



ESTUDO DA ARQUITETURA DO RAMO E SUA INFLUÊNCIA NA INTERCEPTAÇÃO LUMINOSA EM UMA ESPÉCIE DO GÊNERO *AEGIPHILA* (LAMIACEAE) NO PARQUE ESTADUAL DO JUQUERY - SP

O. Pocius

B.C. Arenque; A.P. Souza; S.T. Meirelles

1 - O. Pocius/S.T. Meirelles Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Rua do Matão, Travessa 14 nº 321, Cidade Universitária, 05508 - 900, São Paulo, Brasil.2 - B.C. Arenque/A.P. Souza Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Rua do Matão, nº 277, Cidade Universitária, 05508 - 900, São Paulo, Brasil.olidanpocius@usp.com.br

INTRODUÇÃO

A radiação solar é responsável por influenciar os processos fotossintéticos das plantas, a temperatura foliar, o balanço hídrico da folha e diversos outros processos fisiológicos. Em ambientes como o Cerrado, os quais apresentam fisionomia predominantemente aberta, o excesso de luz pode diminuir a eficiência da fotossíntese, sendo esperado que, nestas condições, a maioria das plantas apresente níveis variáveis de fotoinibição ao longo do dia. As altas taxas de interceptação de luz podem elevar a temperatura da folha a níveis críticos, especialmente quando associadas a condições de déficit hídrico inerente a este bioma. Nestes locais, as plantas podem seguir duas estratégias que não são mutuamente exclusivas. A primeira delas (a mais descrita e estudada nos últimos vinte anos) é a fotoproteção fisiológica, que ocorre em situações onde a luz em excesso é desviada do aparato fotossintético por vias de dissipação não fotoquímicas (calor e fluorescência da clorofila). A outra estratégia é a fotoproteção estrutural, na qual as plantas conseguem evitar altos níveis de radiação, diminuindo a área foliar diretamente exposta ao sol (Valladares & Pugnaire, 1999).

O padrão de distribuição e arranjo das folhas é fundamental para evitar altos índices de irradiância, seja pela existência de uma copa densa, por modificações nos ângulos referentes às superfícies fotossintéticas, ou ainda pela combinação desses dois fatores, que atuam modulando os processos de fotoproteção e ganho de carbono da planta. Por exemplo, ângulos foliares mais inclinados favorecem maiores taxas de interceptação de luz nos horários de ângulos solares mais baixos (manhã e tarde), garantindo os processos de assimilação fotossintética e evitando a radiação excessiva de ângulos solares mais altos (meio - dia) (Falster & Westoby, 2003). Mecanismos estruturais de fotoproteção também estão relacionados a determinadas orientações az-

imutais e tipos diferenciados de filotaxia, principalmente das folhas que, em plantas de ambientes abertos, tendem a promover níveis mais altos de auto sombreamento quando comparados a plantas de locais sombreados. Estudos recentes tem mostrado que características morfoestruturais estão associadas a fotoproteção tanto no nível foliar, quanto nos ramos e no interior da copa, evidenciando a natureza complexa e integrada da regulação do uso da luz pelas plantas (Percy *et al.*, 2005; Valladares & Niinemets, 2007). Neste contexto a investigação da variação de atributos morfoestruturais relacionados ao uso da luz pela planta se justifica por proporcionar uma melhoria na qualidade de modelos que pretendam fazer predições acerca do balanço de carbono não apenas no nível foliar, mas naquele do indivíduo integrado. Desta maneira, o presente trabalho pretende investigar se, nos ramos de *Aegiphila* sp., o arranjo arquitetônico é coerente com aquele esperado para plantas em ambientes de alta irradiância.

OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho é descrever os arranjos morfoestruturais e arquitetônicos presentes nos ramos individuais de *Aegiphila* sp. e discutir as relações destes com a interceptação luminosa.

MATERIAL E MÉTODOS

Material e Local de Estudo

Aegiphila é um gênero de distribuição principalmente Neotropical. Apesar de sua área de ocorrência abranger uma grande variedade de climas e relevos, as regiões que apresentam alta diversidade caracterizam - se por serem grandes florestas úmidas (França, 2003). A espécie estudada, ainda não corretamente identificada no nível de

espécie (denominada aqui *Aegiphila* sp.), é aparentemente uma das poucas deste gênero que ocorre em formações abertas tais como os campos sujos do Cerrado. No Parque Estadual do Juquery (23°20'42" Sul, 46°42'05" Oeste, 835 metros de altitude), único remanescente de Cerrado na Região Metropolitana de São Paulo, indivíduos desta espécie podem ser esparsamente encontrados nos campos sujos do topo de morro. Nestas condições tais indivíduos apresentam poucos ou um único ramo, na maior parte das vezes orientado verticalmente, no qual folhas sésseis, de limbo circular e côncavo (semelhantes a calotas onde a superfície interna corresponde a adaxial), estão aproximadamente arranjadas em filotaxia oposta decussada.

Coleta de Dados

A coleta de dados foi realizada em junho de 2008, dentro do Parque Estadual do Juquery, no topo de uma elevação típica. Foram tomados ao acaso cinco indivíduos de *Aegiphila* sp. entre os que apresentavam um único ramo. Em cada indivíduo foi contado o número de folhas e medido o comprimento total do ramo com uma fita métrica. Para cada uma das folhas foi determinada a ordem do entrenó ao qual esta pertencia, bem como medidos, com o auxílio de um paquímetro digital, o comprimento deste entrenó (CpEn), a largura (Larg) e o comprimento do limbo (Comp). A curvatura do limbo foi estimada assumindo que a lâmina foliar pode ser geometricamente modelada como uma calota de raio r e altura h , onde $r = ((Larg/2)+(Comp/2))/2$. O valor de h foi obtido diretamente em cada uma das folhas através de um paquímetro e então utilizado para o cálculo do descritor Cal ($Cal=h/r$), o qual apresenta valor 0 quando a superfície é plana e 1 quando a superfície é perfeitamente hemisférica. A inclinação foliar (Incl) foi tomada através de um clinômetro, sendo considerado zero grau o valor de inclinação do plano horizontal e 90 graus quando o plano foliar se apresenta perpendicular a este. Através do uso de uma bússola se determinou a classe azimutal a que cada uma das folhas pertencia (N, norte; S, sul; E, Leste; W, oeste; NE, nordeste; NW, noroeste; SE, sudeste; SW, sudoeste). A razão entre o comprimento do entrenó e a dimensão linear da folha (média entre o comprimento e a largura), denominada Angl ($Angl=CpEn/((Comp + Larg)/2)$), foi utilizada para acessar a elevação solar máxima onde o auto - sombreamento é mínimo dada tal proporção. Angl apresenta valor 1 para ângulos de 45°, maiores que 1 para ângulos elevados e menores que 1 para ângulos baixos.

Análise de dados

Para a análise da distribuição azimutal a matriz de freqüências foi estratificada em três camadas horizontais de acordo com o posicionamento da folha ao longo do ramo, cada uma contendo aproximadamente o mesmo número amostral. A uniformidade da distribuição azimutal foi verificada através de testes de Qui - Quadrado aplicados separadamente a cada um destes estratos, bem como ao conjunto total de observações. As relações entre os descritores CpEn, Larg, Comp, Incl, Cal e Ang foram exploradas através de uma análise de componentes principais (PCA). Para se verificar a relação entre os gradientes principais e o posicionamento da folha ao longo do ramo, o conjunto total de folhas foi estratificado em quatro camadas horizontais (CAM = C1, C2, C3, C4, ordenadas de baixo para cima ao longo do

ramo e contendo igual número de folhas). O uso de modelos lineares generalizados (GLMs) permitiu verificar quanto da variação representada por cada eixo pode ser atribuída ao posicionamento ao longo do ramo. Isto foi feito utilizando - se a variável "camada" como fator explanatório e os valores dos postos dos objetos para cada componente principal como variável dependente. O mesmo foi feito para se avaliar o quanto da variação está associada somente com a diferença entre indivíduos. Finalmente um modelo cruzado foi utilizado para se avaliar a interação entre estes dois fatores. Todas as análises foram realizadas como descrito em Legendre & Legendre (1998).

RESULTADOS

Os cinco indivíduos amostrados apresentaram 16, 22, 26, 32 e 50 folhas cada um, variando em altura desde aproximadamente 30 até 90 cm. O conjunto total de 146 folhas apresentou as seguintes médias e coeficientes de variação (em %): CpEn = 4.76 cm (43.4%); Larg = 4.46 cm (26.6%); Comp = 4.85 cm (18.8%); Incl 42° (180%); Cal = 0.53 (29.8%); Angl = 1.03 (43.17%). Tendo em vista que as médias de comprimento de entrenó e dimensões foliares (comprimento e largura) apresentaram tamanha similaridade, é possível inferir que tais variáveis possuam um forte compromisso quanto as suas flutuações, fenômeno este evidenciado pelos resultados do primeiro componente principal (CP1) responsável por 37.2% da variação total, que pode ser caracterizado como um gradiente de tamanho, ao longo do qual o comprimento do entrenó, a largura da folha e o seu comprimento variaram simultaneamente, apresentando valores altos de contribuição destas variáveis na sua composição (CpEn = 0.598, Larg = 0.541, Comp = 0.460).

A variável Angl também contribuiu positivamente, porém com menor magnitude (0.341), enquanto que a influência dos descritores Cal e Incl foi muito baixa (- 0.143 e - 0.018 respectivamente). As médias dos valores dos postos relativos ao primeiro eixo apresentaram variação significativa tanto entre camadas ($R^2=0.372$, $p < 0.001$) quanto entre indivíduos ($R^2=0.177$, $p < 0.001$). A existência de interação entre estes dois fatores se verifica pelo valor elevado do R^2 resultante da análise com os dois fatores cruzados ($R^2=0.639$, $p < 0.001$). Tais resultados caracterizam uma diminuição significativa do tamanho do entrenó e do limbo foliar ao longo do ramo, de baixo para cima, podendo indicar um simples padrão de crescimento com folhas mais jovens predominando nos estratos mais altos, onde os entrenós ainda não se alongaram. Entretanto, se observado que existe um grande número de folhas não necessariamente jovens nos estratos superiores e que as mesmas parecem atrasar seu desenvolvimento, levando um maior tempo para alcançar maiores proporções, este padrão também poderia estar associado a estratégias que promovam uma maior incidência luminosa para os estratos mais baixos do ramo. Para os diferentes indivíduos, a comparação das médias obtidas mostrou que o tamanho destes elementos diminuiu significativamente nos indivíduos que apresentam as maiores quantidades de folhas, mostrando uma possível regulação sobre estas unidades, onde muitas folhas (em indivíduos maiores)

podem significar maiores índices de auto sombreamento se as dimensões de cada elemento não forem consideradas.

O segundo componente principal (CP2), associado a 28.6% da variação presente na matriz original, apresentou a maior contribuição positiva da variável Angl (0.612), a qual se opuseram as contribuições negativas das variáveis Incl (- 0.471) e Comp (- 0.460). A largura (- 0.318), o comprimento do entrenó (0.294) e o descritor Cal (0.062) pouco contribuíram para a formação do segundo eixo. Neste componente somente a variação entre as camadas horizontais se mostrou significativa ($R^2=0.433$, $p < 0.001$), evidenciando um aumento efetivo da inclinação foliar nas camadas superiores do ramo. O aumento do valor de Angl em sentido oposto mostra que nas camadas inferiores ocorrem as maiores razões entre o comprimento do entrenó e o comprimento da folha, proporcionando desta forma um menor auto sombreamento em ângulos solares mais elevados, corroborando a idéia de que existem esforços no sentido de maximizar a interceptação da irradiância nesses estratos, como visto na análise do primeiro componente. A diminuição aparente do comprimento foliar nas camadas inferiores parece contrariar o padrão observado no CP1, mas pode ser explicado por uma não linearidade evidente em uma análise mais detalhada.

O terceiro componente principal, responsável por 18.3% da variação, apresentou maior contribuição positiva da variável Cal (0.824) e negativa do descritor Incl (- 0.463), sendo que as demais variáveis influenciaram muito pouco na sua formação. Tal arranjo caracteriza claramente a existência de um compromisso entre a inclinação e a curvatura do limbo foliar, caracterizando um gradiente que varia desde folhas mais horizontais e hemisféricas até folhas mais inclinadas e planas. Neste componente somente a variação entre indivíduos se mostrou significativa ($R^2=4.40$, $p=0.035$), porém dissociada do tamanho destes. Entre camadas os valores médios dos postos não variaram significativamente, porém é notável que as folhas da camada mais inferior tendam a apresentar valores mais baixos para este gradiente, ou seja, possuem folhas mais curvadas e com menores valores de inclinação, sendo coerente com a estratégia de maximização nestes estratos, já que folhas com curvatura acentuada, quando em elevadas inclinações, tendem a se auto - sombreadar e interceptar menos irradiância em qualquer horário do dia.

Os demais componentes principais representaram juntos somente uma pequena fração da variação original (15.8%), o que diminui muito a possibilidade de interpretação dos seus significados.

A distribuição azimutal observada para o conjunto total de folhas não se mostrou significativamente diferente daquela esperada para uma distribuição uniforme ($\chi^2=3.04$; $GL=7$; $p=0.880$). Porém, a mesma

análise conduzida separadamente em cada um dos três estratos mostrou que o estrato superior apresenta distribuição azimutal não uniforme ($\chi^2=14.33$; $GL=7$; $p=0.046$). Esse arranjo parece favorecer o auto - sombreamento e a diminuição da interceptação nesta camada, principalmente em ângulos solares elevados, em decorrência da não uniformidade da distribuição azimutal típica de uma filotaxia oposta decussada. Neste estrato as classes N (23%), S

(15%), E (19%), e W (19%) somam 76% das ocorrências. O estrato intermediário apresentou distribuição uniforme ($\chi^2=2.77$; $GL=7$; $p=0.905$), do mesmo modo que o inferior ($\chi^2=3.39$; $GL=7$; $p=0.847$) sendo possível notar, entretanto, uma ligeira tendência de concentração nas classes azimutais menos frequentes no estrato superior (SE, SW, NE e NW). Tais classes somam 60% e 58% das ocorrências nos estratos intermediário e inferior. Estas distribuições de classes azimutais parecem minimizar o auto - sombreamento, uma vez que a distribuição tende a ser mais uniforme por decorrer, nesses estratos inferiores, de uma filotaxia oposta decussada espiralada, normalmente associada com a maximização da interceptação da irradiância em ambientes de sombra (Pearcy *et al.*, 2005). O aumento do auto - sombreamento na camada superior pode ser associado tanto com a proteção das folhas jovens desta camada (minimizando a interceptação da irradiância pelas mesmas) quanto com a maximização da penetração da irradiância através deste para os estratos inferiores com folhas totalmente expandidas (mais maduras fotossinteticamente), sendo esta última associação coerente com o ligeiro aumento da representação das classes SE, SW, NE e NW destes estratos.

CONCLUSÃO

Os resultados mostraram que tanto as relações entre as variáveis, quanto a dependência do estado destas em relação ao seu posicionamento no ramo, são significativamente diferentes daqueles esperados por simples acaso, permitindo interpretar tais configurações como derivadas de compromissos internos ou relativos a uma forte interação com o meio. A existência de uma variação significativa ao longo do ramo deriva da presença de estratos superiores nitidamente diferentes dos inferiores uma vez que enquanto os primeiros se apresentam com disposição foliar organizada de modo a facilitar a transmissão da irradiância para os estratos inferiores e reduzir sua própria interceptação, principalmente em ângulos elevados (filotaxia oposta cruzada com classes azimutais preferenciais, tamanho reduzido dos elementos, maior inclinação) os últimos claramente possuem características típicas de ramos de sombra, somando fatores que maximizam a interceptação da irradiância (filotaxia oposta cruzada espiralada, elementos maiores, menor inclinação). O conjunto de respostas observadas é coerente com a perspectiva de que o arranjo estrutural dos ramos de *Aegiphila* sp. promove tanto uma melhor distribuição da irradiância incidente ao longo dos mesmos quanto fotoproteção estrutural para as folhas superiores.

REFERÊNCIAS

- França, F. Revisão de *Aegiphila* Jacq. (Lamiaceae) e seu posicionamento sistemático. Instituto de Botânica, São Paulo, SP, USP. 500p. 2003.
- Falster, D.S., Westoby, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158: 509 - 525, 2003.

Legendre, P., Legendre, L. Numerical Ecology. Second English Edition, Elsevier, 852p. 1998.

Valladares, F., Niinemets, U. The Architecture of Plant Crowns: From Design Rules to Light Capture and Performance. CRC Press. In: Functional Plant Ecology, 2007. 723p.

Valladares, F., Pugnaire, F.J. Tradeoffs between irradiance

capture and avoidance in semi arid environments assessed with a crown architecture model. Annals of Botany 83: 459 - 469, 1999.

Pearcy, R. W., Muraoka, H. Valladares. F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade - offs with a three - dimensional simulation model. New Phytologist: 791 - 800. 2005.