



ARQUITETURA DE COPA COMO ADAPTAÇÃO AO ESTRESSE LUMINOSO

Adriano Affonso Mariscal, Fernando Martins Couto, Mariana Esther Lapate & Suzana Diniz

INTRODUÇÃO

A taxa fotossintética das plantas aumenta proporcionalmente à intensidade luminosa até certo limite, a partir do qual o sistema encontra-se saturado e qualquer incremento na quantidade de luz incidente não é acompanhado do aumento na taxa fotossintética (Lüttge 1997). Altos níveis de energia no sistema fotossintético podem provocar a fotoinibição, o que leva a um decréscimo na taxa de fixação de carbono (Larcher 1984).

A intensidade da luz também está diretamente relacionada à perda de água, uma vez que a temperatura das folhas, que aumenta em decorrência da absorção da energia solar, é controlada pela evaporação da água (Harper 1990). Em ambientes com alta intensidade luminosa e baixa disponibilidade de água, as plantas devem ser capazes de balancear as suas necessidades fisiológicas com o estresse luminoso e hídrico ao qual estão sujeitas ou possuir adaptações morfológicas que diminuam ou mesmo evitem os efeitos do excesso da radiação solar.

Plantas encontradas em ambientes muito iluminados têm maior quantidade de tricomas na superfície foliar que plantas presentes em locais com baixa incidência de luz, assim como maior espessura da folha e menor superfície fotossintética (Briggs & Walters 1997). A redução do ângulo de incidência dos raios solares sobre a superfície da folha diminui o seu aquecimento ao reduzir a quantidade de raios que atingem diretamente o limbo (Begon *et al.* 2006). Copas compostas por folhas com esse tipo de orientação apresentam arquitetura denominada cônica.

Considerando que a copa cônica diminui a incidência de luz na superfície fotossintética das folhas, deve haver uma diferença na ocorrência de espécies com copas cônicas em função da intensidade luminosa. Testamos se essa arquitetura de copa é mais comum em ambientes com alta luminosidade do que em ambientes sombreados. Esperamos encontrar maior frequência de espécies com copa cônica em fisionomias abertas onde há incidência direta de

luz em relação ao sub-bosque de uma floresta fechada.

MATERIAIS & MÉTODOS

Amostramos dois ambientes de vegetação de restinga com diferentes incidências luminosas na Ilha do Cardoso. O ambiente com alta luminosidade amostrado foi uma restinga arbustiva localizada no ambiente de dunas próxima ao núcleo Perequê e caracterizada por um estrato herbáceo predominante com a presença de poucos indivíduos lenhosos de aproximadamente 2 a 3 m de altura. O ambiente sombreado escolhido foi a floresta baixa de restinga da Trilha do Pesquisador, com uma fisionomia florestal na qual o dossel contínuo mantém baixa luminosidade no sub-bosque.

Em ambos os ambientes, percorremos trilhas por 2 h à procura de espécies de plantas com altura entre 0,5 e 3 m localizadas a até 2 m de distância da trilha. Com isso, amostramos as espécies mais comuns desses locais, uma vez que a probabilidade de detecção de uma espécie é uma função de sua abundância (Ricklefs & Schluter 1993).

Estimamos visualmente a porcentagem das folhas do indivíduo encontrado que tinham ângulos maiores que 30° em relação ao solo para classificar as copas das espécies encontradas em cônicas ou não-cônicas. No caso de dúvida na estimativa visual, utilizamos um clinômetro para medir a inclinação de todas as folhas de um ramo, escolhido assistematicamente e, dessa forma, determinarmos a proporção de folhas que atendiam ao critério de inclusão. Consideramos cônicas as copas que continham mais de 80% das folhas com essa angulação e não-cônicas aquelas que não se enquadravam nesse critério. Esse critério foi baseado na composição de copa observada na espécie *Rapanea parvifolia*, que possui arquitetura tipicamente cônica (A.A. Oliveira com. pess.).

Para testar se a presença de copa cônica é independente filogeneticamente, calculamos a média das distâncias filogenéticas par-a-par (Webb 2000) das espécies com essa arquitetura de copa.

Comparamos, então, essa média com a média das distâncias filogenéticas do modelo nulo, que representa as situações nas quais a distribuição do caráter copa cônica não é estruturada filogeneticamente. Se a média das distâncias filogenéticas entre as espécies com copa cônica for menor que a média das distâncias do modelo nulo, há estrutura filogenética dessa característica. Se a média não diferir, então essa arquitetura de copa ocorre independentemente do grau de parentesco entre as espécies, e elas representam amostras independentes para a ocorrência de copa cônica no ambiente.

A distância filogenética de cada par de espécies é a soma do número de nós que separa os dois táxons em uma filogenia (Webb 2000). Como os táxons terminais da hipótese filogenética disponível (APG II 2003) eram as ordens de Angiospermas, calculamos a distância entre as ordens das espécies coletadas foi calculada contando-se os nós da filogenia. Para calcular a distância entre os níveis taxonômicos menos inclusivos do que o ordem (*e.g.*, família, gênero e espécie), somamos o número destes níveis que diferiam entre as espécies, como um nó de distância. Dessa forma, somava-se 1 se as espécies pertenciam ao mesmo gênero; 2 se elas pertenciam à mesma família, mas a gêneros diferentes; e 3 se elas pertenciam a famílias diferentes. Para gerar o modelo nulo, realizamos 1000 reamostragens (n = número de espécies com copa cônica encontradas), tomando como universo todas as espécies registradas, e calculamos a média das distâncias filogenéticas de todas as reamostragens. Utilizamos o programa R (R Development Core Team 2008) para construir os modelos nulos e comparar as médias das distâncias filogenéticas. Testamos as diferenças de frequências de ocorrência de copa cônica nas espécies amostradas em cada ambiente por meio do teste exato de Fisher.

RESULTADOS

Não houve diferença entre a média das distâncias filogenéticas das espécies com copa cônica observadas e a média dos modelos nulos (média observada = 7,54; média dos modelos nulos = 9,42; $p = 0,085$). Assim, as espécies com copa cônica podem ser consideradas amostras independentes.

Amostramos 81 espécies de árvores nos dois ambientes estudados. Na restinga arbustiva, mais da metade das espécies apresentou copa cônica, e na floresta baixa de restinga, não encontramos nenhuma espécie com essa arquitetura de copa (Tabela 1). A frequência relativa de ocorrência de

espécies com copa cônica na restinga arbustiva foi de 0,61, maior que a frequência de espécies com copas não-cônicas neste mesmo ambiente (0,39) (teste exato de Fisher: $p < 0,001$).

Dentre as 12 espécies encontradas nos dois ambientes, seis apresentaram copa cônica na restinga arbustiva, mas copa não-cônica na floresta baixa de restinga (*Abarema brachystachya*, *Calophyllum brasiliensis*, *Clusia criuva*, *Erythroxylum ampliflorum*, *Guapira opposita* e *Sifoneugena guilfoyleiana*). As seis espécies restantes tinham copas não-cônicas tanto na restinga arbustiva quanto na floresta baixa de restinga.

Tabela 1. Número de espécies com copas cônicas e não-cônicas amostradas nos ambientes de restinga arbustiva e floresta baixa de restinga na Ilha do Cardoso.

Ambiente	Copa cônica	Copa não-cônica	Total
Restinga arbustiva	19	12	31
Floresta baixa de restinga	0	62	62
Total	19	74	81

DISCUSSÃO

Como esperado, dentre as espécies mais comuns de plantas que ocorrem na restinga, espécies com copas cônicas foram mais frequentes na restinga arbustiva do que na floresta baixa de restinga. O fato de diversos grupos filogenéticos apresentarem a mesma característica pode indicar que a luminosidade é uma pressão seletiva forte e que a arquitetura de copa cônica é uma convergência adaptativa. Portanto, na restinga arbustiva estudada deve haver seleção para a ocorrência de espécies que apresentem características, como a copa cônica, que amenizem os efeitos negativos da irradiação solar excessiva.

Ao mesmo tempo em que plantas com arquitetura cônica são favorecidas em ambientes com alta luminosidade pela menor incidência direta de luz nas folhas, a captação de luz em áreas mais sombreadas pode ser limitada por essa disposição das folhas. A ausência de plantas com copa cônica no sub-bosque da restinga mais sombreada é um indicativo dessa limitação. Um padrão semelhante também poderia ser encontrado ao testar a presença e a ausência de plantas com copa cônica ao longo de um gradiente vertical de luz na floresta baixa de restinga. Espécies arbóreas do estrato superior de uma mata (*i.e.*, o dossel) estão sujeitas a uma incidência luminosa mais intensa do que as espécies em estratos inferiores como o sub-bosque, por exemplo (Lüttge 1997). Logo, é esperado que

espécies dos estratos superiores apresentem copas cônicas, enquanto que espécies dos estratos inferiores apresentem copas não-cônicas.

A ocorrência de copa cônica em determinadas espécies em função do ambiente no qual elas se encontram pode indicar que a arquitetura de copa é uma característica plástica, pelo menos para essas espécies. Contudo, não podemos descartar que a presença de indivíduos da mesma espécie com copa cônica e não-cônica pode ser resultante de um polimorfismo das populações dessas espécies. A exposição de clones de indivíduos das espécies que apresentaram copas cônicas a diferentes intensidades luminosas pode esclarecer qual o mecanismo que define a presença de copa cônica. Se indivíduos com o mesmo genótipo apresentarem ou não copas cônicas em função da intensidade de radiação solar, a arquitetura de copa seria uma plasticidade fenotípica. Se a presença de copa cônica estiver restrita a linhagens de clones, independentemente do ambiente, deve ser um polimorfismo genético.

Espécies que só apresentassem copa cônica, independentemente do ambiente, teriam limitações fisiológicas no interior de matas fechadas pelo déficit na captura de luz. Espécies não-cônicas e carentes de mecanismos de proteção contra estresse luminoso, por sua vez, não suportariam o excesso de radiação em ambientes como a restinga arbustiva, clareiras ou bordas de mata. Portanto, as espécies com plasticidade fenotípica para a presença de copa cônica devem apresentar uma vantagem sobre espécies menos plásticas em relação à diversidade de ambientes que podem ser ocupados.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Alexandre Adalardo pela orientação e auxílio no cálculo das distâncias filogenéticas e ao Selmo pela identificação das espécies vegetais em campo.

REFERÊNCIAS

APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of Linnean Society* 141: 399-436.

Begon M., Townsend C.R. & Harper J.L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.

Briggs D. & Walters S.M. 1997. *Plant variation and evolution*. Cambridge University Press, New York.

Harper J.L. 1990. *Population biology of plants*. Academic Press, San Diego.

Larcher W. 1984. *Ecofisiologia vegetal*. Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart.

Lüttge U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag, Heidelberg.

R Development Core Team. 2008. *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>.

Ricklefs R.E. & Schluter D. 1993. *Species diversity in ecological communities*. The University of Chicago Press, London.

Souza V. C. & Capellari-Jr L. 2004. A vegetação das dunas e restingas da estação ecológica Juréia-Itatins In: *Estação Ecológica Juréia – Itatins, ambiente físico, flora e fauna* (O.A.V. Marques & W. Duleba). Holos Editora, Ribeirão Preto.

Webb C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist* 156: 145-155.

Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A. & Donoghue M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecological and Systematics* 33: 475-505.

Orientador: Alexandre A. Oliveira