300) | 2,810 | 0,0091** |
| ETR (PAR = 2000) | 0,846 | 0,5660 |
| Fotoinibição | | |
| F_v/F_m (1h) | 0,881 | 0,5360 |

Figura 11.Variação temporal das médias da área específica e da suculência das folhas de dez indivíduos de *C. hilariana* coletadas no PNRJ no período de 08/2011 a 02/2013. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

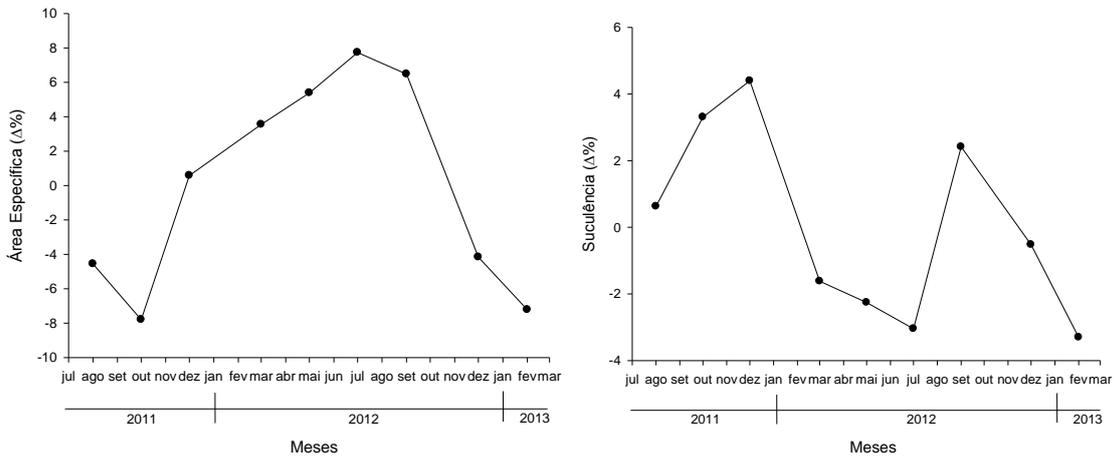
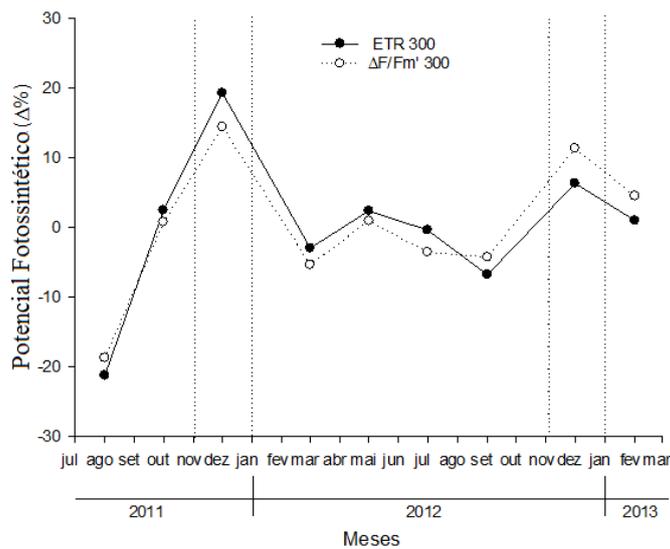


Figura 12.Variação temporal das médias da eficiência quântica do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) e da taxa de transporte de elétrons do fotossistema II (ETR) das folhas de dez indivíduos de *C. hilariana* coletadas no PNRJ no período de 08/2011 a 02/2013. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).



3.3 – Efeito da precipitação cumulativa nos caracteres foliares

Os resultados da Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas, realizada com o intuito de testar a existência de variação dos caracteres foliares em função da precipitação, se encontram na Tabela 3.

Dois parâmetros anatômicos apresentaram variação significativa relacionada com a precipitação cumulativa: a espessura da epiderme adaxial e a hipoderme. A primeira correlaciona-se com dois meses cumulativos anteriores à coleta, enquanto a segunda com dois e três meses. A espessura da epiderme adaxial apresenta uma tendência, ainda que não significativa de ser negativamente correlacionada com a precipitação (Fig. 13). Na hipoderme, entretanto, essa correlação é positiva e se torna significativa com a remoção de um ponto do gráfico que aparentemente é anômalo a tendência (Fig. 14).

A suculência também apresentou variação significativa com a precipitação cumulativa dos dois meses anteriores à coleta (Tab.3) com tendência a diminuir com o aumento da pluviosidade (Fig. 15). A mesma correlação negativa é possível ser observada na Figura 16, a qual expressa separadamente os valores da suculência (em linha) e da precipitação cumulativa de dois meses anteriores à coleta (em barras).

Nas curvas de resposta rápida a luz, somente a eficiência quântica fotossintética sob luz moderada (PAR =300) apresentou mudanças significativas com a precipitação cumulativa de um mês anterior a coleta (Tab.3). Tal variação apresentou correlação positiva em regressão linear, porém não significativa (Fig. 17).

Tabela 3. Efeito da precipitação cumulativa do mês anterior, dois meses anteriores e três meses anteriores à data da coleta em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de *C. hilariana* expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos entre em nove coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05).

| Parâmetros | Precipitação cumulativa | | | | | |
|---|-------------------------|----------------|--------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | mês anterior | | 2 meses anteriores | | 3 meses anteriores | |
| | F | p | F | p | F | p |
| <i>Morfometria da anatomia da folha</i> | | | | | | |
| Espessura do parênquima paliçádico | 0,004 | 0,9510 | 0,093 | 0,7610 | 0,375 | 0,5420 |
| Espessura do parênquima lacunoso | 0,116 | 0,7350 | 0,396 | 0,5310 | 0,014 | 0,9060 |
| Espessura da epiderme abaxial | 0,060 | 0,8070 | 0,722 | 0,3980 | 2,560 | 0,1140 |
| Espessura da epiderme adaxial | 0,042 | 0,8390 | 4,574 | 0,0355* | 3,724 | 0,0572 |
| Espessura da cutícula abaxial | 1,253 | 0,2660 | 0,200 | 0,6560 | 0,401 | 0,5280 |
| Espessura da cutícula adaxial | 2,379 | 0,1270 | 0,032 | 0,8590 | 0,413 | 0,522 |
| Espessura da hipoderme | 0,606 | 0,4390 | 5,741 | 0,0189* | 3,972 | 0,0497* |
| Densidade estomática | 0,808 | 0,3710 | 0,006 | 0,9380 | 0,190 | 0,6640 |
| <i>Estrutura e conteúdo hídrico</i> | | | | | | |
| Área específica | 0,769 | 0,3830 | 0,005 | 0,9460 | 0,002 | 0,9650 |
| Suculência | 2,037 | 0,1570 | 4,753 | 0,0322* | 3,333 | 0,0717 |
| <i>Fluorometria PAM</i> | | | | | | |
| Parâmetros provenientes das curvas de resposta rápida à luz | | | | | | |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 300) | | | | | | |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 2000) | 4,346 | 0,0403* | 0,004 | 0,9520 | 0,616 | 0,4350 |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 2000) | 3,589 | 0,0618 | 0,391 | 0,5340 | 0,026 | 0,8720 |
| ETR em PAR = 300 | 2,228 | 0,1400 | 0,258 | 0,613 | 0,005 | 0,9420 |
| ETR em PAR = 2000 | 1,535 | 0,2190 | 0,046 | 0,8310 | 0,299 | 0,5860 |
| Fotoinibição | | | | | | |
| Fv/Fm (1h) | 0,052 | 0,8200 | 0,018 | 0,8920 | 0,003 | 0,9600 |

Figura 13. Correlação dos valores relativos à média da espessura da epiderme adaxial das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a precipitação cumulativa dos dois meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

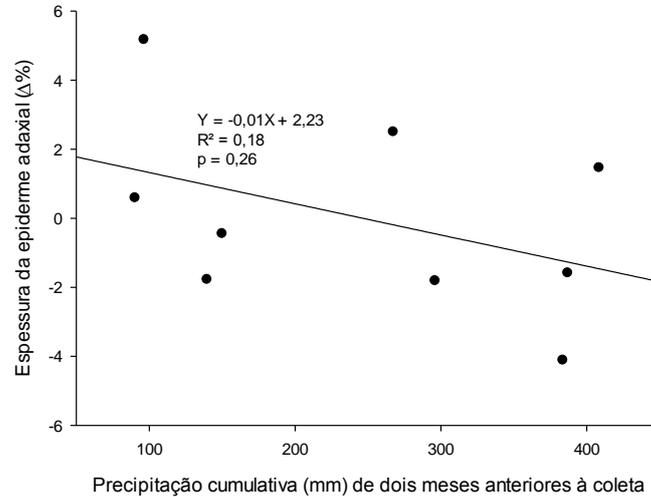


Figura 14. Correlação dos valores relativos à média da espessura da hipoderme das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ de Jurubatiba com a precipitação cumulativa dos dois meses anteriores à coleta (a) e três meses anteriores à coleta (b). A curva preenchida, considerando as nove coletas (n=9) e a curva pontilhada, desconsiderando a coleta sinalizada em branco (n=8). Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

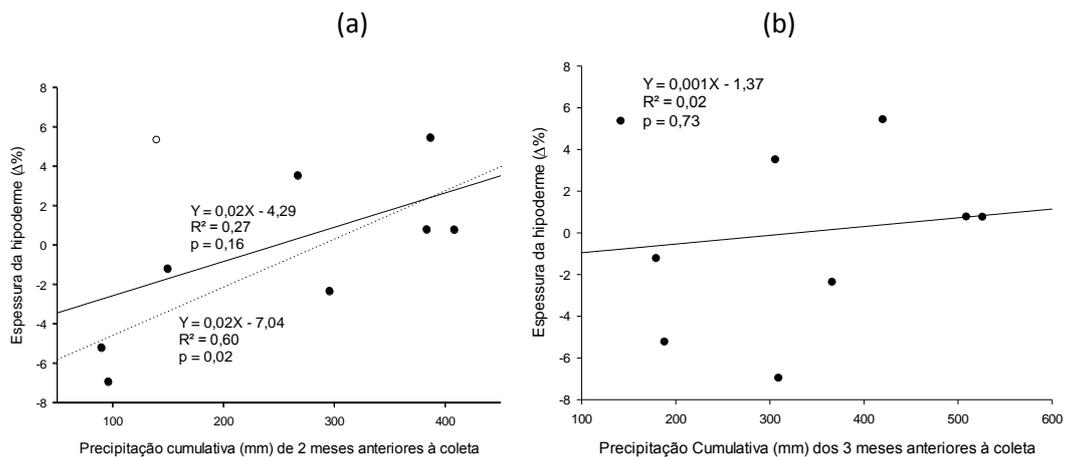


Figura 15. Correlação dos valores relativos à média da suculência das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a precipitação cumulativa dos dois meses anteriores à coleta. A curva preenchida considera as nove coletas (n=9) e a pontilhada desconsidera a coleta sinalizada em branco (n=8). Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

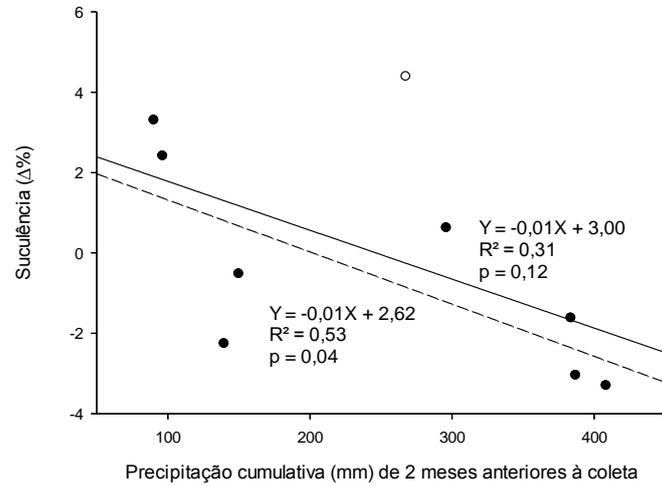


Figura 16. Variação temporal da suculência das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ (linha) e da precipitação cumulativa de dois meses anteriores ao mês da coleta no município de Macaé-RJ (barras). Os valores da suculência são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

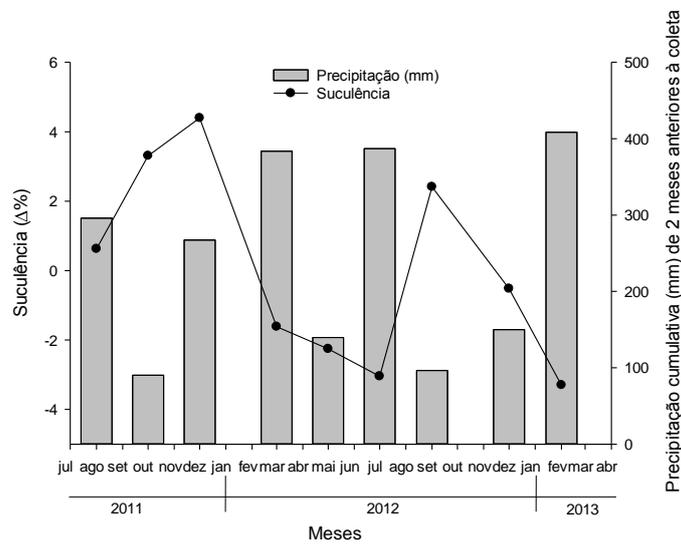
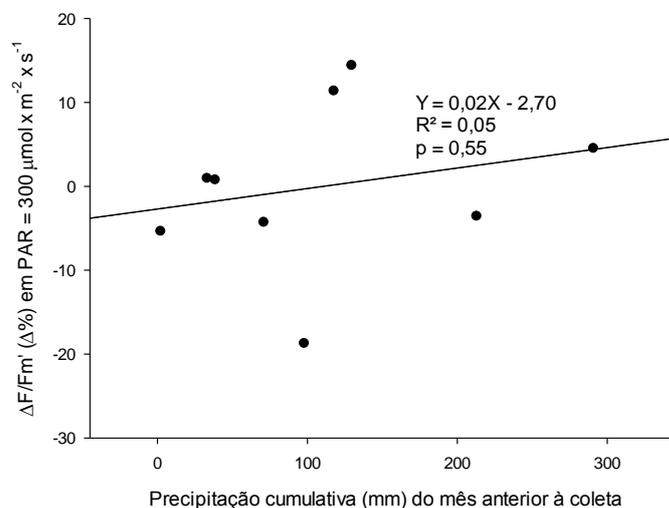


Figura 17. Correlação dos valores relativos à média da $\Delta F/Fm'$ das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a precipitação cumulativa do mês anterior à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).



3.4 – Efeito da umidade relativa do ar média nos caracteres foliares

Os resultados da Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas, realizada com o intuito de testar a existência de variação dos caracteres foliares em função da umidade relativa do ar média, se encontram na Tab. 4.

Dentre os caracteres anatômicos apenas a espessura da cutícula adaxial apresentou variação significativa com a média da umidade relativa do ar do mês anterior à coleta. Esta correlação mostrou-se fortemente positiva com coeficiente de correlação em regressão linear (Fig. 18).

A área específica apresentou variação significativa com a média da umidade relativa do ar nos três períodos mostrando tendência a aumentar com este parâmetro, de acordo com as regressões lineares da Fig. 19. Com dois meses anteriores a coleta, esta correlação tende a ser mais forte (Fig. 19b). A suculência apresentou variação significativa com a média da umidade relativa do ar dos três meses anteriores à coleta e com tendência negativa com a umidade relativa (Fig. 20).

Nas CRRLs, $\Delta F/Fm'$ apresentou mudanças significativas com a média da umidade relativa do ar do mês anterior à coleta nas respostas rápidas sob condições de luz moderada (PAR = 300). Esta variação apresentou tendência a aumentar com a umidade relativa do ar (Fig. 21).

Tabela 4. Efeito da Umidade Relativa do Ar do mês anterior, de dois meses anteriores e de três meses anteriores à data da coleta em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de *C. hilariana* expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos entre em nove coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05, ** p<0,01 e *** p<0,001).

| Parâmetro | Umidade Relativa do Ar Média | | | | | |
|---|------------------------------|-----------------|--------------------|------------------|--------------------|----------------|
| | mês anterior | | 2 meses anteriores | | 3 meses anteriores | |
| | F | p | F | p | F | p |
| <i>Morfometria da anatomia da folha</i> | | | | | | |
| Espessura do parênquima paliçádico | 0,308 | 0,5810 | 0,410 | 0,5240 | 0,236 | 0,6290 |
| Espessura do parênquima lacunoso | 0,233 | 0,6300 | 0,249 | 0,6190 | 0,084 | 0,7730 |
| Espessura da epiderme abaxial | 2,488 | 0,1190 | 1,305 | 0,2570 | 0,002 | 0,9650 |
| Espessura da epiderme adaxial | 1,279 | 0,2610 | 0,003 | 0,9540 | 1,162 | 0,2840 |
| Espessura da cutícula abaxial | 1,361 | 0,2470 | 1,737 | 0,1910 | 1,883 | 0,1740 |
| Espessura da cutícula adaxial | 5,627 | 0,0201* | 1,768 | 0,1870 | 0,127 | 0,7230 |
| Espessura da hipoderme | 0,113 | 0,7370 | 1,486 | 0,2260 | 3,025 | 0,0859 |
| Densidade estomática | 0,796 | 0,3750 | 0,477 | 0,4920 | 1,255 | 0,2660 |
| <i>Estrutura e conteúdo hídrico</i> | | | | | | |
| Área específica | 5,746 | 0,0189* | 12,56 | 0,0007*** | 6,524 | 0,0126* |
| Suculência | 1,671 | 0,2000 | 2,567 | 0,1130 | 5,418 | 0,0225* |
| <i>Fluorometria PAM</i> | | | | | | |
| Parâmetros provenientes das curvas de resposta rápida à luz | | | | | | |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 300) | 8,548 | 0,0045** | 2,806 | 0,0979 | 0,001 | 0,9810 |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 2000) | 3,393 | 0,06920 | 1,533 | 0,2190 | 0,595 | 0,4430 |
| ETR (PAR = 300) | 2,576 | 0,1120 | 2,070 | 0,1540 | 0,001 | 0,9780 |
| ETR (PAR = 2000) | 2,145 | 0,1470 | 0,301 | 0,5850 | 0,04 | 0,8410 |
| Fotoinibição | | | | | | |
| Fv/Fm (1h) | 0,495 | 0,4840 | 0,906 | 0,3440 | 0,022 | 0,8830 |

Figura 18. Correlação dos valores relativos à média da espessura da cutícula adaxial das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a precipitação cumulativa do mês anterior à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

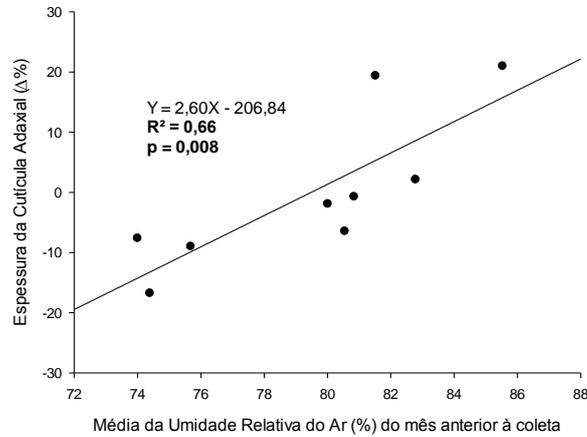


Figura 19. Correlação dos valores relativos à média da área específica das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a média da umidade relativa do ar de um mês (a), dois meses (b) e três meses (c) anteriores à coleta. As curvas preenchidas consideram as nove coletas (n=9) e as pontilhadas desconsideram a coleta sinalizada em branco (n=8). Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

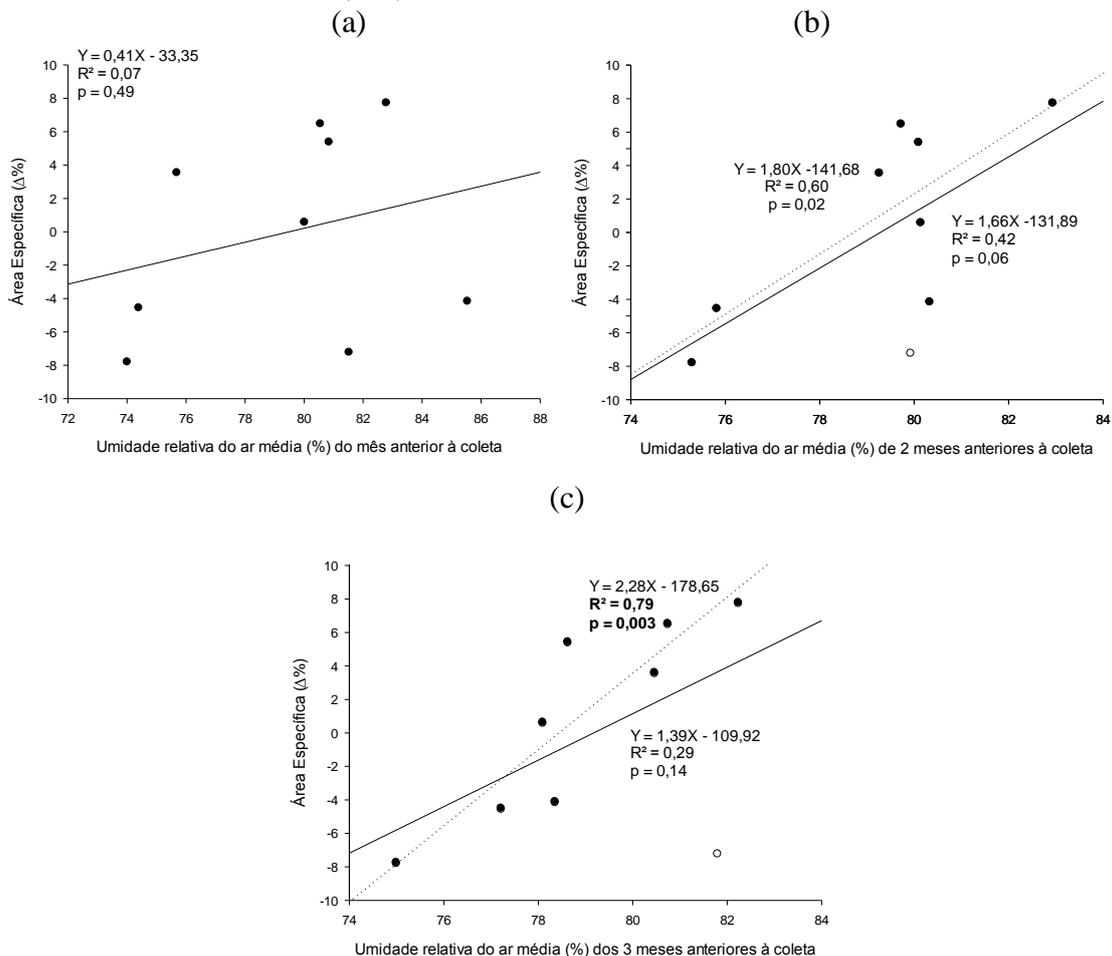


Figura 20. Correlação dos valores relativos à média da suculência das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a média da umidade relativa do ar de três meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

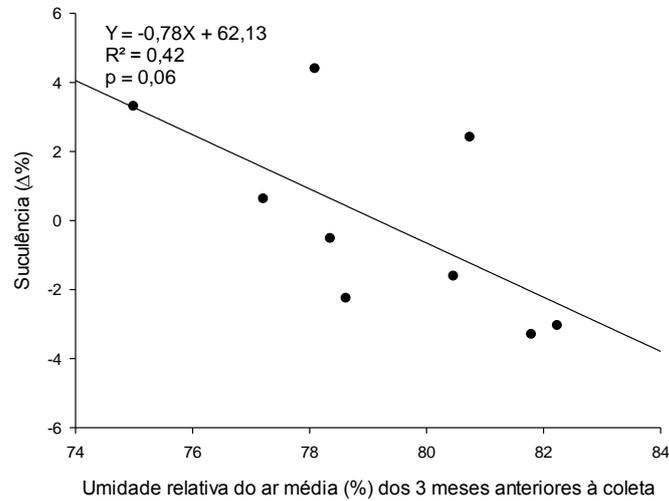
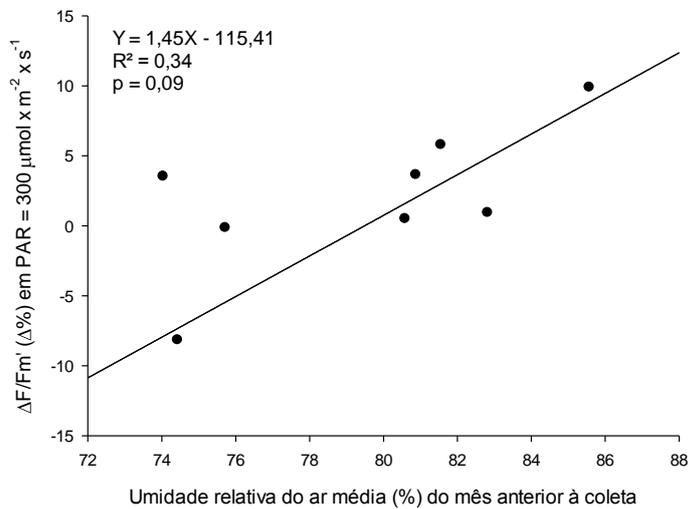


Figura 21. Correlação dos valores relativos à média da $\Delta F/F_m'$ das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a média da umidade relativa do ar de um mês anterior à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).



3.5 – Efeito da radiação global cumulativa

Os resultados da Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas, realizada com o intuito de testar a existência de variação dos caracteres foliares em função da radiação global cumulativa, se encontram na Tab. 5.

A espessura da cutícula abaxial foi o único caractere anatômico que apresentou variação significativa apresentando o efeito com a radiação cumulativa dos três meses anteriores à coleta. Tal correlação mostrou tendência positiva em regressão linear (Fig.22).

Nem a área específica nem a suculência apresentaram variação significativa para esta correlação. Nas CRRLs, $\Delta F/F_m'$ e ETR sob luz moderada (PAR = 300) apresentaram mudanças significativas com a radiação cumulativa. No primeiro parâmetro isso ocorreu tanto para dois quanto para três meses cumulativos, enquanto que para o segundo somente para dois meses cumulativos. Em ambos os casos as correlações mostraram a tendência do aumento do potencial fotossintético sob luz moderada com o aumento da radiação global cumulativa (Fig.s23, 24 e 25).

Tabela 5. Efeito da radiação cumulativa do mês anterior, dois meses anteriores e três meses anteriores à data da coleta em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de *C. hilariana* expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos entre em 9 coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05).

| Parâmetro | Radiação cumulativa | | | | | |
|---|---------------------|-------|--------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | mês anterior | | 2 meses anteriores | | 3 meses anteriores | |
| | F | p | F | p | F | p |
| <i>Morfometria da anatomia da folha</i> | | | | | | |
| Espessura do parênquima paliçádico | 0,21 | 0,648 | 0,040 | 0,8410 | 0,118 | 0,7320 |
| Espessura do parênquima lacunoso | 0,565 | 0,454 | 2,334 | 0,1310 | 3,677 | 0,0588 |
| Espessura da epiderme abaxial | 0,183 | 0,670 | 0,561 | 0,4560 | 3,062 | 0,0840 |
| Espessura da epiderme adaxial | 1,885 | 0,174 | 1,400 | 0,2400 | 1,469 | 0,2290 |
| Espessura da cutícula abaxial | 2,711 | 0,104 | 3,660 | 0,0593 | 5,060 | 0,0273* |
| Espessura da cutícula adaxial | 0,706 | 0,403 | 0,128 | 0,7720 | 0,235 | 0,6290 |
| Espessura da hipoderme | 0,845 | 0,361 | 0,848 | 0,3600 | 0,782 | 0,3790 |
| Densidade estomática | 0,110 | 0,741 | 0,005 | 0,9420 | 0,175 | 0,6760 |
| <i>Estrutura e conteúdo hídrico</i> | | | | | | |
| Área específica | 0,541 | 0,464 | 1,226 | 0,2720 | 0,289 | 0,592 |
| Suculência | 0,068 | 0,795 | 0,142 | 0,7070 | 0,128 | 0,721 |
| <i>Fluorometria PAM</i> | | | | | | |
| Parâmetros provenientes das curvas de resposta rápida à luz | | | | | | |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 300) | 0,104 | 0,748 | 4,250 | 0,0425* | 4,779 | 0,0318* |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 2000) | 0,315 | 0,576 | 0,295 | 0,5880 | 0,319 | 0,5740 |
| ETR (PAR = 300) | 1,242 | 0,268 | 3,995 | 0,0491* | 3,863 | 0,0529 |
| ETR (PAR = 2000) | 0,788 | 0,377 | 0,001 | 0,9760 | 0,01 | 0,9220 |
| Fotoinibição | | | | | | |
| Fv/Fm (1h) | 1,333 | 0,252 | 1,893 | 0,1730 | 2,057 | 0,1550 |

Figura 22. Correlação dos valores relativos à média da espessura da cutícula abaxial das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a radiação total de três meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

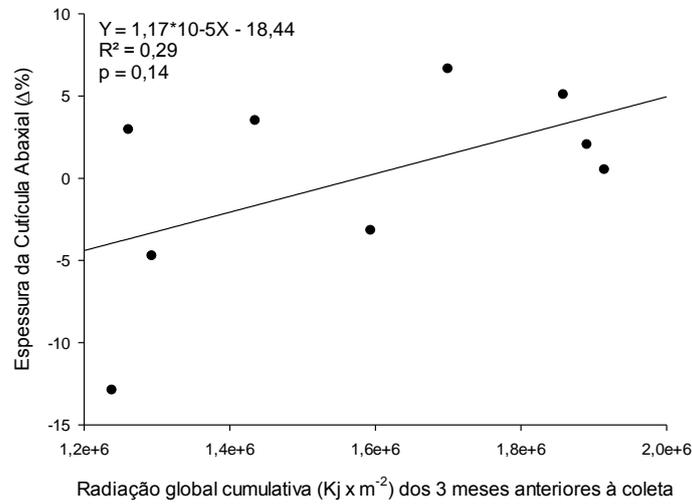


Figura 23. Correlação dos valores relativos à média da taxa de ETR das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a radiação total de dois meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

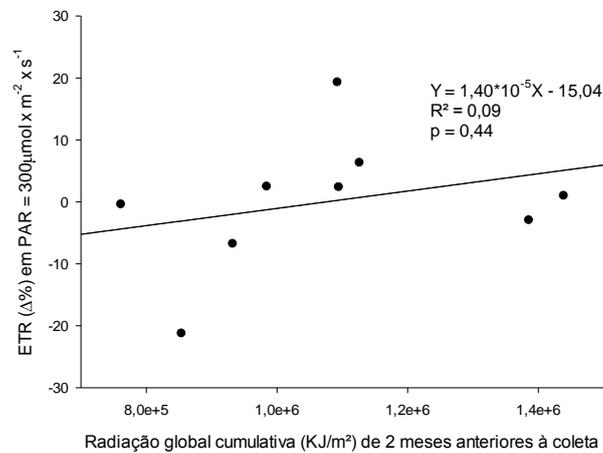


Figura 24. Correlação dos valores relativos à média da $\Delta F/F_m'$ das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a radiação total de dois meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).

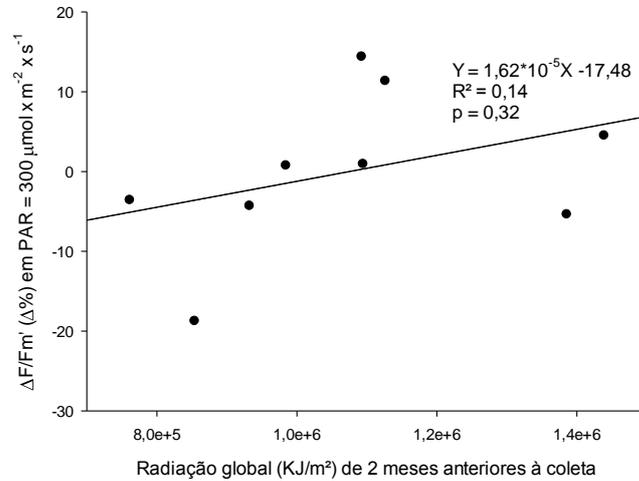
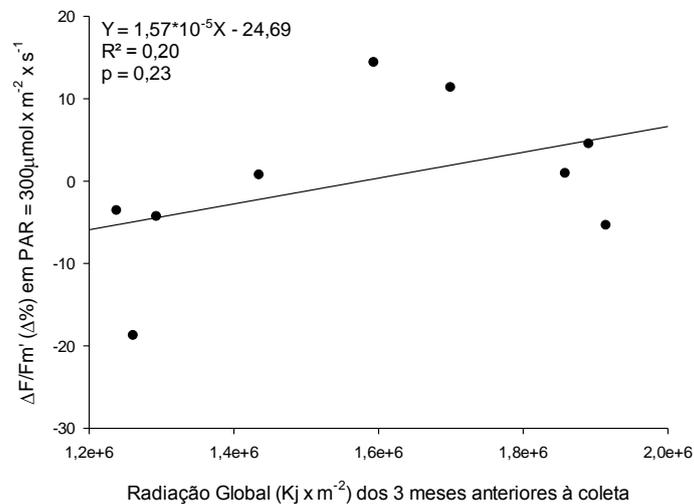


Figura 25. Correlação dos valores relativos à média da $\Delta F/F_m'$ das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a radiação total de três meses anteriores à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).



3.6 – Efeito da temperatura média

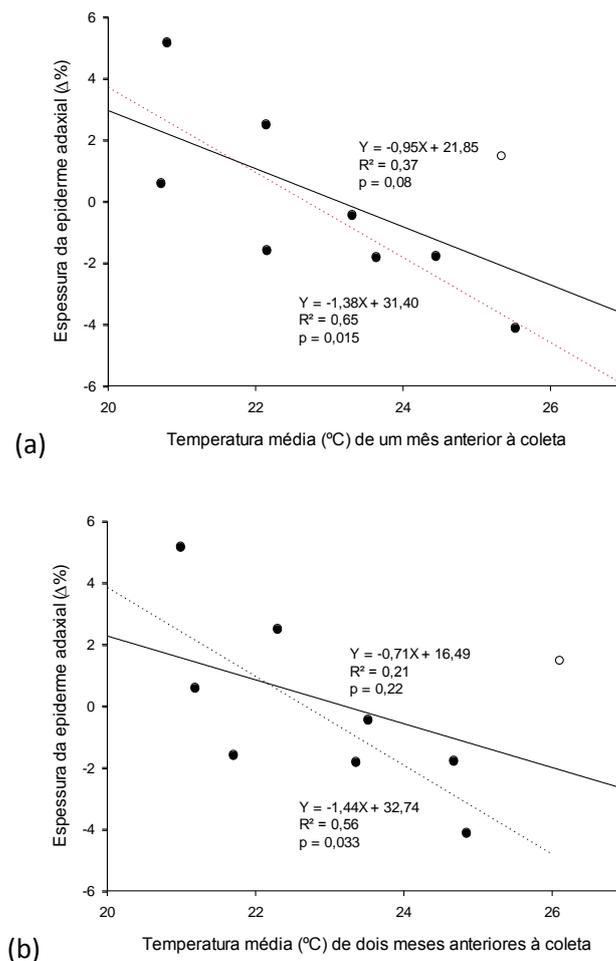
Os resultados da Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas, realizada com o intuito de testar a existência de variação dos caracteres foliares em função da temperatura média, se encontram na Tab. 6.

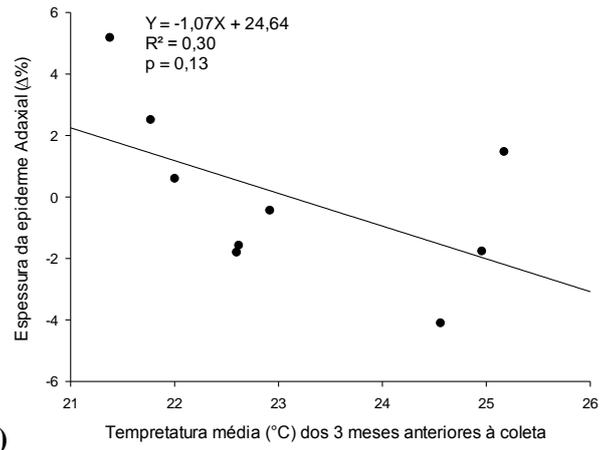
Tabela 6. Efeito da temperatura média do mês anterior, dos dois meses anteriores e dos três meses anteriores à data da coleta em caracteres anatômicos, estruturais e da fotossíntese (fluorometria PAM) da folha de *C. hilariana* expressos através da estatística F proveniente de Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas. Dez indivíduos (n=10) foram medidos em 9 coletas realizadas no período de 08/2011 a 02/2013. A significância é dada pelos valores de p (* p<0.05).

| Parâmetro | Temperatura média do(s) | | | | | |
|---|-------------------------|----------------|--------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | mês anterior | | 2 meses anteriores | | 3 meses anteriores | |
| | F | p | F | p | F | p |
| <i>Morfometria da anatomia da folha</i> | | | | | | |
| Espessura do parênquima paliçádico | 0,047 | 0,8290 | 0,002 | 0,9630 | 0,004 | 0,9510 |
| Espessura do parênquima lacunoso | 2,376 | 0,1270 | 2,833 | 0,0963 | 3,963 | 0,5000 |
| Espessura da epiderme abaxial | 0,458 | 0,5010 | 0,804 | 0,3730 | 2,496 | 0,1180 |
| Espessura da epiderme adaxial | 5,766 | 0,0187* | 4,553 | 0,0360* | 5,962 | 0,0169* |
| Espessura da cutícula abaxial | 1,715 | 0,1940 | 2,562 | 0,1130 | 2,999 | 0,0872 |
| Espessura da cutícula adaxial | 0,01 | 0,9190 | 0,048 | 0,8280 | 0,008 | 0,9290 |
| Espessura da hipoderme | 4,015 | 0,0485* | 2,525 | 0,1160 | 2,392 | 0,1260 |
| Densidade estomática | 0,254 | 0,6160 | 0,125 | 0,7250 | 0,047 | 0,8280 |
| <i>Estrutura e conteúdo hídrico</i> | | | | | | |
| Área específica | 0,250 | 0,6190 | 1,448 | 0,2330 | 0,326 | 0,5700 |
| Suculência | 3,302 | 0,0730 | 2,024 | 0,1590 | 3,038 | 0,0852 |
| <i>Fluorometria PAM</i> | | | | | | |
| Parâmetros provenientes das curvas de resposta rápida à luz | | | | | | |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 300) | 0,046 | 0,8310 | 0,799 | 0,3740 | 0,200 | 0,6560 |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 2000) | 0,148 | 0,7020 | 0,412 | 0,5230 | 0,280 | 0,5980 |
| ETR (PAR = 300) | 0,001 | 0,9740 | 0,181 | 0,6720 | 0,043 | 0,8360 |
| ETR (PAR = 2000) | 0,381 | 0,5390 | 0,142 | 0,7070 | 0,322 | 0,5720 |
| Fotoinibição | | | | | | |
| Fv/Fm (1h) | 0,001 | 0,9730 | 0,052 | 0,8200 | 0,064 | 0,8000 |

Nem os parâmetros estruturais nem os parâmetros fotossintéticos apresentaram variação significativa em uma correlação com a média da temperatura. A espessura da epiderme adaxial e a espessura da hipoderme apresentaram variação significativa com a média da temperatura. A espessura da epiderme adaxial apresentou variação significativa com a temperatura média de um, dois e três meses anteriores à coleta com tendência a diminuir com aumento da temperatura (Fig. 26). A variação da hipoderme foi significativa com a média da temperatura do mês anterior à coleta, tendendo a aumentar com a temperatura (Fig. 27).

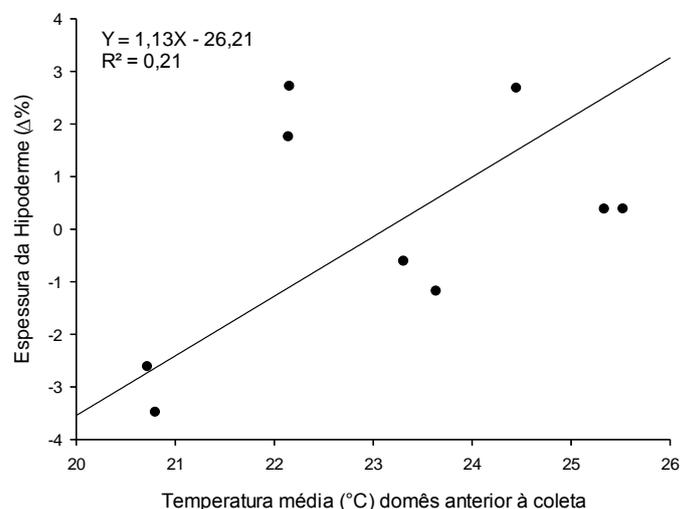
Figura 26. Correlação dos valores relativos à média da espessura da epiderme adaxial das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a média da temperatura de um mês (a), dois meses (b) e três meses (c) anteriores à coleta. As curvas preenchidas consideram as nove coletas (n=9) e as pontilhadas desconsideram a coleta sinalizada em branco (n=8). Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).





(c)

Figura 27. Correlação dos valores relativos à espessura da hipoderme das folhas de 10 indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ com a média da temperatura do mês anterior à coleta. Os valores são expressos como percentual de variação em torno do valor médio de todos os valores ($\Delta\%$).



3.7 – Visão geral dos efeitos dos fatores climáticos nas respostas de caracteres anatômicos, estruturais e fisiológicos da folha de *C. hilariana*.

O resumo dos efeitos dos fatores climáticos sobre as respostas nos caracteres anatômicos, estruturais e fisiológicos mensurados da folha de *C. hilariana* são apresentados na Tab. 7. No contexto das hipóteses deste trabalho resultados que apresentaram efeito simultâneo do tempo e dos fatores climáticos são de maior relevância, uma vez que as variações climáticas ocorrem ao longo do tempo. Neste sentido, as variações temporais foram evidentes no investimento de carbono na produção de área foliar (área específica), no conteúdo hídrico da folha (suculência) e no potencial fotossintético em condição de luz moderada ($\Delta F/F_m$ e ETR, PAR = 300). Conjuntamente com o efeito do tempo, a precipitação acumulada e a umidade relativa apresentaram efeito significativo nestes parâmetros. Esses dois fatores tenderam a aumentar a área específica e o potencial fotossintético e diminuir a suculência foliar. Adicionalmente, a radiação global cumulativa também mostrou efeito junto com o tempo. Isso aparece no potencial fotossintético em condição de luz moderada que tendeu a aumentar com a radiação global (Tab. 7).

Nos parâmetros da anatomia da folha (que não apresentaram efeito temporal) a temperatura média se apresentou como fator mais importante, tendo efeito em três parâmetros: nas espessuras do parênquima lacunoso, da epiderme adaxial e da hipoderme. A precipitação cumulativa mostrou efeito em dois parâmetros: nas espessuras da epiderme adaxial e hipoderme. Por fim a umidade relativa e a radiação global cumulativa apresentaram efeito nas cutículas abaxial e adaxial respectivamente.

Tabela 7. Resumo da significância dos resultados da Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas com efeito do dos fatores tempo, precipitação cumulativa, umidade relativa do ar, radiação acumulada e temperatura média nos caracteres morfológicos, estruturais e da fotossíntese medidos por fluorometria PAM. *, **, e *** denotam $p < 0.05$, < 0.01 e $< 0,001$ respectivamente. + e - denotam correlações positivas e negativas entre fatores e caracteres.

| Parâmetros | Tempo | Precipitação cumulativa ¹ | | | Umidade Relativa do Ar ² | | | Radiação cumulativa ¹ | | | Temperatura média ² | | |
|---|-------|---|----|----|-------------------------------------|----|----|----------------------------------|----|----|--------------------------------|----|----|
| | | 1m | 2m | 3m | 1m | 2m | 3m | 1m | 2m | 3m | 1m | 2m | 3m |
| | | <i>Morfometria da anatomia da folha</i> | | | | | | | | | | | |
| Espessura do parênquima paliçádico | | | | | | | | | | | | | |
| Espessura do parênquima lacunoso | | | | | | | | | | | | | |
| Espessura da epiderme Abaxial | | | | | | | | | | | | | |
| Espessura da epiderme Adaxial | | | | | | | | | | | | * | - |
| Espessura da cutícula Abaxial | | | | | | | | | | | | | |
| Espessura da cutícula Adaxial | | | | | | | | | | | | | |
| Espessura da hipoderme | | | | | | | | | | | | | |
| Densidade estomática | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Estrutura e conteúdo hídrico</i> | | | | | | | | | | | | | |
| Área específica | ** | | | | | | | | | | | | |
| Suculência | * | | | | | | | | | | | | |
| <i>Fluorometria PAM</i> | | | | | | | | | | | | | |
| Parâmetros provenientes das curvas de resposta rápida à luz | | | | | | | | | | | | | |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 300) | ** | | | | | | | | | | | | |
| $\Delta F/F_m'$ (PAR = 2000) | | | | | | | | | | | | | |
| ETR em PAR = 300 | ** | | | | | | | | | | | | |
| ETR em PAR = 2000 | | | | | | | | | | | | | |
| Fotoinibição | | | | | | | | | | | | | |
| Fv/Fm (1h) | | | | | | | | | | | | | |

1 - Referente ao total acumulado no mês anterior (1m), nos dois meses anteriores (2m) e nos três meses anteriores (3m).

2 - Referente à média do mês anterior (1m), dos dois meses anteriores (2m) e dos três meses anteriores (3m).

4.0 – Discussão

Afirmar a existência de sazonalidade nos padrões de resposta biológica implica em observar a repetição de padrões ao longo de ciclos anuais em fatores climáticos. Assim sendo, dentre todas as correlações entre os caracteres vegetativos da folha de *Clusia hilariana* e as variáveis climatológicas que apresentaram significância estatística, servem como subsídios para verificar a existência de resposta à sazonalidade climática aqueles que apresentaram correlação significativa com o fator tempo.

O clorênquima, bem como tecidos de proteção (epiderme e hipoderme), se mostraram estatisticamente estáveis ao longo dos períodos de coleta, não apresentando efeito temporal direto. Por outro lado, os resultados deste trabalho demonstram a existência de variação temporal de caracteres foliares de *Clusia hilariana* relacionados ao investimento de biomassa em área foliar, nas relações hídricas através da suculência da folha e na fisiologia da fotossíntese.

4.1 – Variação sazonal da área específica

O cálculo da área específica foliar mostra a quantidade de área foliar produzida em uma determinada quantidade de massa. A concentração de matéria seca, a espessura foliar, o conteúdo hídrico, proporção dos componentes da parede celular e proporção de tecidos vasculares e esclerênquima estão relacionados ao valor da área específica foliar (SUGIYAMA, 2005). Apesar de ser frequentemente encontrado na literatura que o aumento da área específica é correlacionada com a diminuição da espessura foliar (MIER *et al.*, 2002; LIU & STÜTZEL, 2004; POORTER & ROZENDAAL, 2008), a espessura dos tecidos foliares de *C. hilariana* não apresentou variação significativa em curto prazo. Assim, o aumento da área específica não pode ser explicado por esta correlação em *C. hilariana*. Por outro lado, o aumento da porcentagem de matéria seca na folha também explica a diminuição da área específica (LI *et al.*, 2005; MILLA, 2008), inferindo-se

assim que a variação da área específica reflete a variação de estocagem de matéria na folha sem alteração na espessura da folha.

A diminuição da área específica foliar tem sido indicada como resposta de aclimação de plantas submetidas a circunstâncias de seca (LIU & STÜTZEL, 2004; VILE *et al.*, 2005). Em experimentos com cultivares de *Arachis hypogaea* no semiárido da Índia, NAUTIYAL *et al.* (2002) observou que os valores da área específica apresentaram em geral valores maiores em períodos chuvosos que em períodos de estiagem. Observou também uma correlação negativa entre a área específica e o conteúdo hídrico relativo, a qual se apresentou significativa apenas nos tratamentos em estresse hídrico. O estudo concluiu que a área específica de *A. hypogaea* apresenta respostas coordenadas a uma manutenção do status hídrico foliar em condições de seca.

A área específica de *C. hilariana* não apresentou correlação direta com a precipitação. Porém, como esperado, os períodos de menor precipitação são também os de menor umidade relativa. Por sua vez, os resultados mostram correlação fortíssima entre a área específica e a umidade relativa do ar. Isso se explica uma vez que a menor umidade relativa do ar relaciona-se a maior intensidade da evapotranspiração (déficit de pressão de vapor). As folhas de *C. hilariana* apresentaram menor área específica em situações de menor umidade relativa do ar, logo em situações de maior evapotranspiração. Desta forma, em condições de maior perda de água pela folha, menos área foliar foi produzida por unidade de massa.

Os dados da literatura, juntamente com os resultados obtidos no presente trabalho, nos quais a relação positiva entre a área específica e a umidade relativa indicam que, em períodos de menor umidade relativa, a área específica também é menor e, em períodos de maior umidade relativa, a área específica é maior, corroborando a hipótese de que *C. hilariana* apresenta resposta aclimatativa coordenada à variação das condições climáticas locais, sendo a área específica um forte parâmetro indicador da condição da umidade no ar durante um, dois ou até três meses passados de uma análise. Apesar de a área específica ter apresentado variação temporal significativa e correlação positiva com a umidade relativa do ar média, o gráfico da variação temporal da área específica não

evidencia uma repetição de padrões, não permitindo inferir claramente que se trata de uma resposta coordenada a sazonalidade climática.

4.2. – *Variação sazonal da suculência*

Em folhas de plantas suculentas como é o caso de *C. hilariana*, o clorênquima apresenta células largas e largo espaço de estoque de água e ácidos carboxílicos no vacúolo, bem como metabolismo ácido das crassuláceas, aumentando a eficiência fotossintética com menor consumo hídrico (VENDRAMINI *et al.*, 2002). Infere-se, a partir destas características anatômicas e fisiológicas, que plantas suculentas apresentam folhas mais espessas, portanto de baixa área específica. Desta forma, espera-se que a área específica e a suculência apresentem-se correlacionadas negativamente.

A suculência em plantas CAM é um das principais adaptações à seca, como ocorre nas folhas e pseudobulbos de orquídeas epífitas (RODRIGUES *et al.*, 2013). Não apenas importante para o armazenamento de água, a suculência é um pré-requisito para a ocorrência de CAM (WILLIAMS *et al.*, 2001; SILVERA *et al.*, 2010; BORLAND *et al.*, 2011). GRIFFITHS *et al.* (2009) apresentou que, entre outras plantas do mesmo gênero, *Kalanchoe daigremontiana*, que apresentava folhas com maior suculência, manifestou maior formação de ácidos, maior absorção de CO₂ noturno, atividade mais prolongada do PEPC durante a fase II e período estendido de descarboxilação. Isso sugere que o aumento da suculência esteja relacionada diretamente ao aumento da eficiência fotossintética. Este, por sua vez, pode ser explicado pelo aumento da razão de clorofila a/b também relacionado com aumento da suculência, conforme observado por MARTIN *et al.* (2009) que, trabalhando com duas espécies de plantas epífitas CAM, as mais espessas apresentavam menores concentrações de clorofila por unidade de massa, porém apresentavam maiores razões de clorofila a/b. Esta diminuição total de clorofila e aumento na proporção clorofila a/b são encontrados na literatura como resposta a exposição da planta a grande quantidade de radiação (BAILEY, 2001; CAVALIN & MATTOS, 2007). A clorofila b não está diretamente relacionada à transdução da energia luminosa na fotossíntese, mas serve para ampliar a captação da energia no complexo

antena e transferir para a clorofila a, por isso também referida como pigmento acessório (RAVEN *et al.*, 2001). O aumento da razão clorofila a/b junto à diminuição da quantidade total de clorofila indica que a diminuição maior foi a de clorofila b, possivelmente por fotoxidação (CAVALIN & MATTOS, 2007).

A suculência apresentou variação temporal significativa, porém, o mesmo não foi observado para nenhuma estrutura anatômica, não permitindo explicar o aumento da suculência pelo aumento da espessura da folha. A redução dos espaços intercelulares e da superfície do mesofilo em contato com os espaços intercelulares é uma consequência inevitável com a turgência das células como forma de estoque hídrico (MAXWELL *et al.*, 1997). Esta observação ajudaria a responder como *C. hilariana* aumentou a suculência sem aumentar a espessura das estruturas anatômicas, pelo preenchimento dos “espaços vazios”. No entanto, NELSON *et al.* (2005) verificou em 18 espécies de CAM uma fraca correlação entre espaços intercelulares e tamanho celular, sugerindo que os espaços intercelulares estão relacionados a uma seleção de pressão independente do CAM para restringir o efluxo de CO₂, para fora da folha ao longo da fase III, que é fundamental para a fixação deste na fotossíntese. O aumento da suculência e consequente redução de espaços intercelulares, entretanto, pode acarretar em maior resistência a difusão de CO₂ no mesofilo foliar. Porém, isso não chega a afetar a atividade fotossintética em plantas CAM durante a fase III, visto que as pressões parciais de CO₂ geradas no mesofilo nesta fase são altas suficientes para promover difusão lateral deste gás capazes de transpor barreiras anatômicas, conforme demonstrado por DUARTE *et al.* (2005) para as folhas suculentas de *K. daigremontiana*. Desta forma, uma possível explicação para as variações temporais de suculência estaria relacionada à variação da densidade das células do mesofilo, cujo conteúdo hídrico e matéria orgânica estariam variando em proporção sem variações do volume celular.

4.3 – Variação sazonal do potencial fotossintético.

O potencial fotossintético da folha de *C. hilariana* avaliado através das CRRLs variou temporalmente em condições de luz moderada (PAR = 300). Esse resultado indica

que o comportamento plástico do metabolismo fotossintético desta espécie na escala temporal ocorreu em condições intermediárias de luz, mas não nos pontos de saturação luminosa (PAR =2000) onde nenhum efeito temporal ou das variáveis climáticas foi observado. Os valores de $\Delta F/F_m'$ e ETR (PAR = 300) apresentaram variação temporal cujos valores máximos se deram no início do verão, no mês de dezembro, é possível sugerir que a fotossíntese na folha de *C. hilariana* segue um padrão sazonal marcado de maior eficiência nas condições apresentadas neste período que, como já citado, foi marcado por alta disponibilidade hídrica, alta incidência luminosa e alta temperatura. Estatisticamente, a precipitação cumulativa, a umidade relativa do ar e a radiação cumulativa influenciam positivamente na fotossíntese. Porém, as regressões lineares realizadas não demonstraram influência de cada condição climática isolada sobre os caracteres fisiológicos. Isso sugere que o padrão sazonal observado pela fotossíntese da folha de *C. hilariana* não responde de forma isolada a cada variável climática, mas sim à integração das mesmas.

POLLET *et al.* (2010) correlacionou a captura de CO₂ de uma orquídea CAM do gênero *Phalaenopsis* com a variação da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) do final do outono e o início da primavera. Em valores de PAR entre 180 e 200 $\mu\text{mol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$ (início da primavera) observou-se valores de ganho líquido de CO₂ entre 4,5 a 6,0 $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto em valores de PAR entre 90 e 100 $\mu\text{mol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$, a fixação do carbono ocorreu em uma taxa de 2,3 $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Esta mesma faixa de variação de radiação se aproxima ao que denominamos de luz moderada nos experimentos onde curvas de resposta rápida a luz foram realizados com fluorometria PAM com *C. hilariana*. Os resultados corroboram com a correlação positiva entre a radiação e o potencial fotossintético quando em condições moderadas de luz.

Em CAVALIN & MATOS (2007), *C. hilariana* apresenta variação temporal da quantidade total de pigmentos fotossintetizantes e na razão clorofila a/b relacionados a regimes de estiagem alternados com regimes de precipitação do verão na restinga de Jurubatiba. Após quatro meses, a quantidade total dos pigmentos fotossintetizantes (clorofila a + b e carotenoides) diminuiu após os breves regimes de estiagem, porém a razão clorofila a/b aumentou. Ambos os resultados foram relacionados à fotodegradação

em função do aumento da radiação luminosa. Estes dados sugerem que a fotossíntese pode ser comprometida em situações de ausência de umidade relacionada com alta radiação solar, o que sugere que o aumento na fotossíntese não está relacionado apenas à quantidade de luz, mas sim, relacionada à integração entre a radiação e a disponibilidade hídrica da planta

No estudo da variação sazonal da planta CAM, *Acanthocereus tetragonus* em função da disponibilidade hídrica, RICALDE, *et al.* (2010), chega a resultados que reforçam a ideia de resposta a estes dois fatores integrados. O estudo ocorreu em três regiões caracterizadas por diferentes taxas de precipitação anual: 500mm, 700mm e 1000mm. Nas três regiões, os tecidos fotossintéticos apresentaram maiores valores de acidez durante a estação chuvosa. O aumento na acidez tissular em plantas CAM se relaciona com o aumento na absorção noturna de CO₂, o qual é convertido em ácido málico e estocado nos vacúolos durante a noite (NOBEL *et al.*, 1991). A diminuição da acidez do tecido em épocas de seca pode ser causada pelo aumento da temperatura à noite e a alta temperatura e maior déficit hídrico junto com aumento do fluxo diário de fótons no período diurno (CERVERA *et al.* 2007).

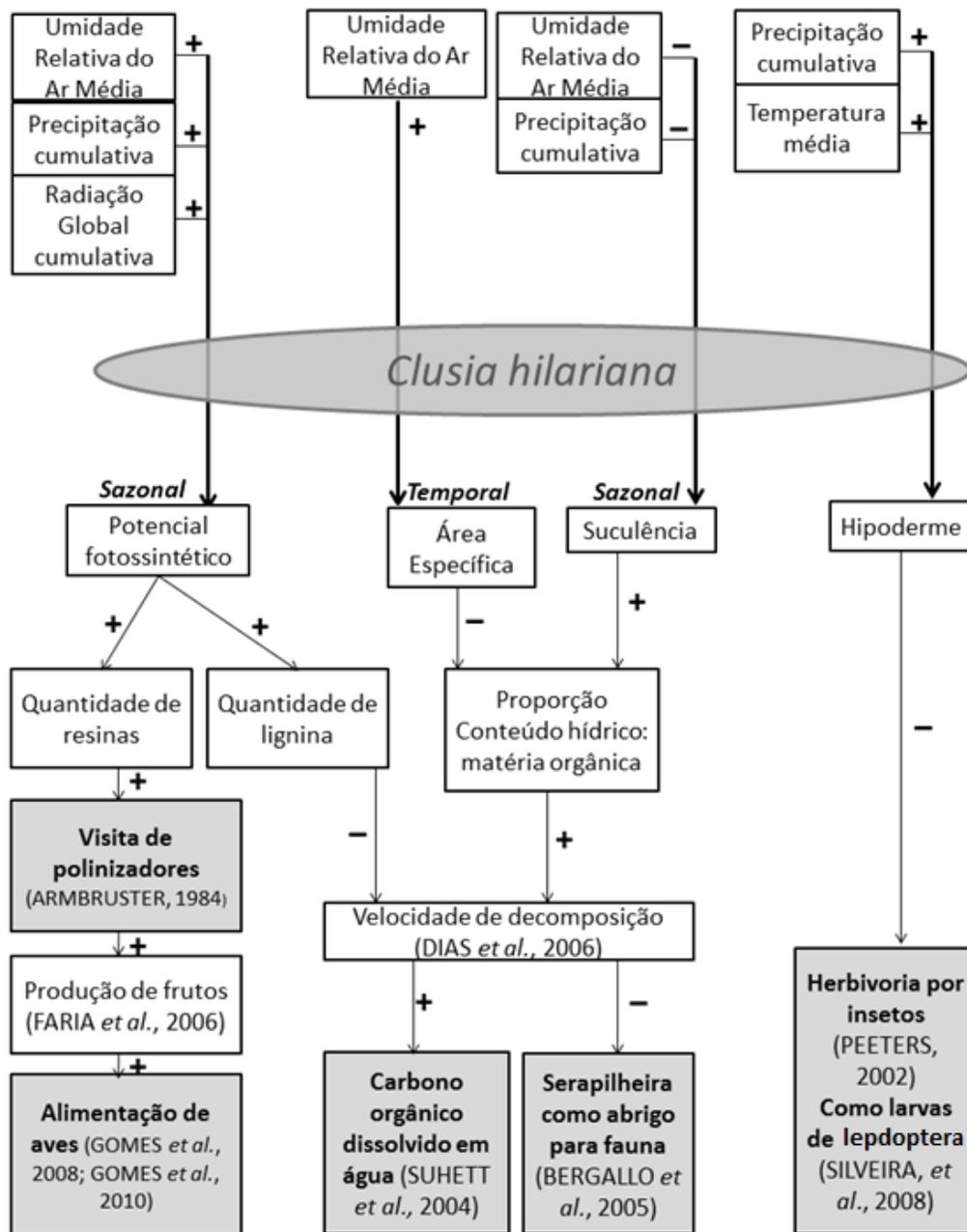
Assim, é reforçada a ideia de que plantas com CAM apresentam eficiência máxima da fotossíntese em situações de grande radiação solar integrado à disponibilidade hídrica. No caso da *C. hilariana*, a eficiência da fotossíntese apenas variou em resposta às condições climáticas em situações de luz moderada, eficiência a qual se mostrou maior nos verões de 2011/2012 e 2012/2013 caracterizados por alta radiação, temperatura e pluviosidade.

4.4 – Implicações ao ecossistema das respostas de Clusia hilariana às alterações climáticas no PARNA Jurubatiba.

As respostas de *C. hilariana* às alterações climáticas permitem propor diversas consequências ao ecossistema de restinga, as quais estão resumidas na Figura 28 e serão discutidas neste tópico. O verão quente e chuvoso foi o período em que a fotossíntese apresentou seu maior potencial, pois a melhor performance de CAM pressupõe alta

radiação integrado à alta disponibilidade hídrica, enquanto o inverno seco foi o período crítico para o metabolismo fotossintético da folha de *C. hilariana*. A fotossíntese, como processo precursor de toda síntese de matéria orgânica, originará, entre outros compostos,

Figura 28.Quadro esquemático sobre a resposta da folha de *Clusia hilariana* às variações climáticas no PNRJ ao longo do período de agosto de 2011 a fevereiro de 2013 e suas implicações ao ecossistema (quadros em destaque). Os sinais + e - indicam o tipo de correlação (positiva e negativa, respectivamente) entre os itens relacionados.



resinas florais e lignina. No caso de *C. hilariana*, as resinas são produzidas tanto nas flores masculinas e femininas e são importantes atrativos para abelhas fêmeas polinizadoras (ARMBRUSTER, 1984). FARIA *et al.*(2006) ao observar que *C. hilariana* apresenta pequena produção de frutos, propõe como explicação a pequena visitação de polinizadores. No verão, indivíduos de *C. hilariana* de ambos os sexos entram no período de floração (MACHADO, 2013). Portanto, na estação com maior incidência solar e maior precipitação, na qual o potencial fotossintético é maior, *C. hilariana* estará produzindo mais matéria orgânica, proporcionando maior reserva energética para a produção de flores e frutos, como também produzindo atrativos para polinizadores, permitindo a maior produção de frutos e aumentando as chances de ornitocoria.

Também nestas circunstâncias, a síntese de lignina e demais compostos orgânicos será maior. Indivíduos de *C. hilariana* do PNRJ apresentam folhas com alta razão C:N e Lignina/nutrientes, o que diminui a velocidade de decomposição da folha morta (SILVA, 1999; SILVA, 2003). Por consequência, a serrapilheira formada por folhas senescentes de *C. hilariana* apresenta grande tempo de permanência sobre o solo (DIAS *et al.*, 2006). Por um lado, a permanência da serrapilheira garante abrigo para a fauna local. Por outro lado, a lenta taxa de decomposição significa lenta taxa de ciclagem do carbono, o qual, ao ser carregado pela chuva, contribui fortemente com a quantidade de carbono orgânico dissolvido nos recursos hídricos da restinga (SUHETT *et al.*, 2004). Com a diminuição da disponibilidade hídrica, a folha de *C. hilariana* respondeu diminuindo a área específica e aumentando a suculência. Esta resposta também pode inferir na velocidade de decomposição: folhas produzidas dois meses após um período chuvoso característico do verão apresentarão maior quantidade de matéria seca, levando a menor velocidade de decomposição. Vale salientar que a planta responde ao estresse hídrico mais rapidamente com a variação da fotossíntese que com a variação da área específica e suculência.

Apesar de o foco principal do presente trabalho ser a correlação temporal entre parâmetros foliares e parâmetros climáticos, os parâmetros que não apresentaram variação temporal podem servir de subsídios para propor possíveis interações de *C. hilariana* com seu ecossistema. No presente trabalho, a hipoderme apresenta correlação

positiva com a precipitação cumulativa de dois ou três meses e com a temperatura média do mês anterior. PEETERS (2002) encontrou uma relação significativa entre a presença de uma hipoderme mais espessa e a menor densidade de insetos herbívoros de 18 espécies diferentes de plantas, sugerindo que, nos períodos em que a folha apresenta menor revestimento, mais facilmente os insetos conseguem se alimentar dos tecidos foliares. SILVEIRA *et al.* (2008) observou 14 espécies de lepidópteros herbívoros da folha de *C. hilariana*. Dentre estas, mostrou a variação da densidade das larvas das quatro espécies mais abundantes entre os anos de 2003 e 2005. Nos anos de 2004 e 2005, a densidade das larvas da espécie *Chloropaschia granitalis*, a mais abundante do estudo, apresentou-se menor no período entre fevereiro a abril e maior significativamente entre os meses de junho a agosto de 2004 e agosto e setembro de 2005. Esses resultados sugerem que *C. granitalis* apresenta menor densidade de larvas nas folhas de *C. hilariana* três meses após o período que se pressupõe mais chuvoso do ano nesta região (verão), que no presente estudo, corresponde ao período no qual a hipoderme apresentou maior espessura. Por outro lado, a densidade das mesmas larvas foi maior entre dois e três meses após o período que se pressupõe mais seco do ano (inverno), o qual a hipoderme apresentou menor espessura no presente trabalho. Desta forma, existem indícios de que *C. hilariana* disponibiliza mais recursos para insetos herbívoros como *C. granitalis* em períodos em que sua hipoderme está menor, característica que, por sua vez, varia sazonalmente com a disponibilidade hídrica do PARNA Jurubatiba.

5.0 – Conclusão e considerações finais

Foi possível concluir que a folha de *C. hilariana* apresenta variação temporal em caracteres foliares relacionados à fotossíntese e relações hídricas. Esta variação evidencia resposta de aclimatação às mudanças climáticas sazonais no PARNA Jurubatiba. Dessa forma, *C. hilariana* apresenta estratégias para que a sua fotossíntese se mantenha em níveis que não comprometa o desenvolvimento vegetal.

Em um ambiente com grande incidência luminosa sobre a vegetação, *C. hilariana* não é sensível a altos valores de radiação, mas sim a valores moderados, aos quais apresenta respostas. A fotossíntese de *C. hilariana* possui melhor performance no período do verão, o qual integra alta radiação e alta disponibilidade hídrica, e menor performance no período seco do inverno, o qual apresenta baixa disponibilidade hídrica e baixa radiação de forma integrada. A folha, contudo, responde a variações acumuladas em períodos, vigentes por meses como observado neste trabalho. Assim, a partir do estudo dos caracteres da folha de *C. hilariana*, pode-se deduzir as condições que o ambiente, no qual se encontra a planta, apresentava vigentes há dois ou três meses. Inversamente, conhecendo-se as condições climáticas acumuladas nos meses, pode-se esperar padrões de respastada folha de *C. hilariana*.

Numa perspectiva ecológica, as variações temporais nos caracteres foliares observados neste trabalho, podem ter implicações em aspectos relacionados à ciclagem de nutrientes e a interação com herbívoros. No primeiro caso, variações da área específica podem levar a taxas diferentes de decomposição foliar e por sua vez na entrada e estoque de nutrientes nos solos oligotróficos da restinga. No segundo caso variações da hipoderme podem levar padrões temporais de herbivoria de larvas de insetos e com isso ter implicações na dinâmica populacional dos mesmos. Além disso, a variação da fotossíntese pode levar a variação na produção de compostos atrativos a polinizadores, variando a produção de frutos e, portanto, a variação na disponibilidade de recursos energéticos para aves que promovem ornitocoria em *C. hilariana*. Entretanto para se estabelecer uma melhor correlação entre a dinâmica dos processos de aclimatação de *C. hilariana* e fatores biológicos e edáficos, mais estudos serão necessários.

A partir dos dados coletados é possível dar prosseguimento a análises, visando encontrar maiores detalhes dos processos de aclimatação, como a correlação entre os caracteres foliares estudados com o déficit de pressão de vapor de forma a compreender melhor a correlação da suculência e área específica com a umidade relativa do ar. Outro aspecto que pode ser ainda analisado diz respeito à razão entre a massa seca e massa fresca da folha, também encontrada na literatura para explicar o aumento da área específica sem o aumento da espessura foliar. Análises multivariadas podem ser adicionalmente feitas para se verificar a correlação integrada entre as condições climáticas e as variações dos caracteres foliares.

6.0 - Referências

- ARAUJO, M.G.; SYLVESTRE, L.S.; ARAUJO, D.S.D. 2004. Análise florística das pteridófitas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Botanica. Brasilica*, **18**(2): 271-280.
- ARAUJO, D.S.D.; SCARANO, F.R.; SÁ, C.F.C.; KURTZ, B.C.; ZALUAR, H.L.T.; MONTEZUMA, R.C.M. & OLIVEIRA, R.C. 1998. Comunidades Vegetais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. Pp. 39-62. In: F.A. Esteves (ed.). *Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé*. Rio de Janeiro. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- ARMBRUSTER, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany*, **71**: 1149–1160.
- BAILEY, S.; WALTERS, R.G.; JANSSON, S.; HORTON, P. 2001. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta*, **213**: 794-801.
- BERGALLO, H.G.; LUZ, J.L.; RAÍCES, D.S.; HATANO, F.H. MARTINS-HATANO, F. 2005. Habitat use by *Oryzomys subflavus* (Rodentia) in an Open Shrubland Formation in Restinga de Jurubatiba National Park, Rj, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **65**(4): 583-588.
- BLACK, T.A.; CHEN, W.J.; BARR, A.G.; ARAIN, M.A.; CHEN, Z.; NESIC, Z.; HOGG, E.H.; NEUMANN, H.H.; YANG, P.C. 2000. Increased carbon sequestration by boreal deciduous forest in years with a warm spring. *Geophysical Research Letters*, **27**(9): 1271-1274.
- BORLAND, A.M.; ZAMBRANO, V.A.B.; CEUSTERS, J.; SHORROCK, K. 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary

innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytologist*, **191**: 619–633.

CAVALIN, P.O.; MATTOS, E.A. 2007. Spatio-temporal variation of photosynthetic pigments in the CAM tree *Clusia hilariana* Schlechtendal associated with dry spells during the rainy season in southeastern Brazil. *Trees*, **21**: 671–675.

CERVERA, J.C.; ANDRADE, J.L.; GRAHAM, E.A.; DURÁN, R.; JACKSON, P.C.; SIMÁ, J.L.; 2007. Photosynthesis and optimal light microhabitats for rare cactus, *Mammillaria gaumeri*, in two tropical ecosystems. *Biotropica*, **39**:620–627.

CORREIA, C. M. B., 1998, *Estrutura de populações, associação entre quatro espécies chaves e formação de moitas em restinga de Clusia, no norte fluminense*. Dissertação de M. Sc., UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil.

DIAS, A. T. C., SCARANO, F. R., 2007, “*Clusia* as a nurse plant”. In: Lüttge, U. (ed), *Clusia a woody neotropical genus of remarkable plasticity and diversity*, Ecological Studies 194, pp. 55-72, Berlin, Springer-Verlag.

DIAS, A.T.C.; MATTOS, E.A.; VIEIRA, S.A.; AZEREDO, J.V.; SCARANO, F.R. 2006. Aboveground biomass stock of native woodland on a Brazilian sandy coastal plain: Estimates based on the dominant tree species. *Forest Ecology and Management*, **226**:364–367.

DIAS, A. T. C.; ZALUAR, H. T. L.; GANADE, G.; SCARANO, F. R. 2005. “Canopy composition influencing plant patch dynamics in a Brazilian sandy coastal plain”. *Journal of Tropical Ecology*, **21**: 343–347.

DUARTE H. M., JAKOVLJEVIC I., KAISER F., LÜTTGE U. (2005). Lateral diffusion of CO₂ in leaves of the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoë daigremontiana* Hametet Perrier. *Planta*, **220** (6): 809-816.

- FARIA, A.P.G.; MATAALLANA, G.; WENDT, T.; SCARANO, F.R. 2006. Low fruit set in the abundant dioecious tree *Clusia hilariana* (Clusiaceae) in a Brazilian resting *Flora*, **201**: 606–611.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*. **990**: 87–92.
- GOMES, V.S.M.; BUCKERIDGE, M.S.; SILVA, C.O.; SCARANO, F.R.; ARAUJO, D.S.D.; ALVES, M.A.S. 2010. Availability peak of caloric fruits coincides with energy-demanding seasons for resident and non-breeding birds in Restinga, an ecosystem related to the Atlantic forest, Brazil. *Flora*, 205(10): 647-655.
- GOMES, V.S.M.; CORREIA, M.C.R.; DE LIMA, H.A.; ALVES, M.A.S. 2008. Potential role of frugivorous birds (Passeriformes) on seed dispersal of six plant species in a Restinga habitat, southeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 56(1): 205-16.
- GRIFFITHS, H.; ROBE, E.W.; GIRNUS, J.; MAXWELL, K. 2008. Leaf succulence determines the interplay between carboxylase systems and light use during Crassulacean acid metabolism in *Kalanchoë* species. *Journal of Experimental Botany*, **59**(7): 1851–1861.
- KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. 1. ed. Rio de Janeiro: Universidade Rural.
- LEINONEN, I.; KRAMER, K. 2002. Applications of phenological models to predict the future carbon sequestration potential of boreal forests. *Climatic Change*, **55**(1-2): 99-113.
- LI, Y.; JOHNSON, D.A.; SU, Y.; CUI, J.; ZHANG, T. 2005. Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **46**: 129-134.

- LIU, F.; STÜTZEL, H. 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae*, **102**(1): 15–27.
- LÜTTGE, U. (2007). Photosynthesis. In: LÜTTGE, U. (ed), *Clusia* a woody neotropical genus of remarkable plasticity and diversity, *Ecological Studies 194*, pp. 135-186, Berlin, Springer-Verlag.
- MACHADO, N.C. 2013. Aspectos fenológicos de espécies arbóreas e arbustivas em formação aberta de *Clusia* e *Ericaceae* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Carapebus, Rio de Janeiro, Brasil. i-vi + 80 páginas. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- MARTIN, C.E.; HSU, R.(C.-C.); LIN, T.-C. 2009. The relationship between CAM and leaf succulence in two epiphytic vines, *Hoya carnososa* and *Dischidia formosana* (Asclepiadaceae), in a subtropical rainforest in northeastern Taiwan. *Photosynthetica*, **47**(3): 445-450.
- MARTINS, R.L. 2007. Ecologia da polinização e variabilidade genética de *Clusia hilariana* Schltdl. (Clusiaceae), uma espécie-chave de vegetação de restinga (Rio de Janeiro). xviii, 122p. (Instituto de Biologia/UFRJ, Dr., Ecologia.)
- MAXWELL, K.; VON CAEMMERER, S.; EVANS, J.R. 1997. Is a low internal conductance to CO₂ diffusion a consequence of succulence in plants with crassulacean acid metabolism? *Australian Journal of Plant Physiology*, **24**: 777–786.
- MIER, P.; KRUIJT, B.; BROADMEADOW, M.; BARBOSA, E.; KULL, O.; CARSWELL, F.; NOBRE, A.; JARVIS, P.G. 2002. Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. *Plant Cell Environ*, **25**(3): 343–357.

- MILLA, R.; REICH, P.B.; NIINEMETS, Ü.; CASTRO-DÍEZ, P. 2008. Environmental and developmental controls on specific leaf area are little modified by leaf allometry. *Functional Ecology*, **22**: 565–576.
- MYNENI, R.B.; KEELING, C.D.; TUCKER, C.J.; ASRAR, G.; NEMANI, R.R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981-1991. *Nature*, **986**: 698-702.
- MONTEZUMA, R.C.M. & ARAUJO, D.S. 2007 Estrutura da vegetação de uma restinga arbustiva inundável no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro. *Pesquisa Botânica*. **58**: 157-176.
- NAUTIYAL, P.C.; RACHAPUTI, N.R.; JOSHI, Y.C. 2002. Moisture-deficit-induced changes in leaf-water content, leaf carbon Exchange rate and biomass production in groundnut cultivars differing in specific leaf area. *Field Crops Research*, **74**: 67-79.
- NELSON, E.A.; SAGE, R. 2008. Functional constraints of CAM leaf anatomy: tight cell packing is associated with increased CAM function across a gradient of CAM expression. *Journal of Experimental Botany*, **59**: 1841–1850.
- NOBEL, P.S.; LOIK, M.E.; MEYER, R.W. 1991. Microhabitat and dial tissue acidity changes for two sympatric cactus species differing in growth habitat. *Journal of Ecology*, **79**: 167–182.
- OSMOND, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology*. **29**: 379-414
- PEETERS, P.J. 2002. Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds. *Biological Journal of the Linnean Society*, **77**: 43-65.
- POLLET, B.; STEPPE, K.; DAMBRE, P.; VAN LABEKE, M.C.; LEMEURE, R. 2010. Seasonal variation of photosynthesis and photosynthetic efficiency in *Phalaenopsis*. *Photosynthetica*, **48**(4): 580-588.

- POORTER, L.; ROZENDAAL, D.M.A.; 2008. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, **158**(1): 35–46.
- RAVEN, P.H.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. 2001. *Biologia vegetal*. 906p. 6 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- RICALDE, M.F.; ANDRADE, J.L.; DURÁN, R.; DUPUY, J.M.; SIMÁ, J.L.; US-SANTAMARÍA, R.; SANTIAGO, L.S. 2010. Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*, **164**: 871–880.
- RICKLEFS, R.E. 2010. *A Economia da Natureza*. 6.ed., Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- R CORE TEAM. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- RASBAND, W.S. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2014.
- RODRIGUES, M.A.; MATIZ, A.; CRUZ, A.B.; MATSUMURA, A.T.; TAKAHASHI, C.A.; HAMACHI, L.; FÉLIX, L.M.; PEREIRA, P.N.; LATANSIO-AIDAR, S.R.; AIDAR, M.P.M.; DEMARCO, D.; FRESCHI, L.; MERCIER, H.; KERBAUY, G.B. 2013. Spatial patterns of photosynthesis in thin- and thick-leaved epiphytic orchids: unraveling C3–CAM plasticity in an organ-compartmented way. *Annals of Botany*, **112**: 17–29.
- RSTUDIO. 2013. *Integrated development environment for R (Version 0.96.501) [Computer software]*. Boston, MA. Retrieved May 20, 2012. Disponível em <http://www.rstudio.org/>
- SCARANO, F. R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. *Annals of Botany*, **90**: 517–524.

- SUHETT, A.L., MACCORD, F., AMADO, A.M., FARJALLA, V.F., ESTEVES, F.A., 2004 Photodegradation of dissolved organic carbon in humic coastal lagoons (RJ, Brazil). *In: Martin-Neto, L., Milori, D.M.B.P., Silva, W.T.L. (Eds.), Humic substances and soil and water environment. Proceedings of the 12th International Meeting of IHSS, São Pedro, pp. 61–63.*
- SCHREIBER, U. & BILGER, W. 1993. Progress in chlorophyll-fluorescence research: major developments during the past years in retrospect. *Progress in Botany*. **54**:151-173.
- SILVA, A.P. 2003. Solos e produção de serrapilheira em moitas no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes, RJ.
- SILVA, B.A.O. 1999. Mosaicos Nutricionais na Interrelação Vegetação/Solos/Termiteiros em um Ecossistema de Restinga – Formação Aberta de Ericácea, RJ. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, SP.
- SILVEIRA, V.R.; MONTEIRO, R.F.; MACEDO, M.V. 2008. Larvas de insetos associadas à *Clusia hilariana* Schldt. (Clusiaceae) na Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **52**(1): 57-61.
- SILVERA, K.; NEUBIG, K.M.; WHITTEN, W. M.; WILLIAMS.N.H.; WINTER, K.; CUSHMAN, J.C.; 2010. Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. *Functional Plant Biology*, **37**: 995–1010.
- SUGIYAMA, S. 2005. Developmental basis of interspecific differences in leaf size and specific leaf area among C3 grass species. *Functional ecology*, **19**(6): 916-924
- SUGUIO, K. & MARTIN, L. 1990. Geomorfologia das restingas, *In: ACIESP, Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul-Sudeste Brasileira, II, Águas de Lindóia. Publicação ACIESP, n.71, v.3, pp.185-205.*

- VENDRAMINI, F.; DÍAZ, S.; GURVICH, D.E.; WILSON, P.J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J.G. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, **154**: 147–157.
- VILE, D.; GARNIER, É.; SHIPLEY, B.; LAURENT, G.; NAVAS, M.L.; ROUMET, C.; LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; HODGSON, J.G.; LLORET, F.; MIDGLEY, G.F.; POORTER, H.; RUTHERFORD, M.C.; WILSON, P.J.; WRIGHT, I.J.; 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, **96**(6): 1129–1136.
- WHITTAKER, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*. 2.ed., MacMillan, Nova Iorque.
- WILLIAMS N.H.; Chase, M.W.; Fulcher, T.; Whitten, W.M.; 2001. Molecular systematics of the Oncidiinae based on evidence from four DNA sequence regions: expanded circumscription of *Cyrtorchilum*, *Erycina*, *Otoglossum*, and *Trichocentrum* and a new genus (Orchidaceae). *Lindleyana*, **16**: 113–139.
- ZALUAR, H. T. L., 2002, *Dinâmica da vegetação em restingas abertas fluminenses: uma aproximação através da interação entre plantas*. Tese de D. Sc., UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil.
- ZALUAR, H. T. L., SCARANO, F. R., 2000, “Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais”. *In*: Esteves, F.A., Lacerda, L.D. (Eds), *Ecologia de restingas e lagoas costeiras*, pp. 3-23, Rio de Janeiro, Nupem-UFRJ.

7.0 – Anexos

Anexo 1. Dados Climáticos da Estação Meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia localizada no Parque Aeroporto – Macaé-RJ, obtidos entre os períodos de maio/2011 a janeiro/13. Precipitação mensal acumulada e radiação global total por mês.

| Meses | Precipitação (mm) | Umidade Relativa do ar média (%) | Radiação (KJ/m ²) | Temperatura média (°C) |
|--------|----------------------|--|----------------------------------|---------------------------|
| Mai/11 | 70 | 80,0 | 406986 | 21,1 |
| Jun/11 | 198 | 77,2 | 403486 | 23,1 |
| Jul/11 | 98 | 74,4 | 450588 | 23,6 |
| Ago/11 | 52 | 76,6 | 483237 | 21,7 |
| Set/11 | 39 | 74,0 | 501235 | 20,7 |
| Out/11 | 138 | 80,3 | 533117 | 22,5 |
| Nov/11 | 130 | 80,0 | 559359 | 22,1 |
| Dez/11 | 125 | 82,9 | 529162 | 24,0 |
| Jan/12 | 381 | 82,8 | 621619 | 24,2 |
| Fev/12 | 2 | 75,7 | 763940 | 25,5 |
| Mar/12 | 106 | 79,3 | 617660 | 24,9 |
| Abr/12 | 33 | 80,8 | 476743 | 24,5 |
| Mai/12 | 174 | 83,1 | 400727 | 21,3 |
| Jun/12 | 213 | 82,8 | 360604 | 22,2 |
| Jul/12 | 25 | 78,9 | 431733 | 21,2 |
| Ago/12 | 71 | 80,6 | 500719 | 20,8 |
| Set/12 | 29 | 74,4 | 573309 | 21,7 |
| Out/12 | 32 | 75,1 | 674586 | 23,7 |
| Nov/12 | 118 | 85,5 | 451904 | 23,3 |
| Dez/12 | 118 | 78,3 | 820120 | 26,9 |
| Jan/13 | 291 | 81,5 | 618825 | 25,3 |

Anexo 2. Média e desvio padrão de parâmetros estruturais foliares obtidos a partir de medições em 10 indivíduos de *C. hilariana* no Parque Nacional Restinga de Jurubatiba.

| | A. Esp.(m ² /Kg) | Suc.(Kg/m ²) | T. Máximo(g) |
|--------|-----------------------------|--------------------------|-------------------|
| Ago/11 | 3,47 ±0,31 | 0,97 ±0,05 | 0,29 ±0,02 |
| Out/11 | 3,34 ±0,20 | 0,99 ±0,03 | 0,30 ±0,01 |
| Dez/11 | 3,65 ±0,30 | 1,00 ±0,07 | 0,30 ±0,02 |
| Mar/12 | 3,76 ±0,40 | 0,95 ±0,05 | 0,28 ±0,02 |
| Mai/12 | 3,82 ±0,19 | 0,94 ±0,05 | 0,28 ±0,01 |
| Jul/12 | 3,91 ±0,32 | 0,93 ±0,05 | 0,28 ±0,01 |
| Set/12 | 3,86 ±0,26 | 0,99 ±0,09 | 0,30 ±0,03 |
| Dez/12 | 3,48 ±0,38 | 0,96 ±0,08 | 0,30 ±0,02 |
| Fev/12 | 3,37 ±0,38 | 0,93 ±0,07 | 0,30 ±0,02 |

Anexo 3. Média e desvio padrão da espessura das células epidérmicas, das cutículas e da hipoderme (μm) obtidos a partir de medições de 10 indivíduos de *C. hilariana* no Parque Nacional Restinga de Jurubatiba.

| | Cél. Epiderme adaxial | Cutícula adaxial | Hipoderme | Cél. Epiderme Abaxial | Cutícula Adaxial |
|---------------|----------------------------------|-----------------------------|--------------------|----------------------------------|-----------------------------|
| Ago/11 | 17 ± 1 | 11 ± 2 | 50 ± 5 | 13 ± 1 | 10 ± 1 |
| Out/11 | 17 ± 2 | 12 ± 2 | 48 ± 9 | 12 ± 2 | 10 ± 1 |
| Dez/11 | 17 ± 1 | 13 ± 2 | 53 ± 10 | 14 ± 1 | 10 ± 1 |
| Mar/12 | 16 ± 2 | 12 ± 3 | 52 ± 18 | 14 ± 1 | 10 ± 1 |
| Mai/12 | 17 ± 1 | 13 ± 1 | 55 ± 13 | 14 ± 1 | 11 ± 1 |
| Jul/12 | 17 ± 1 | 14 ± 3 | 54 ± 10 | 15 ± 2 | 9 ± 1 |
| Set/12 | 18 ± 2 | 13 ± 3 | 48 ± 9 | 13 ± 2 | 10 ± 2 |
| Dez/12 | 17 ± 2 | 16 ± 2 | 51 ± 12 | 14 ± 1 | 11 ± 1 |
| Fev/12 | 17 ± 2 | 16 ± 3 | 52 ± 12 | 14 ± 1 | 10 ± 1 |

Anexo 4. Média e desvio padrão da espessura do clorênquima: Parênquimas Paliçádico e Lacunoso (μm) obtidos a partir de medições em 10 indivíduos de *C. hilariana* no Parque Nacional Restinga de Jurubatiba.

| | Parênquima Paliçádico | Parênquima Lacunoso | Parênquima (total) |
|---------------|------------------------------|----------------------------|---------------------------|
| Ago/11 | 623 ± 73 | 595 ± 50 | 1218 ± 123 |
| Out/11 | 634 ± 86 | 605 ± 51 | 1239 ± 137 |
| Dez/11 | 659 ± 99 | 605 ± 55 | 1264 ± 153 |
| Mar/12 | 646 ± 67 | 579 ± 47 | 1225 ± 114 |
| Mai/12 | 646 ± 56 | 584 ± 43 | 1231 ± 99 |
| Jul/12 | 607 ± 56 | 603 ± 68 | 1210 ± 123 |
| Set/12 | 692 ± 72 | 575 ± 52 | 1266 ± 124 |
| Dez/12 | 619 ± 42 | 570 ± 52 | 1190 ± 94 |
| Fev/12 | 697 ± 95 | 563 ± 67 | 1260 ± 161 |

Anexo 5. Média e desvio padrão de valores da eficiência quântica efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) e da estimativa da taxa de transporte de elétrons (ETR) e em condição de pouca luz (PAR = 300 $\mu\text{mol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$) e muita luz (PAR = 2000 $\mu\text{mol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$) obtidos por curvas de resposta rápida à luz pela fluorometria PAM. Valores da eficiência quântica fotossintética potencial (F_v/F_m) após cerca de uma hora de adaptação ao escuro também são fornecidos.

| Meses | $\Delta F/F_m'$ | | ETR | | | | F_v/F_m (máximo) | | |
|---------------|-----------------|-------------|--------------|------------|-------------|-------------|-----------------------|------------|---------------|
| | (PAR = 300) | (PAR = 300) | (PAR=300) | (PAR=2000) | (PAR=300) | (PAR=2000) | | | |
| Ago/11 | 0,483 | $\pm 0,075$ | 0,352 | $\pm 0,08$ | 60,5 | $\pm 10,00$ | 292,4 | $\pm 73,2$ | 0,7226 |
| Out/11 | 0,597 | $\pm 0,038$ | 0,418 | $\pm 0,06$ | 78,6 | $\pm 5,32$ | 360,4 | $\pm 47,7$ | 0,772 |
| Dez/11 | 0,678 | $\pm 0,025$ | 0,453 | $\pm 0,04$ | 91,5 | $\pm 3,57$ | 386,8 | $\pm 29,8$ | 0,8043 |
| Mar/12 | 0,561 | $\pm 0,067$ | 0,403 | $\pm 0,06$ | 74,5 | $\pm 10,5$ | 334,6 | $\pm 49,5$ | 0,7012 |
| Mai/12 | 0,598 | $\pm 0,026$ | 0,385 | $\pm 0,10$ | 78,4 | $\pm 3,72$ | 322,7 | $\pm 72,0$ | 0,762 |
| Jul/12 | 0,572 | $\pm 0,043$ | 0,445 | $\pm 0,05$ | 76,5 | $\pm 7,17$ | 369,7 | $\pm 35,8$ | 0,7324 |
| Set/12 | 0,568 | $\pm 0,051$ | 0,386 | $\pm 0,06$ | 71,6 | $\pm 7,68$ | 333,1 | $\pm 51,3$ | 0,7442 |
| Dez/12 | 0,661 | $\pm 0,051$ | 0,471 | $\pm 0,07$ | 81,6 | $\pm 5,85$ | 405,4 | $\pm 53,5$ | 0,7932 |
| Fev/12 | 0,621 | $\pm 0,070$ | 0,458 | $\pm 0,06$ | 77,8 | $\pm 11,40$ | 373,6 | $\pm 38,6$ | 0,7953 |