

**CONTRIBUIÇÕES DA CONECTÂNCIA DE REDE E
COMPLEXIDADE DA DINÂMICA DO SISTEMA DE
TROCAS GASOSAS PARA A ESTABILIDADE NA
UTILIZAÇÃO DE LUZ POR ESPÉCIES FLORESTAIS**

DANIEL SANTA CRUZ DAMINELI

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade Estadual
Paulista “Julio de Mesquita Filho”,
Campus de Rio Claro, para a obtenção do
título de Mestre em Ciências Biológicas
(Área de Concentração: Biologia Vegetal)

Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Abril de 2008

**CONTRIBUIÇÕES DA CONECTÂNCIA DE REDE E
COMPLEXIDADE DA DINÂMICA DO SISTEMA DE
TROCAS GASOSAS PARA A ESTABILIDADE NA
UTILIZAÇÃO DE LUZ POR ESPÉCIES FLORESTAIS**

DANIEL SANTA CRUZ DAMINELI

Orientador: Prof. Dr. GUSTAVO MAIA SOUZA

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade Estadual
Paulista “Julio de Mesquita Filho”,
Campus de Rio Claro, para a obtenção do
título de Mestre em Ciências Biológicas
(Área de Concentração: Biologia Vegetal)

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Abril de 2008**

Dedicatória

Ao Gustavo Maia Souza.

Realizei este trabalho compelido pelo desafio das perguntas que me propôs.

Além dos desafios científicos que me fizeram crescer, desafios de muitas outras naturezas me deram a oportunidade de desenvolver formas de lidar com aspectos fundamentais da vida.

“Os homens, em certos momentos, são senhores de seus destinos. O erro, caro Brutus, não está nas estrelas, mas em nós.”
William Shakespeare

“Não tema os erros. Eles não existem.”
Miles Davis

Ora, se não há erros, o que há então?

Escolhas

Agradecimentos

Muitos seres humanos foram cruciais para o desenvolvimento deste trabalho e para o meu. Neste curto texto agradeço a:

Maria Teresa Portes por tornar o possível ainda mais possível, e infinitamente mais agradável.

Maria Angela Santa Cruz, pela concepção de minha vida e pelo cuidado com o desenvolvimento do projeto. Augusto Damineli também pela concepção de minha vida, preocupação, apoio logístico e exemplo pessoal de esforço e dedicação.

Carmen Prado pelo apoio, disponibilidade e excelentes explicações caóticas. Olidan Pocius pelas discussões empolgantes e informativas, e pelo interesse inabalável de conhecer a natureza. Andreas Bohn por conselhos de séries temporais, incentivo, confiança e simpatia. Fernando Von Zuben e George Bezerra pelas discussões promissoras e incentivo científico. José Guilherme Chauí Berlink por sempre estar disposto a cutucar onde é preciso e pela sua corajosa e importante empreitada científica. Aos alunos do EcoLab pelo companheirismo e esforço pessoal. Antonieta Pierotti e Marco Dimas Gubitoso pelo suporte com máquinas de suporte vetorial.

Denise Selivon por ser uma pessoa maravilhosa, por acreditar e pelo exemplo de perseverança em contribuir para o significado biológico. Walter Alves Neves pela amizade inestimável, solidariedade, incentivo e empenho em fazer ciência de qualidade.

Aos meus amigos e companheiros por confiarem em mim quando fraquejo e pelos estímulos constantes: Vitor Hugo Rodrigues, Rafael Nora Tannus, Vlad Coroama, Daniel Schor, Bruno Vellutini, José Eduardo Natali. Natale Cavaçana pela seriedade e irreverência inspiradoras, amizade e investimento num futuro promissor. Aos colegas do IB-USP que mantêm o interesse genuíno em compreender os fenômenos naturais.

Sofia Santa Cruz Lamerato Costa pela constante e espontânea investigação da teoria dos mundos escondidos. Adalberto Lamerato Costa pela disposição, carinho, sinceridade e força. André Bellucco, Leila Shirai e Rogério Teiji Hirata por existirem.

FAPESP pelo apoio financeiro. Processo nº: 05/57472-5.

ÍNDICE

	Página
Resumo.....	1
Abstract.....	2
 1. Introdução.....	 3
1.1. Estabilidade na Biologia tradicional.....	3
1.2. Estabilidade em sistemas complexos.....	5
1.2.1. Conectância da rede e acoplamento ao ambiente.....	7
1.2.2. Complexidade da dinâmica.....	9
1.3. Ecofisiologia de espécies florestais tropicais.....	11
1.4. Modelo de estudo.....	14
1.5. Objetivos e hipóteses.....	16
1.5.1 Experimento I: Condições constantes.....	17
1.5.2. Experimento II: Lightflecks.....	18
1.5.3. Experimento III: Sunflecks.....	18
 2. Material e Métodos.....	 19
2.1. Experimento I: Condições constantes.....	19
2.1.1. Ruído experimental.....	20
2.1.2. Análise de conectância de rede de trocas gasosas.....	21
2.1.3. Análise preliminar das séries temporais.....	21
2.1.4. Análise da complexidade da dinâmica de A e g_s	22
2.2. Experimento II: Lightflecks.....	24
2.2.1. Análise de eficiência do uso da luz.....	26
2.2.2. Análise de conectância da rede.....	28
2.3. Experimento III: Sunflecks.....	28
2.3.1. Análise do padrão de variabilidade de sunflecks.....	29
2.3.2. Análise do comportamento do sistema de trocas gasosas.....	29

3. Resultados e Discussão.....	30
3.1. Experimento I: Condições constantes	30
3.1.1. Análise inicial.....	31
3.1.2. Complexidade da dinâmica.....	37
3.1.3. Conectância da rede de trocas gasosas.....	47
3.1.4. Discussão geral do experimento I.....	50
3.2. Experimento II: Lightflecks.....	51
3.2.1. Eficiência do uso da luz.....	51
3.2.2. Conectância global da rede.....	57
3.2.3. Discussão geral do experimento II.....	63
3.3. Experimento III: Sunflecks.....	64
3.3.1. Análise da variabilidade dos sunflecks.....	64
3.3.2. Análise do comportamento do sistema de trocas gasosas.....	66
3.3.3. Discussão geral do experimento III.....	71
4. Conclusão.....	73
5. Bibliografia.....	76
Apêndice: Definição matemática de ApEn.....	83

RESUMO

A estabilidade é fundamental para todos os sistemas biológicos, possibilitando que lidem com a variabilidade ambiental. As propriedades que conferem estabilidade a sistemas biológicos ainda são desconhecidas, mas evidências apontam para a complexidade da dinâmica de certas variáveis fisiológicas e para a força de interação entre elementos de suas redes organizacionais subjacentes. Esta relação foi investigada no sistema de trocas gasosas de espécies florestais tropicais, pertencentes a grupos funcionais distintos: pioneiras e não-pioneiras. O modelo de recursos múltiplos atribui maior flexibilidade fisiológica às espécies pioneiras, mas os métodos geralmente empregados não são capazes de avaliar a estabilidade de um sistema adequadamente. Este estudo foi realizado em séries temporais de trocas gasosas, onde foi possível estimar parâmetros relacionados à estabilidade do sistema. A força de interação entre elementos foi avaliada pela conectância da rede (C_g) e a complexidade da dinâmica de assimilação de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s) pelo algoritmo de entropia aproximada (ApEn). Os resultados revelaram que espécies com perfil fisiológico de pioneira, em condições constantes, apresentam maior C_g e ApEn de g_s , possivelmente indicando maior estabilidade. Estas espécies tiveram maior aproveitamento de pulsos de luz (“lightflecks”), o que indicou a importância da modulação de rede (mudanças na conectância) na resposta às variações ambientais, e que maior C_g pode conferir maior capacidade de controle. Além da conectância, grau de acoplamento do sistema ao ambiente foi decisivo na resposta a “sunflecks”. Os resultados sugerem que dinâmicas mais complexas estão ligadas a redes com maior conectância, que por sua vez conferem maior capacidade de controle ao sistema, sendo fundamental a capacidade de modulação da rede. Além disso, maior acoplamento do sistema com o ambiente parece promover estabilidade em contextos onde as variações ambientais ocorrem dentro da faixa de controle do sistema. Em situações onde ocorrem flutuações drásticas, menor acoplamento parece atenuar a repercussão de perturbações, conferindo maior estabilidade.

Palavras-chave: Biologia Sistêmica, Ecofisiologia vegetal, Fotossíntese, Homeostase, Sistemas complexos.

ABSTRACT

Contributions of network connectance and complexity of the dynamics of the gas exchange system to stability in the light utilization of forest species

Stability is a key feature to all biological systems, enabling them to deal with environmental variability. The properties that promote stability in biological systems are still unknown, but evidences point towards the complexity of the dynamics of certain physiological variables and to the strength of interaction among elements pertaining to its underlying organizational networks. This relationship was investigated in the gas-exchange system of tropical forest species, belonging to distinct functional groups: pioneer and non-pioneer. The multiple resources model attributes higher physiological flexibility to pioneer species, but the methods usually employed are not capable of properly evaluating a system's stability. This study was carried out in gas-exchange time-series, enabling the calculation of parameters related to the system's stability. The strength of interaction among elements was evaluated by network connectance (C_g), and the complexity of CO_2 assimilation (A) and stomatal conductance (g_s) dynamics was evaluated by the algorithm of Approximate Entropy (ApEn). The results revealed that, under constant conditions, species with a pioneer-like physiological profile showed higher C_g and ApEn of g_s , possibly indicating greater stability. These species showed higher lightfleck use efficiency, indicating the importance of network modulation (connectance changes) in response to environmental variability, and that higher C_g could provide greater control capability. Besides connectance, the strength of coupling between system and environment was decisive in response to sunflecks. The results suggest that more complex dynamics are linked to higher network connectance, which provide greater control capability to the system, network modulation being fundamental. Also, higher coupling of the system with its environment apparently promotes stability in contexts where environmental variability occurs within the system's control capability. In situations where drastic fluctuations occur, lower coupling seems to buffer the propagation of perturbations, promoting greater stability.

Key-words: Complex systems, Homeostasis, Photosynthesis, Plant ecophysiology, Systems Biology.

1. INTRODUÇÃO

Seres vivos são sistemas complexos, capazes de manter sua organização através da “captura” e da degradação de energia disponível no ambiente (NICOLIS & PRIGOGINE, 1977; SCHNEIDER & KAY, 1996; SOUZA & BUCKERIDGE, 2004). São sistemas abertos ao fluxo de matéria, energia e informação, estando sempre sujeitos à variabilidade ambiental (NICOLIS & PRIGOGINE, 1977; SOUZA & BUCKERIDGE, 2004). Por isso, todo sistema biológico precisa ser capaz de manter seus processos funcionando coordenadamente de forma a conferir-lhes estabilidade, possibilitando a manutenção da integridade/identidade do sistema (SCHULTZ, 1996; SOUZA & OLIVEIRA, 2004). Estabilidade, neste sentido, está sendo referida como a capacidade de manter as variações internas dentro de “limites de tolerância” ou, dentro de uma faixa de variação¹, e será definida mais precisamente. Esta é uma propriedade fundamental a todos os seres vivos que em biologia é designada por *homeostase*.

1.1. Estabilidade na Biologia tradicional

Na perspectiva da Biologia clássica, um dado sistema é mais estável quanto maior for sua homeostase. Claude Bernard foi, talvez, o primeiro a referir-se ao conceito de homeostase, ainda antes deste ter sido definido: “(...) A estabilidade do meio interno é a condição para a vida livre e independente [dos organismos] e todos os mecanismos, por mais variados que possam ser, possuem apenas um foco, o de manter constantes as condições à vida no ambiente interno” (BERNARD, 1949; SCHULTZ, 1996).

A partir das idéias de Claude Bernard, CANNON (1932) definiu homeostase como a capacidade de um organismo manter-se em um estado de equilíbrio dinâmico, com suas variáveis flutuando entre limites de tolerância. A definição do termo homeostase pode ser vista como uma forma de evitar a conotação errônea que a idéia de “constância do meio interno” pode assumir: “As condições constantes que são mantidas no corpo podem ser chamadas de equilíbrio. Esta palavra, no entanto, possui um significado bastante exato quando aplicada a estados físico-químicos simples em

¹ note que um sistema ser estável não implica de forma alguma na ausência de variações, mas sim a ocorrência destas dentro de certa faixa

sistemas fechados, onde forças conhecidas são balanceadas. Os processos fisiológicos coordenados que mantêm a maioria dos estados estacionários no organismo são tão complexos e tão peculiares a seres vivos – podendo envolver o cérebro e os nervos, o coração, pulmões, rins e baço, todos funcionando cooperativamente – que sugeri uma designação específica para esses estados: homeostase” (CANNON, 1932).

Ainda na tentativa de expurgar a conotação de estática, outros autores como YATES (1994) e LLOYD *et al.* (2001) propõe o termo *homeodinâmica*, visando tornar o conceito mais abrangente e tecnicamente correto. Porém, o cerne do problema com a definição de homeostase não está na conotação do nome, mas sim na incapacidade de definir o que é uma condição de “equilíbrio dinâmico” em um organismo. KAUFFMAN (1993) definiu homeostase como a capacidade de um sistema retornar à sua condição normal após ter sofrido uma perturbação. Isso aproxima homeostase do conceito de resiliência em ecologia (BEGON *et al.*, 2006), tornando-o mais operacional.

Contudo, considerando apenas estas definições, determinar quais são os limites de tolerância que uma variável pode assumir, ou, o que é exatamente um meio ambiente interno constante, ou ainda, qual é a condição “normal” do sistema, são tarefas um tanto subjetivas. Conhecer o estado “normal” de um sistema implica em observar seu comportamento ao longo do tempo e, assim, determinar quais são os limites de suas variáveis. Contudo, os métodos analíticos mais comuns utilizados em Biologia não permitem uma abordagem adequada desta questão, uma vez que são constituídos majoritariamente por médias e medidas de dispersão central.

Na área de sistemas dinâmicos, denomina-se *estado estacionário* o estado onde as flutuações de um sistema ocorrem sempre dentro da mesma faixa, diferenciando-o de *transientes* que seriam mudanças de estado (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994; WILLIAMS, 1997). Neste contexto existem métodos matematicamente bem definidos para testar a estabilidade de um sistema, o que possibilitaria abordar a capacidade “homeostática” de um sistema.

Em termos gerais, um sistema é estável quando este retém as características qualitativas de sua dinâmica frente a pequenas perturbações. Uma estimativa de estabilidade é a chamada *estabilidade de Lyapunov*, que define um sistema estável quando respostas a pequenas perturbações tendem a permanecer pequenas ao longo do tempo (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994). Isto é, um sistema é estável se, ao ser

perturbado pela modificação do valor de uma ou mais variáveis, a trajetória do sistema permanecer próxima à trajetória do sistema não perturbado (ROSEN, 1970). Assim, conhecendo o estado estacionário de um sistema através de séries temporais que representem sua dinâmica, é possível avaliar as respostas deste às perturbações externas ou internas.

Mas quais características conferem estabilidade a um sistema?

A investigação desta pergunta tem se mostrado particularmente promissora numa área denominada Complexidade, que tem como objeto de estudo as propriedades que permitem o surgimento, manutenção e evolução de sistemas complexos. Particularmente, uma possível “teoria de sistemas complexos” evidenciará princípios de organização fundamentais a todos os sistemas complexos (seres vivos, populações, ecossistemas são apenas alguns exemplos bióticos deles) (SOLÉ & BASCOMPTE, 2006; SOLÉ & GOODWIN, 2000). Por ser uma área inerentemente interdisciplinar, possui bases em teorias matemáticas envolvendo sistemas dinâmicos não-lineares, teoria do caos e fractais, o que possibilitou uma nova forma de abordar e interpretar dados biológicos (SOLÉ & GOODWIN, 2000; SOUZA & BUCKERIDGE, 2004). Este trabalho se baseia, principalmente, em duas áreas que vem contribuindo de maneira crescente no entendimento das bases da estabilidade: teoria de redes e sistemas dinâmicos.

1.2. Estabilidade em sistemas complexos

Sistemas biológicos diferem drasticamente dos sistemas físicos ideais por serem abertos ao fluxo de matéria, energia e informação. Estão fora do equilíbrio termodinâmico já que mantêm um alto grau de organização às custas da degradação de energia capturada do ambiente (NICOLIS & PRIGOGINE, 1977; SCHNEIDER & KAY, 1996). São sistemas complexos compostos por uma grande quantidade e diversidade de elementos que interagem, formando redes em várias escalas espaço-temporais distintas (KAUFFMAN, 1993; SOUZA & MANZATTO, 2000). Estas redes de interações apresentam propriedades emergentes, isto é, propriedades que resultam da dinâmica das relações entre elementos (influindo também sobre esta dinâmica) (SOLÉ & GOODWIN, 2000; SOLÉ & BASCOMPTE, 2006). As relações entre elementos

frequentemente são não-lineares e possuem retro-alimentação (feed-back), gerando redes com capacidade regulatória e auto-organizadas, isto é, cuja organização deriva da própria coordenação entre os elementos (KAUFFMAN, 1993; SOUZA & MANZATTO, 2000). Sistemas biológicos possuem organização em diferentes níveis hierárquicos, onde um conjunto de elementos em rede, numa dada escala, está inserido em redes maiores, num padrão também chamado de “aninhamento” (SOLÉ & BASCOMPTE, 2006; CSERMELY, 2006; SOUZA & MANZATTO, 2000).

A organização de uma dada rede e sua relação com o meio conferem ao sistema biológico uma certa estabilidade, relacionada à capacidade de manter sua organização frente a perturbações ambientais (CSERMELY, 2006; DAMINELI & SOUZA, 2008). Vale ressaltar que estabilidade não implica, de forma alguma, em ausência de variações, mas sim em variações que ocorrem consistentemente dentro de uma certa faixa, caracterizando um estado estacionário. Mudanças no padrão das relações entre os diferentes elementos de um sistema tornam possível a existência de múltiplos estados estáveis, permitindo adaptabilidade aos diversos tipos de variação ambiental às quais um organismo está, inevitavelmente, exposto (CSERMELY, 2006; DAMINELI & SOUZA, 2008). As propriedades que fundamentam esta adaptabilidade ainda estão sendo descobertas, mas pesquisas recentes revelaram resultados promissores.

As redes que constituem os sistemas biológicos apresentam diversas particularidades. Uma destas é possuir elementos chave chamados de “hubs”, caracterizados por possuírem muitas relações dentro do sistema (como o ATP na célula ou espécies-chaves em ecossistemas). Esse padrão organizacional traz conseqüências interessantes, pois, ao mesmo tempo em que confere estabilidade a problemas eventuais em elementos aleatórios, implica em uma alta sensibilidade a perturbações em elementos chave (“hubs”) (BARABÁSI, 2003). Num ecossistema, a redução drástica da população de espécies-chaves pode causar o colapso do ecossistema inteiro, o que não ocorre se a perturbação for em espécies pouco relacionadas (SOLÉ & BASCOMPTE, 2006; BARABÁSI, 2003).

Outra característica crucial para a estabilidade dos seres vivos é a existência de módulos, subconjuntos que apresentam elementos localmente interconectados, mais conectados entre si do que com elementos de outros subconjuntos (SOLÉ & BASCOMPTE, 2006). Os módulos podem conferir estabilidade por serem capazes de

lidar localmente com instabilidades geradas por oscilações ambientais, sem propagá-las pelo sistema inteiro (CSERMELY, 2006). Neste contexto, também se destaca a importância da existência de ligações fracas (“links” fracos) - neste caso entre o módulo e o restante do sistema - que impedem a propagação da perturbação, possibilitando que ela seja controlada localmente (CSERMELY, 2006).

1.2.1. Conectância da rede e acoplamento ao ambiente

A susceptibilidade de uma rede às variações ambientais parece estar relacionada à força com que os elementos estão conectados entre si e ao grau de acoplamento ou de autonomia do sistema ao ambiente.

A força das ligações entre os elementos de uma rede é denominada de *conectância da rede* (AMZALLAG, 2001; SOUZA *et al.*, 2004b). Elementos fortemente conectados entre si (com alta conectância) podem promover maior capacidade de controle à rede, uma vez que possibilitaria implementar ajustes mais rápidos e mais “precisos” (AMZALLAG, 2001; SOUZA & OLIVEIRA, 2004; CSERMELY, 2006). Porém, maior integração entre os elementos pode acarretar maior propagação de oscilações, já que mesmo pequenas mudanças em um elemento repercutem nos outros (SOUZA & OLIVEIRA, 2004; CSERMELY, 2006). Assim, este padrão organizacional parece promover estabilidade apenas em situações onde as flutuações ocorrem dentro da faixa de controle do sistema. Caso ocorram variações súbitas de magnitude elevada, uma rede com alta conectância pode ser pouco estável por facilitar a propagação de instabilidades. Neste contexto, as ligações fracas possuem potencial estabilizador em sistemas complexos: uma rede com menor conectância entre seus elementos pode atenuar (tamponar) os efeitos das variações ambientais (CSERMELY, 2006). Em geral, os sistemas biológicos têm a capacidade de modular suas redes, isto é, podem transitar entre os diferentes padrões de conectância de acordo com o contexto, possibilitando que lidem com uma grande diversidade de condições de variabilidade ambiental (SOUZA & OLIVEIRA, 2004; CSERMELY, 2006).

Autonomia corresponde à propriedade de um sistema manter seu funcionamento com relativa independência do ambiente (SOUZA *et al.*, 2004c). Quanto mais autônomo for um sistema, menos este responde às variações do meio e menor é o

acoplamento do sistema com o ambiente. De forma recíproca, quanto menos autônomo o sistema, mais este responde às mudanças ambientais, estando, assim, mais acoplado ao ambiente. Diferentes graus de autonomia apresentam consequências para a estabilidade análogas às aquelas relativas aos padrões de conectância. Em alguns contextos, maior autonomia pode proporcionar maior estabilidade por mitigar o efeito de possíveis perturbações, mas, em outras situações, compromete a precisão e a rapidez de resposta às variações (SOUZA *et al.*, 2004c). De forma equivalente, maior acoplamento do sistema com o ambiente permite respostas mais rápidas e precisas, mas implica em maior susceptibilidade às oscilações do meio. Assim, a estabilidade de um sistema frente a perturbações ambientais depende de um compromisso entre a organização interna da rede e o acoplamento do sistema a um dado contexto ambiental.

Estas perspectivas teóricas foram exploradas experimentalmente por PRADO *et al.* (2004), SOUZA *et al.* (2004a) e SOUZA *et al.* (2005b) (entre outros), servindo de base à abordagem deste trabalho. Estes autores sugerem que o efeito de perturbações ambientais sobre a rede fotossintética pode ser avaliado pelo grau de conectância da rede, estimada pelo método proposto por AMZALLAG (2001). Através de medidas da dinâmica de trocas gasosas em diferentes espécies vegetais, realizadas com analisadores de gás por infravermelho (IRGA), a conectância global da rede (C_g) foi avaliada pela correlação entre as variáveis que compõem a rede de trocas gasosas: assimilação de CO_2 (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e conteúdo intercelular de CO_2 (C_i). Ainda, SOUZA *et al.* 2005b associou à rede de trocas gasosas um módulo, representando a rede fotoquímica a partir de medidas realizadas com um fluorômetro. Assim, maior conectância deriva de maiores correlações entre estas variáveis, estando associadas à coordenação entre os diferentes processos fotossintéticos. De forma análoga à conectância, foi elaborado um método para estimar a autonomia da folha em relação ao ambiente, através das correlações entre variáveis fisiológicas e ambientais (SOUZA *et al.* 2004c). Maior acoplamento ao ambiente, menor autonomia, deriva de maiores correlações entre variáveis fisiológicas e ambientais, evidenciando a resposta e a susceptibilidade do sistema fotossintético às variações do meio.

Os resultados experimentais acumulados até então indicam que conectância de rede e autonomia possuem forte relação com a capacidade de a planta responder ao ambiente. Particularmente, aumento na conectância da rede em resposta a perturbações

ambientais pode ser considerado como uma resposta adaptativa, aumentando o controle da rede fotossintética sob condições de demanda ambiental (PRADO *et al.*, 2004; SOUZA *et al.*, 2004c; SOUZA *et al.*, 2005a,b). Já reduções em Cg frente às perturbações ambientais sugerem baixa capacidade homeostática, possivelmente indicando uma resposta mal-adaptativa (AMZALLAG, 2001; SOUZA *et al.*, 2004b; SOUZA *et al.*, 2005b).

1.2.2. Complexidade da dinâmica

Tanto o metabolismo dos sistemas biológicos quanto os fatores ambientais exibem dinâmicas não-lineares, o que torna a perspectiva de estabilidade global improvável (MØLLER & SWADDLE, 1997). Como ambientes naturais são repletos de oscilações, dinâmicas complexas parecem ser adaptativas por permitir flexibilidade de resposta às perturbações e mudanças ambientais (SOUZA & OLIVEIRA, 2004). Segundo MØLLER *et al.* (1998), a adaptabilidade se deve à propriedade dos atratores² formados por dinâmicas complexas (como atratores caóticos) de possuírem muitas órbitas³ coexistentes. Assim, frente a perturbações, o sistema pode permanecer na mesma órbita ou estabelecer sua dinâmica em trajetórias de órbitas vizinhas. Sustentando esta perspectiva, o Teorema de Peixoto demonstrou que dinâmicas caóticas são estruturalmente mais estáveis quando perturbadas (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994). De fato, a observação de comportamentos caóticos em sistemas biológicos tem sido cada vez mais comum (MAY, 1989; MOSEKILD & MOSEKILD, 1991; ÇAMBEL, 1993), inclusive em estudos de fisiologia vegetal (HÜTT & LÜTTGE, 2002; SHABALA *et al.*, 1997; SOUZA *et al.*, 2004a).

Estudos recentes indicam que maior complexidade em diversas variáveis fisiológicas, como frequência cardíaca, respiratória e ritmo de secreção de hormônios (entre outros), tem sido associada a estados de maior saúde (LIPSITZ & GOLDBERGER 1992; GOLDBERGER *et al.*, 2002; PINCUS, 1995). Também a diminuição na complexidade da dinâmica tem sido associada a doenças e ao

² o atrator de um sistema é o conjunto de estados possíveis que o sistema pode assumir, geralmente retratado num espaço de fases (plano formado pelas coordenadas das variáveis que representam o estado de um sistema) (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994; WILLIAMS, 1997)

³ conjunto de trajetórias do sistema, sendo que as trajetórias são constituídas pela sucessão de estados do sistema (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994; WILLIAMS, 1997)

envelhecimento como, por exemplo, no caso da diminuição na complexidade da frequência cardíaca que diminui a capacidade homeostática em seres humanos (LIPSITZ & GOLDBERGER, 1992; GOLDBERGER *et al.*, 2002; PINCUS, 1995). Em estudos realizados com plantas, dinâmicas mais complexas em processos como a fotossíntese, reações enzimáticas, fluxo de seiva, entre outros, parecem estar relacionados com maior capacidade homeostática do sistema (HÜTT & LÜTTGE, 2002; SOUZA *et al.*, 2004a,b).

Para ser possível avaliar a complexidade de uma dinâmica, além de observar o comportamento do sistema no tempo, é preciso adotar uma definição e uma estimativa de complexidade. Dentre as definições mais úteis, em termos de abordagens experimentais, está a definição de complexidade como grau de informação de um sistema. Medidas como Entropia de Kolmogorov-Sinai e Shannon são derivadas desta definição, avaliando o grau de entropia do sistema (ÇAMBEL, 1993; SOUZA & OLIVEIRA, 2004). Neste trabalho, adotamos uma outra medida denominada Entropia Aproximada (ApEn), uma estatística modelo-independente que estima a irregularidade de uma série temporal definida por PINCUS (1991). O algoritmo desta medida resulta em baixos valores para dinâmicas periódicas, como um seno, e altos valores para dinâmicas irregulares, como um ruído branco (PINCUS, 1991). ApEn vem se mostrando uma medida robusta, com boa reprodutibilidade, tendo sido aplicada em diversos modelos biológicos (PINCUS, 2000; SOUZA *et al.*, 2004b,d).

Em medidas de séries temporais de trocas gasosas foliares de diferentes espécies vegetais, SOUZA *et al.* 2004a e SOUZA *et al.* 2004b verificaram que plantas com maior capacidade homeostática apresentavam maior complexidade da dinâmica estomática, avaliada por ApEn de g_s , associada a redes de trocas gasosas mais conectadas, avaliado por C_g (seção 1.2.1). Redes com níveis de conectância relativamente mais altos podem permitir ao sistema maior capacidade de controle, realizando ajustes mais finos em suas funções, podendo implicar em dinâmicas mais complexas, já que pequenas alterações em um elemento da rede repercutiriam nos outros elementos (SOUZA & OLIVEIRA, 2004; SOUZA & BUCKERIDGE, 2004; SOUZA *et al.*, 2004a,b).

Em resumo, a fim de nortear as interpretações a serem feitas, seguem alguns pressupostos sobre a conectância da rede e a complexidade da dinâmica em sistemas

biológicos. A conectância dos elementos da rede de um organismo está diretamente relacionada à estabilidade de seu sistema, sendo fundamental a capacidade de modulação da rede (AMZALLAG, 2001; SOUZA & OLIVEIRA, 2004; SOUZA & BUCKERIDGE, 2004; CSERMELY, 2006). Assim, uma maior conectância pode implicar em maior controle do sistema, aumentando sua capacidade de responder a perturbações e mudanças ambientais. Podemos, ainda, interpretar aumentos na conectância como respostas adaptativas a perturbações ambientais. Dinâmicas mais complexas, com maior grau de irregularidade, podem ser mais eficientes sob variações ambientais por permitirem maior flexibilidade de resposta (VAN VORIS & O'NEIL, 1980; MØLLER *et al.*, 1998; PINCUS, 2000; SOUZA *et al.*, 2004b).

1.3. Ecofisiologia de espécies florestais tropicais

Florestas tropicais são ecossistemas formados por um processo de sucessão ecológica, caracterizada por uma seqüência temporal e direcionada de substituição de populações de espécies num dado local (SCHULZE *et al.*, 2002; BEGON *et al.*, 2006). Uma floresta tropical propriamente dita ocorre após a colonização de áreas não-vegetadas (sucessão primária), tornando-as habitáveis para novas espécies, que se estabelecem e são substituídas num processo de sucessão secundária (SCHULZE *et al.*, 2002; BEGON *et al.*, 2006). A fase final da sucessão secundária de florestas tropicais é considerada como um “ciclo de auto-preservação”, decorrente de diferentes ambientes gerados no ecossistema florestal, principalmente pela abertura de clareiras no dossel (PICKETT *et al.*, 1987; LUKEN, 1990; SCHULZE *et al.*, 2002). Deste modo, existem basicamente dois tipos de ambientes contrastantes numa floresta tropical: as clareiras e o sub-bosque, onde as espécies possuem capacidade diferencial de sobreviver e de se desenvolver (PICKETT *et al.*, 1987; LUKEN, 1990).

Com base em sua função no ecossistema, as espécies de diferentes fases da sucessão são classificadas em grupos funcionais. Espécies consideradas como pioneiras da sucessão secundária (sucessionais iniciais) habitam tipicamente o ambiente de clareira, possuindo crescimento rápido e alta demanda de luz, enquanto espécies não-pioneiras (sucessionais) tardias habitam tipicamente o sub-bosque e possuem crescimento lento e tolerância ao sombreamento (BAZZAZ & PICKETT, 1980).

Espécies pioneiras apresentariam perfil de trocas gasosas bastante distinto das não-pioneiras, em geral com maiores taxas de respiração, assimilação de CO₂, transpiração e condutância estomática (BAZZAZ & PICKETT, 1980; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1996).

O padrão de variabilidade ambiental presente em uma clareira e em um sub-bosque é muito distinto, o que levou à formulação de hipóteses acerca de diferenças na flexibilidade fisiológica entre as espécies de cada grupo. A hipótese predominante, chamada de modelo de recursos múltiplos, assume que o ambiente de clareira é mais heterogêneo, apresentando variações em muitos recursos (umidade, água, luz e nutrientes), o que demandaria maior flexibilidade fisiológica das pioneiras em relação às não-pioneiras (BAZZAZ & PICKETT, 1980). Outra hipótese formula que o sub-bosque não é homogêneo, como muitas vezes se pensa, e que as plantas neste ambiente precisam lidar com variações luminosas irregulares e de curta duração, exigindo altos níveis de flexibilidade fotossintética. Este é o modelo de recurso único, que prevê altos níveis de flexibilidade fotossintética nas secundárias, por estarem sujeitas a “sunflecks” (PEARCY, 1987).

“Sunflecks” contribuem com até 90% do total disponível de fótons no sub-bosque, constituindo a principal fonte de energia para plantas neste ambiente (CHAZDON, 1988; PFITSCH & PEARCY, 1989). Um sunfleck é caracterizado por um pulso de luz transiente que incide no sub-bosque devido a aberturas no dossel (CHAZDON & PEARCY, 1991; PEARCY *et al.*, 1994), ocorrendo de acordo com características do dossel (como altura, flexibilidade e distribuição da área foliar) e de condições atmosféricas (como vento e nuvens) (PEARCY *et al.*, 1994). Há extrema variação na intensidade (50-2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), na duração (segundos a minutos) e na frequência (ocorrendo em blocos ou esporadicamente) de “sunflecks”, sendo um recurso de disponibilidade basicamente imprevisível. Pouco é conhecido acerca das respostas de diferentes espécies a padrões de variabilidade luminosa distintos, havendo apenas uma pré-concepção de que espécies mais tardias da sucessão são mais eficientes no uso de “sunflecks” (PEARCY, 1987; KÜPPERS *et al.*, 1996). Os primeiros “sunflecks” após o escuro, ou períodos prolongados de baixa luz, em geral não são utilizados porque a assimilação de CO₂ está limitada pelo baixo estado de indução fotossintética. Esta limitação é removida gradualmente nos pulsos de luz subseqüentes, de modo que

“sunflecks” posteriores são utilizados com maior eficiência (CHAZDON & PEARCY, 1986; KÜPPERS *et al.*, 1996). Assim, o ganho e a perda de indução são a base da capacidade de uma folha assimilar CO₂ em resposta a um sunfleck. Reações rápidas e coordenadas da condutância estomática com a maquinaria biofísica e bioquímica da assimilação de CO₂ são, de forma geral, pré-requisito para a utilização fotossintética de “sunflecks” (LÜTTGE, 1997).

A hipótese de que as espécies florestais tropicais podem ser classificadas em grupos funcionais, com base em seu perfil fisiológico, tem sido reforçada por estudos como os de MULKEY *et al.* (1993) e ELLIS *et al.* (2000). Contudo, um corpo crescente de evidências aponta que a distinção entre grupos funcionais, com base em parâmetros fisiológicos isolados, subestima o potencial de plasticidade existente nas espécies florestais tropicais (VALLADARES *et al.*, 2000; PORTES *et al.*, 2008 dados não publicados). Apesar do estudo de ELLIS *et al.* (2000) apresentar uma diferenciação entre grupos funcionais com base em parâmetros de trocas gasosas, não foi encontrada nenhuma evidência de diferenças em flexibilidade fisiológica. Isto pode ter ocorrido porque a flexibilidade fisiológica foi avaliada usando coeficientes de variação, estimativa que desconsidera a dimensão temporal, fundamental para avaliar respostas de um sistema a variações ambientais. Assim, ainda não há um critério confiável que estabeleça uma diferenciação clara entre as espécies de diferentes fases da sucessão florestal com base em seu perfil fisiológico, e ainda não é claro como as espécies de diferentes grupos sucessionais respondem às variações ambientais (STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1996; ELLIS *et al.*, 2000).

Segundo LAMBERS *et al.* (1998), não há uma única e exclusiva característica ecofisiológica que confira superioridade competitiva a espécies de diferentes estágios sucessionais, o que impossibilitaria uma distinção inequívoca de grupos com base apenas em características pontuais. Muito provavelmente, o que possibilita a ocupação de ambientes distintos é a capacidade das espécies de lidar com diferentes tipos de variabilidade ambiental. STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ (1996) propõem que os modelos de recursos múltiplos e único não são contraditórios, mas que refletem diferenças na escala de resposta à variação ambiental entre espécies pioneiras e não-pioneiras. O presente estudo visa elucidar justamente quais são as propriedades que

conferem estabilidade ao sistema de trocas gasosas e que permitem a utilização de luz em diferentes padrões de variabilidade ambiental.

1.4. Modelo de estudo

Com o intuito de investigar como a complexidade da dinâmica e a conectância de redes atuam sobre a estabilidade de um sistema e permitem adaptabilidade a diferentes padrões de variabilidade ambiental, foi utilizado como modelo o sistema de trocas gasosas de espécies florestais tropicais, em estágio de estabelecimento. O estágio de estabelecimento é crucial para a sobrevivência das plantas e as trocas gasosas são fundamentais para o desenvolvimento, particularmente na manutenção de um balanço positivo de carbono (BJÖRKMAN, 1973). Este modelo apresenta uma série de vantagens, como a de possibilitar a medida não destrutiva do comportamento do sistema ao longo do tempo, gerando séries temporais longas utilizando um analisador de gás por infra-vermelho (IRGA).

O IRGA permite avaliar a relação entre a assimilação de CO_2 (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e conteúdo intercelular de CO_2 (C_i). Dentre estas variáveis A e g_s se destacam, possuindo um papel central no processo fotossintético, sendo que sua dinâmica depende da coordenação de processos em diversas escalas espaço-temporais de organização.

A taxa de assimilação depende, basicamente, de duas escalas distintas: a fotoquímica e a bioquímica. A etapa fotoquímica da fotossíntese ocorre na escala de frações de segundo, onde a luz incidente precisa ser utilizada pelo aparato fotoquímico de forma eficiente, dependendo particularmente da eficiência do fotossistema II (PSII), e ser transmitida na forma de fluxo de elétrons pela cadeia transportadora de elétrons. A eficiência deste processo depende de uma rede regulatória intrincada, sendo influenciada por fatores ambientais como temperatura, estado hídrico, e irradiância (DEEMING & BJÖRKMAN, 1987; GENTY *et al.*, 1989; KRALL & EDWARDS, 1992). A etapa bioquímica depende do ATP e NADPH resultantes da etapa fotoquímica, mas também depende da ativação pela luz de algumas enzimas do ciclo de Calvin e da disponibilidade de pools metabólicos, particularmente da regeneração de ribulose-1,5-bifosfato (RuBP), que ocorre na escala de poucos minutos (1-2 minutos)

(KIRSCHBAUM & PEARCY, 1988a; SASSENATH-COLE & PEARCY, 1992). Na escala de vários minutos, ocorre a ativação dependente de luz da enzima responsável pela catálise do CO_2 com RuBP, a ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) (KIRSCHBAUM & PEARCY, 1988b; PEARCY, 1990). Assim, a eficiência e a coordenação destes processos refletem na dinâmica de assimilação de CO_2 , mas que ainda depende da disponibilidade de CO_2 no interior da folha, sendo influenciada também pelo estado hídrico. Neste ponto, a abertura e o fechamento dos estômatos possuem papel central.

A abertura e o fechamento estomático regulam, ao mesmo tempo, a concentração de CO_2 dentro da folha e a perda de H_2O , atuando de maneira central no controle da assimilação e da transpiração a curto prazo (FARQUHAR & SHARKEY, 1982; JONES, 1998; SCHULZE *et al.*, 2002). A condutância estomática (g_s) depende não só da abertura dos estômatos, mas também da demanda evaporativa do ambiente. Dependendo da diferença de pressão de vapor entre folha e ar, forma-se uma camada limite maior ou menor que impõe resistência às trocas gasosas (FARQUHAR & SHARKEY, 1982; JONES, 1998). Os mecanismos de abertura e fechamento dos estômatos ainda não são completamente conhecidos, mas já foi descrita a influência da luz azul (através de fitocromos), da irradiância (através de fotossíntese estomática), do estado hídrico (através do potencial hídrico dos tecidos da folha), da temperatura, do déficit de pressão de vapor, da concentração e da sensibilidade das células a fitormônios reguladores de crescimento (PGR) e do relógio biológico (FARQUHAR & SHARKEY, 1982; ZEIGER *et al.*, 1987; ERDEI *et al.*, 1998; JONES, 1998). Além destes fatores, a abertura estomática é regulada também pela concentração de CO_2 no interior da folha, o que implica em uma retro-alimentação (feedback) entre assimilação e condutância estomática: maior A diminui C_i que implica em aumento de g_s , esse aumento eleva C_i que pode, ainda, acarretar em aumento de A (JONES, 1998; SCHULZE *et al.*, 2002).

No presente trabalho, lançamos mão de uma abordagem sistêmica que permite quantificar a interação entre os elementos do sistema, a fim de avaliar os efeitos coletivos da coordenação de processos em escalas distintas. A partir de séries temporais medidas com um IRGA, foi construída uma rede de trocas gasosas formadas pelas relações A - g_s , A - E , A - C_i , g_s - E e g_s - C_i . Neste contexto, a conectância da rede de trocas gasosas corresponde às forças de ligação entre estas variáveis.

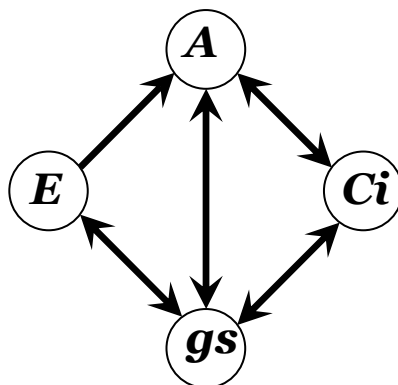


Figura 1: Rede de trocas gasosas construídas pelas variáveis registradas por um analisador de gás por infravermelho (IRGA): assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e concentração intercelular de CO_2 (Ci). Setas duplas representam relações de feedback.

1.5. Objetivos e hipóteses

O objetivo geral do trabalho foi investigar quais são as propriedades sistêmicas que conferem estabilidade ao sistema de trocas gasosas e que permitem a utilização de luz em diferentes padrões de variabilidade ambiental. Particularmente, qual a relação entre conectância de rede, complexidade da dinâmica, acoplamento do sistema ao ambiente e capacidade de modulação de rede com a capacidade do sistema de trocas gasosas responder a variações ambientais. A hipótese geral é de que sistemas de trocas gasosas mais estáveis permitem maior flexibilidade fisiológica, possível por uma maior capacidade do sistema de modular a conectância da rede e o acoplamento com o ambiente. Assim como dinâmicas mais complexas seriam derivadas de redes com maior conectância que permitiriam maior capacidade de controle, estando associadas a maior capacidade homeostática do sistema.

Inicialmente, assumimos o modelo de recursos múltiplos (seção 1.3) a partir do qual pressupõe-se que espécies pioneiras são mais flexíveis do que não-pioneiras. Para conduzir a investigação foram formulados os seguintes pressupostos:

a) Existe uma distinção possível entre os grupos funcionais, sendo que as espécies pioneiras e as não-pioneiras são distinguíveis com base em seu perfil fisiológico.

b) Pioneiras possuem maior flexibilidade fisiológica.

c) A estabilidade do sistema de trocas gasosas está fortemente relacionada à flexibilidade fisiológica necessária para a planta lidar com variações em múltiplos recursos.

d) Dinâmicas mais complexas e redes mais conectadas estão relacionadas à maior estabilidade do sistema.

e) ApEn quantifica adequadamente complexidade da dinâmica e Cg estima corretamente a conectância da rede.

Apesar de todos estes pressupostos serem assumidos inicialmente, os resultados dos experimentos permitirão que estes sejam questionados ou reformulados. Assim, foram realizados três experimentos que permitiram a investigação de hipóteses distintas.

1.5.1. Experimento I: Condições constantes

O primeiro experimento, realizado em condições ambientais constantes, tem como objetivo avaliar características sistêmicas intrínsecas aos sistemas de trocas gasosas das diferentes espécies estudadas, que não seriam fruto de respostas a variações ambientais. A hipótese testada é de que, por serem mais flexíveis, espécies pioneiras possuem redes de trocas gasosas intrinsecamente mais conectadas e dinâmicas de A e g_s mais complexas. As variáveis A e g foram escolhidas como representativas do comportamento dinâmico do sistema por serem cruciais ao processo fotossintético, possuindo feedback entre si e com outras variáveis. Assim, a hipótese a ser testada no experimento pode ser formulada como:

i) Maior Cg e ApEn de A e g_s devem ocorrer nas espécies consideradas mais flexíveis, as pioneiras.

1.5.2. Experimento II: Lightflecks

O segundo experimento avaliou a resposta das mesmas espécies utilizadas no experimento I a variações ambientais controladas, especificamente pulsos de luz (“lightflecks”). O objetivo foi testar a hipótese de que as espécies que, no experimento I, apresentaram intrinsecamente maior complexidade das dinâmicas de A e gs e maior conectância global da rede de trocas gasosas, deverão apresentar maior capacidade de lidar com perturbações ambientais, particularmente maior capacidade de aproveitamento de “lightflecks”, assim como maior capacidade de modulação da rede de trocas gasosas, no caso mudança na estrutura de correlação entre as variáveis em resposta aos pulsos de luz. A modulação de rede permitiria ao sistema aumentar e diminuir a conectância de acordo com a demanda ambiental, possibilitando maior capacidade de resposta a condições variáveis.

ii) Espécies com C_g e $ApEn$ de A e gs intrinsecamente maiores devem apresentar maior eficiência do uso de pulsos de luz e maior capacidade de modulação de rede.

1.5.3. Experimento III: Sunflecks

O terceiro experimento avaliou a resposta de espécies a variações ambientais naturais, especificamente “sunflecks”. A hipótese testada é de que plantas com maior capacidade de utilização de “sunflecks” apresentam maior C_g e maior acoplamento do sistema ao ambiente, que permitem maior controle interno e respostas mais rápidas e mais precisas às flutuações ambientais.

iii) Maior conectância da rede e acoplamento do sistema ao ambiente devem ocorrer em plantas com maior capacidade de resposta.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Como estratégia geral de pesquisa, as trocas gasosas de espécies arbóreas nativas brasileiras foram avaliadas através de um analisador de gás por infravermelho modelo CIRAS-2 (PP-Systems, UK), em uma área foliar de $2,7 \text{ cm}^2$ na parte basal da folha, próxima ao pecíolo, em folhas jovens, porém maduras, e completamente expandidas. O CIRAS-2 possibilita o registro dos valores de assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e concentração intercelular de CO_2 (C_i) de forma contínua, sendo também possível controlar as condições ambientais dentro da câmara de amostragem. As medidas foram realizadas em plantas com aproximadamente 12 meses de idade, cultivadas em condições de viveiro (aproximadamente 50% da irradiância solar total) em potes plásticos com 12 kg de solo tipo argissolo vermelho-amarelo de textura arenosa-média, e irrigadas diariamente. O estudo foi inteiramente realizado na Universidade do Oeste Paulista (UNOESTE) situada em Presidente Prudente, São Paulo, com os recursos do EcoLab (sob a chefia do Prof. Dr. Gustavo Maia Souza).

Três experimentos foram realizados a fim de abordar as hipóteses acima levantadas (seção 1.5). Nos experimentos I e II foram utilizadas seis espécies arbóreas pertencentes a grupos distintos da sucessão florestal tropical, três pioneiras e três não-pioneiras, segundo LORENZI (1992):

Pioneiras: *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae), nome popular Embaúba, *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae), nome popular Sangra D'água e *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae), nome popular Babosa branca.

Não-pioneiras: *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae), nome popular Ipê-rosa, *Chorisia speciosa* St. Hil. (Bombacaceae), nome popular Paineira, ambas classificadas como secundárias, e a secundária inicial *Rhamnidium elaeocarpus* Reiss. (Rhamnaceae), nome popular Cafezinho.

2.1. Experimento I: Condições constantes

O primeiro experimento realizado teve o objetivo de testar se espécies pioneiras apresentam, intrinsecamente, maior conectância na rede de trocas gasosas e dinâmicas

mais complexas quando comparadas às espécies não-pioneiras (hipótese **i**) na seção 1.5.1). Para tanto, foram registradas séries temporais de A , g_s , E e C_i das 09:00 às 16:00h, em intervalos de 10 segundos, sob condições constantes na câmara de amostragem. As medidas foram realizadas nas espécies mencionadas na seção 2, em 3 folhas por indivíduo e em 3 indivíduos por espécie, escolhidos aleatoriamente entre os meses de fevereiro e abril de 2007. Antes das medidas, as plantas amostradas foram expostas à luz solar por 30 minutos, com o intuito de promover um estado de indução semelhante nos diferentes indivíduos, uma vez que estão inevitavelmente sujeitos a variação de incidência luminosa nas diferentes posições do viveiro e nos diferentes dias. A complexidade da dinâmica foi avaliada nas séries de A e g_s , eleitas como representativas da estabilidade do sistema de trocas gasosas.

As condições ambientais foram fixadas para minimizar o ruído externo, permitindo a captura da dinâmica intrínseca ao sistema de trocas gasosas. O controle interno do CIRAS-2 foi ajustado para manter as condições da câmara de amostragem em DFFF (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos) de $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, temperatura de 28°C , concentração de CO_2 de $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e DPV (déficit de pressão de vapor do ar) em torno de 1,5 kPa.

2.1.1. Ruído experimental

Com o objetivo de avaliar o ruído nas medidas e a capacidade de controle do CIRAS-2 foram realizadas medidas com a câmara de amostragem vazia, sob condições constantes. O controle de CO_2 se mostrou estável, sendo mantida a concentração de $380,00 \pm 0,78 \mu\text{mol mol}^{-1}$, com um coeficiente de variação (CV) de 0,2%. A DFFF também exibiu pouca variação, sendo mantida em $1199,33 \pm 5,65 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, CV = 0,47%. A temperatura foi controlada em $27,96 \pm 0,10^\circ\text{C}$, CV = 0,36%. O controle da umidade da câmara se mostrou mais problemático, mas ainda em níveis aceitáveis, sendo controlado em $16,03 \pm 1,74$ mbar de pressão de H_2O e DPV de $1,58 \pm 0,18$ kPa. O ruído nas medidas de A e g_s foi consideravelmente baixo. A média de A foi de $-0,01 \pm 0,05 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e de g_s $0,08 \pm 0,33 \text{ mmol de H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, sendo o ruído cerca de 10^3 vezes menor do que os valores medidos nas plantas. Estes dados apontam que o aparelho é adequado para o tipo de análise realizada.

2.1.2. Análise de conectância de rede de trocas gasosas

A conectância da rede de trocas gasosas foi estimada a partir da análise de conectância global (C_g), definida por AMZALLAG (2001), que avalia a força de relação entre as variáveis de uma rede. O valor do coeficiente de correlação (r) é calculado para cada par de variáveis de interesse na rede, método inspirado na análise de trilha, “path analysis” (AMZALLAG, 2001). Para obter a intensidade de relação além de sua significância, foi realizada uma transformação-z:

$$z = 0,5 \times \ln \left[\frac{(1+r)}{(1-r)} \right]$$

Este valor corresponde ao grau de conectância entre um par de elementos da rede, sendo calculado entre as variáveis fisiológicas que compõe a rede de trocas gasosas: $A-gs$, $A-E$, $A-Ci$, $gs-E$, $gs-Ci$ (SOUZA *et al.*, 2004b). C_g é, então, calculada pela média dos valores z de cada par de elementos da rede. O parâmetro $C_{g_{\max}}$ foi calculado considerando a máxima correlação possível entre as variáveis (~ 1) como valor de C_g máxima:

$$C_{g_{\max}} = \left(\frac{C_g}{C_{g \text{ máxima}}} \right) \times 100$$

Este parâmetro tem o propósito de expressar o grau de conectância absoluto da rede, resultando em valores de mais fácil comparação.

2.1.3. Análise preliminar das séries temporais

Inicialmente foi realizada uma “limpeza” e padronização das séries temporais, todas permanecendo com um total de 2.000 pontos, correspondente a 20.000 segundos ou 5,6 h de registro contínuo, suficiente para as análises realizadas.

Como recomendado por WILLIAMS (1997), foi realizado um procedimento de análise preliminar das características das séries temporais, iniciando por uma inspeção

visual que evidenciou a existência de tendências ao longo do curso diário (i.e. variações em escalas de tempo superior ao intervalo amostrado). Tendências não apresentam reprodutibilidade estatística e podem implicar em valores inadequados de autocorrelação para análises de complexidade. Autocorrelação corresponde, literalmente, a como algo está correlacionado a si próprio, sendo calculada por:

$$\text{Autocorrelação} = \frac{\sum_{t=1}^{N-m} (x_t - \bar{x}) \times (x_{t+m} - \bar{x})}{\sum_{t=1}^N (x_t - \bar{x})^2}$$

Sendo a parte superior da equação a somatória do produto do desvio da série original (com total de N pontos) com a série defasada, ou em “lag”, de m pontos (com $N-m$ pontos), do tempo inicial ($t=1$) até o final ($N-m$), e a parte inferior à variância da série original (WILLIAMS, 1997). Esta equação corresponde à:

$$\text{Autocorrelação} = \frac{\text{Autocovariância}}{\text{Variância}}$$

A partir da autocorrelação calculada para $N/4$ valores sucessivos de m , foi construído um correlograma a fim de verificar a necessidade de retirar a tendência das séries, isto é, estacionarizá-las. A estacionarização foi realizada pelo método da primeira diferença (CHATFIELD, 1989; WILLIAMS, 1997).

2.1.4. Análise da complexidade da dinâmica de A e gs

Inicialmente foi calculado o coeficiente de variação (CV) das variáveis fisiológicas, mesmo não sendo um método adequado de estimativa de variabilidade temporal:

$$CV = \left(\frac{\sigma}{\mu} \right) \times 100$$

Onde σ é o desvio padrão e μ a média.

Métodos utilizados para sistemas com comportamento caótico foram empregados para avaliar a complexidade da dinâmica de *A* e *gs* das diferentes espécies. Primeiramente, o atrator destes sistemas foi reconstruído segundo o método de Takens (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994; WILLIAMS, 1997) em dimensões de imersão de 2 e 3, evidenciando o comportamento das trajetórias do sistema. Com o auxílio do programa CDA (Chaos Data Analyser: The Professional Version, Physics Academic Software, 1995), foram calculados os seguintes parâmetros indicativos da complexidade da dinâmica do sistema:

Tempo de autocorrelação (τ) – Medida do tempo em que os dados se correlacionam com dados antecedentes, obtida pelo tempo em que a função de correlação cai para 1/e do valor máximo de autocorrelação. Dinâmicas mais regulares exibem maior τ do que dinâmicas mais irregulares (SPROTT & ROWLANDS, 1995).

Complexidade relativa de Lampel-Ziv (LZ) – Uma medida da complexidade algorítmica da série temporal. Complexidade alta está associada a valores próximos de 1 e previsibilidade alta a valores próximos de 0, segundo o algoritmo de KASPAR & SCHUSTER (LEMPEL & ZIV, 1976; KASPAR & SCHUSTER, 1987).

Expoente de Lyapunov – Medida da taxa em que duas trajetórias próximas no espaço de fases divergem (em bits/10 s) com dimensão de imersão de 3. Dinâmicas complexas apresentam valores positivos, dinâmicas periódicas valores negativos ou zero e dados aleatórios valor infinito, segundo o algoritmo de WOLF *et al.* (1985).

Entropia de Kolmogorov-Sinai (KS) – Soma dos expoentes de Lyapunov positivos na base “e”, (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994) segundo o algoritmo de GRASSBERGER & PROCACCIA (1983). É uma medida de complexidade da dinâmica, sendo tão maior quanto mais irregular a série.

O principal método empregado para quantificar a complexidade dinâmica de *A* e *gs* foi o algoritmo entropia aproximada (ApEn) definido em PINCUS, 1991. Este algoritmo possui propriedades desejadas para contextos experimentais, tais como ser pouco afetado por ruído e ser insensível a artefatos e outliers. Para ser computada, ApEn requer dois parâmetros: uma sequência de dados de tamanho *m* e uma janela de tolerância de tamanho *r*. ApEn mede a probabilidade logarítmica de que seqüências que estão próximas (dentro de *r*), para *m* observações contíguas, continuem próximas em comparações aos incrementos subsequente. Assim, seqüências com um comportamento

regular (como um seno) apresentam baixos valores de ApEn, enquanto seqüências com maior grau de irregularidade possuem altos valores de ApEn. Na análise realizada foram fixados os valores $m = 1$ e $r = 0,20$ (20% do desvio padrão), onde uma diferença tão pequena quanto 0,15 entre o valor de ApEn de duas séries, pode ser considerada estatisticamente significativa com $p = 0,001$ (PINCUS, 1991; SOUZA *et al.*, 2005a). Para mais informações sobre propriedades matemáticas e estatísticas de ApEn consultar PINCUS & HUANG (1992) e PINCUS & GOLDBERGER (1994), e sobre a abrangência da sua aplicabilidade e significado fisiológico ver PINCUS (2000).

Como referência para o significado dos valores que estimam a complexidade da dinâmica, o cálculo destes parâmetros foi utilizado para duas séries (SPROTT & ROWLANDS, 1995):

Seno – Série com 2.000 pontos representando uma função periódica simples, com alta regularidade.

Ruído – Série com 2.000 pontos aleatórios, com distribuição normal centrada no zero e com desvio padrão de 1, ilustrando o que é esperado de um conjunto de dados completamente irregular.

2.2. Experimento II: Lightflecks

O segundo experimento teve o objetivo de testar se as espécies que apresentaram sistemas de trocas gasosas potencialmente mais estáveis são as mesmas espécies que possuem intrinsecamente dinâmicas de A e g_s mais complexas e rede de trocas gasosas mais conectada, possuindo maior capacidade de lidar com perturbações ambientais, particularmente maior capacidade de aproveitamento de “lightflecks” (hipótese **ii**) apresentada na seção 1.5.2). Particularmente, espera-se que as espécies com maior flexibilidade fisiológica (em princípio as espécies pioneiras) apresentem maior capacidade de aproveitamento de pulsos de luz (“lightflecks”) comparadas às espécies menos flexíveis, bem como maior capacidade de modulação da rede de trocas gasosas que, no caso, seria mudança na estrutura de correlação entre as variáveis em resposta aos pulsos de luz.

A resposta do sistema de trocas gasosas a pulsos de luz foi avaliada em 3 indivíduos de cada espécie utilizada no experimento I (seção 2) após adaptação ao

escuro e após indução completa, a partir de um protocolo definido na execução automática de curvas de resposta à luz do CIRAS-2. As plantas foram mantidas no escuro por 1 hora antes do início das medidas visando à desativação do aparato fotossintético. Após este período, a folha foi colocada na câmara de amostragem do CIRAS-2, permitindo uma leitura inicial dos parâmetros de trocas gasosas em condições de escuro, medidas por 90 s consecutivos em intervalos de 3 s. Foram, então, aplicados 5 pulsos de luz com 30 s de duração, DFFF de $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, intercalados por 30 s de escuro, sendo as medidas registradas em intervalos de 3 s. Estes pulsos iniciaram o processo de indução fotossintética da folha que foi completo por um período de 20 min de luz constante (DFFF de $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), possibilitando estimar a taxa máxima de assimilação de CO_2 (A_{max}) no estado estacionário da folha amostrada, que é necessária para os cálculos de eficiência do uso da luz. Após a indução completa, a folha foi submetida à outra seqüência de 5 pulsos, similar à inicial, permitindo avaliar a perda da indução fotossintética adquirida durante o período de luz constante. A Figura 2 ilustra o protocolo utilizado mostrando o registro da variação de DFFF ao longo de um experimento. Durante todo o experimento a concentração de CO_2 foi fixada em $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$, a temperatura em 28°C e o DPV em 1,5 kPa. O experimento foi realizado entre novembro e dezembro de 2007.

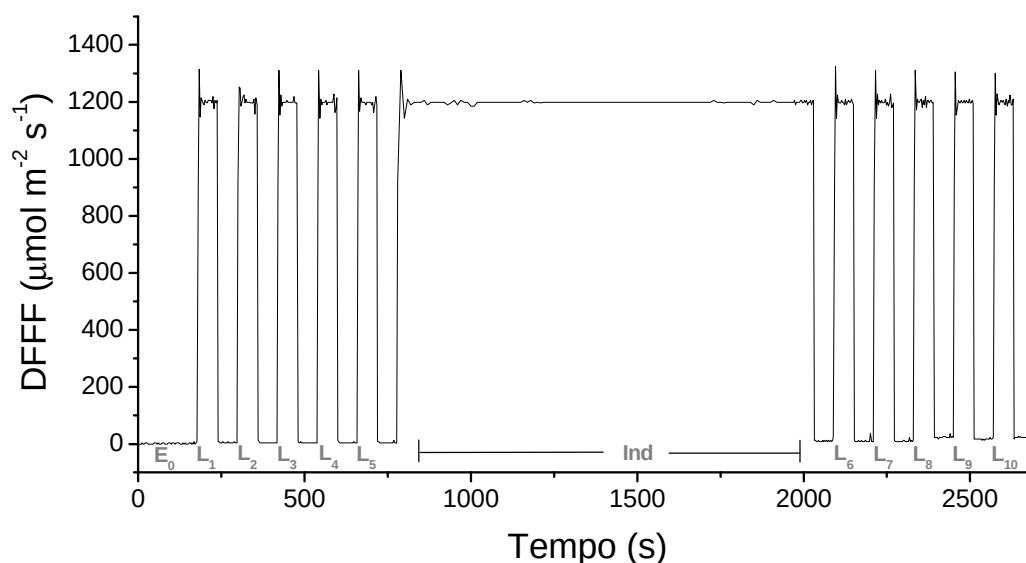


Figura 2: Registro da variação da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) no decorrer do experimento II. Inicialmente foi realizada uma medida no escuro (E_0) e aplicados 5 pulsos de luz (L_{1-5}) que iniciam a indução fotossintética, sendo completa sob luz constante (Ind). Após o período de indução foram aplicados outros 5 pulsos de luz (L_{6-10}) para avaliar a perda de indução sob luz variável.

2.2.1. Análise de eficiência do uso da luz

A eficiência do uso da luz foi avaliada em cada pulso por dois parâmetros: a eficiência do uso de “lightflecks” (LUE) e o estado de indução (IS).

O parâmetro LUE corresponde à relação entre a quantidade total de CO_2 assimilado, devido ao pulso de luz com a quantidade total de CO_2 que seria assimilado caso A_{max} fosse atingido imediatamente após a incidência da luz, i.e. caso não houvesse limitações de indução, de defasagem de resposta nem de assimilação de CO_2 pós-iluminação (VALLADARES *et al.*, 1997). Para este experimento específico LUE foi calculado por:

$$LUE = \left(\frac{\int_{iniA}^{fimA} A_L}{A_{max} \times 60} \right) \times 100$$

Onde A_L é a assimilação de CO_2 devida ao pulso de luz, integrada do início da assimilação positiva ($iniA$) até o final ($fimA$), A_{max} é o valor máximo de assimilação durante o período de indução, e 60 s corresponde à duração do pulso de luz. A eficiência total de uso dos pulsos de luz (LUE_{total}) foi calculada por:

$$LUE_{total} = \left(\frac{\sum_{L_1}^{L_{10}} \int_{iniA}^{fimA} A_L}{\sum_{L_1}^{L_{10}} A_{max} \times 60} \right) \times 100$$

Onde L_1 é o primeiro pulso de luz e L_{10} o último.

O parâmetro IS corresponde à porcentagem do total de indução atingida num determinado pulso de luz calculado por:

$$IS = \left(\frac{A_{maxL}}{A_{max}} \right) \times 100$$

Onde A_{maxL} corresponde à assimilação máxima de CO_2 durante um determinado pulso e A_{max} à assimilação máxima de CO_2 em estado estacionário, obtido durante o período de indução (modificado de CHAZDON & PEARCY, 1986).

Os gráficos de LUE e IS ao longo dos primeiros 5 pulsos de luz, antes do período de indução, avaliam o ganho de eficiência do uso de “lightflecks” e o ganho de indução, respectivamente. Quanto aos gráficos de LUE e IS no decorrer dos 5 pulsos finais, após o período de indução, avaliam a perda de eficiência do uso de “lightflecks” e a perda de indução, respectivamente.

As médias de LUE_{total} e condutância estomática inicial (gs_{ini}) foram comparadas através de ANOVA, com teste Tukey de comparação de médias *a posteriori* ($p = 0,05$).

2.2.2. Análise de conectância da rede

A análise de conectância entre as variáveis fotossintéticas, que compõem a rede de trocas gasosas foi realizada do modo descrito na seção 2.1.2, porém em diversas partes da série. A conectância entre as variáveis e a conectância global da rede foi calculada para: o período de escuro (E_0), os 5 primeiros pulsos de luz (L_{1-5}), os 5 períodos de escuro que sucedem os pulsos (E_{1-5}), o período de indução (Ind), os 5 pulsos de luz após a indução (L_{6-10}) e os períodos de escuro que os intercalam (E_{6-11}).

A capacidade de modulação da rede, neste caso a capacidade do sistema de trocas gasosas alterar a estrutura de correlação entre as variáveis, foi avaliada pela mudança relativa nos valores de conectância entre o primeiro estado basal E_0 e durante as perturbações L_{1-5} e intervalos E_{1-5} , bem como entre o segundo estado basal Ind e durante as perturbações L_{6-10} e intervalos E_{6-11} . Também foi avaliada a tendência de aumento em C_g dos pulsos iniciais aos finais através de uma regressão linear, executada a partir do programa OriginPro 7.5.

As médias de C_g inicial (C_{gini}), calculada entre L_{1-5} e E_{1-5} , e final (C_{gfin}), calculada entre L_{6-10} e E_{6-11} , foram comparadas através de ANOVA, com teste Tukey ($p = 0,05$) de comparação de médias *a posteriori*.

2.3. Experimento III: Sunflecks

Este experimento teve o propósito de testar se maior conectância da rede e maior acoplamento do sistema ao ambiente está relacionado à maior capacidade de resposta da folha a “sunflecks” (hipótese **iii**) seção 1.5.3). Para tanto, é necessário avaliar a resposta do sistema de trocas gasosas em condições naturais de variabilidade ambiental. Assim, o comportamento do sistema de trocas gasosas foi avaliado em 3 indivíduos de 2 espécies florestais tropicas em resposta à variabilidade ambiental sob um dossel natural. As espécies utilizadas foram a pioneira *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) e a não-pioneira *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) (LORENZI, 1992), em indivíduos de aproximadamente 12 meses de idade. Séries temporais foram geradas a partir de medidas das 09:00 às 16:00h, em intervalos de 5 s, sob condições ambientes de temperatura, DPV e concentração de CO_2 . As séries foram limpas e padronizadas para

um total de 3.500 pontos, correspondendo a 17.500 s ou 4,86 h. A variação de DFFF foi registrada pelos sensores presentes na câmara de amostragem do CIRAS-2. Isso permitiu avaliar o padrão de variabilidade de “sunflecks” assim como as diferentes respostas.

2.3.1. Análise do padrão de variabilidade de sunflecks

Os registros da variação de DFFF foram submetidos a uma transformada rápida de Fourier (FFT) no programa STATISTICA v7.0, sendo realizado um ajuste de uma lei de potência nos dados brutos e na distribuição de intensidades, segundo a expressão:

$$S(f) = \frac{1}{f^\gamma}$$

Onde γ é o expoente característico da lei de potência e, quando $0 < \gamma \leq 2$, a função descreve um ruído $1/f$. Ruídos $1/f$, particularmente o ruído rosa ($\gamma \approx 1$), são típicos de diversos tipos de variáveis ecológicas e são conhecidos por não serem descritíveis por um valor característico (HALLEY, 1996). Assim, pode-se evidenciar o padrão de variabilidade de “sunflecks” tanto em relação à frequência quanto à intensidade.

2.3.2. Análise do comportamento do sistema de trocas gasosas

A densidade total de fluxo de fótons ($iDFFF$) e a assimilação de CO_2 total (iA) foram calculados segundo:

$$iDFFF = \int_0^{17.500s} DFFF$$

$$iA = \int_0^{17.500s} A$$

Posteriormente, foi calculada a razão entre os dois parâmetros a fim de estimar a eficiência do uso da luz ($iA/iDFFF$).

Ajustes lineares entre A -DFFF e gs -DFFF forneceram o valor e a significância do coeficiente de correlação (r) e o valor da inclinação da reta (α), permitindo avaliar a influência da variação de luz sobre A e gs . Os valores de correlação foram também calculados para séries de A e gs em $N/4$ lags de DFFF (onde N é o total de pontos da série), a fim de estimar a defasagem de resposta (delay). O lag entre as séries que resultou no valor máximo de correlação, identificado com auxílio do programa OriginPro 7.5, foi interpretado como a defasagem de resposta de A ou gs à DFFF.

A partir dos cálculos de autonomia (At) apresentados por SOUZA *et al.* (2004c), foi calculado o grau de acoplamento do sistema de trocas gasosas à DFFF e à DPV. O acoplamento do sistema avalia a influência das variáveis ambientais sob o sistema de trocas gasosas, sendo calculada a média dos valores de r z-transformados (seção 2.1.2) entre as variáveis fisiológicas e ambientais. Assim, foi calculado o acoplamento entre as trocas gasosas e DFFF a partir das correlações: A -DFFF, gs -DFFF, E -DFFF e Ci -DFFF. Do mesmo modo, o acoplamento entre as trocas gasosas e DPV se baseou nas correlações: A -DPV, gs -DPV, E -DPV e Ci -DPV. A fim de gerar números de mais fácil comparação, de forma similar à Cg_{max} (seção 2.1.2), o valor das médias dos coeficientes de correlação z-transformados foi dividido pela máxima correlação possível e multiplicados por 100, gerando assim os parâmetros de acoplamento do sistema de trocas gasosas com variações em DFFF (AC_{DFFF}) e DPV (AC_{DPV}).

O cálculo de conectância foi realizado de modo idêntico ao indicado na seção 2.1.2.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Nesta seção, os resultados de cada um dos três experimentos serão discutidos na medida em que forem apresentados, sendo que uma discussão geral será feita ao final de cada experimento.

3.1. Experimento I: Condições constantes

O objetivo do experimento I foi testar a hipótese **i)** (seção 1.5.1) de que espécies pioneiras apresentam séries temporais de A e g_s mais complexas, particularmente exibindo maiores valores de $ApEn$, bem como redes fisiológicas mais conectadas, implicando em maiores valores de C_g , quando comparadas a espécies não-pioneiras. Estas características estariam relacionadas à estabilidade do sistema de trocas gasosas, conferindo às espécies pioneiras maior capacidade de lidar com perturbações ambientais. Possivelmente este é o fator que lhes permite a ocupação das clareiras, nicho que apresenta variabilidade em múltiplos recursos (BAZZAZ & PICKETT, 1980).

3.1.1. Análise inicial

Os registros da dinâmica de A e g_s para as espécies estudadas seguem representados a seguir:

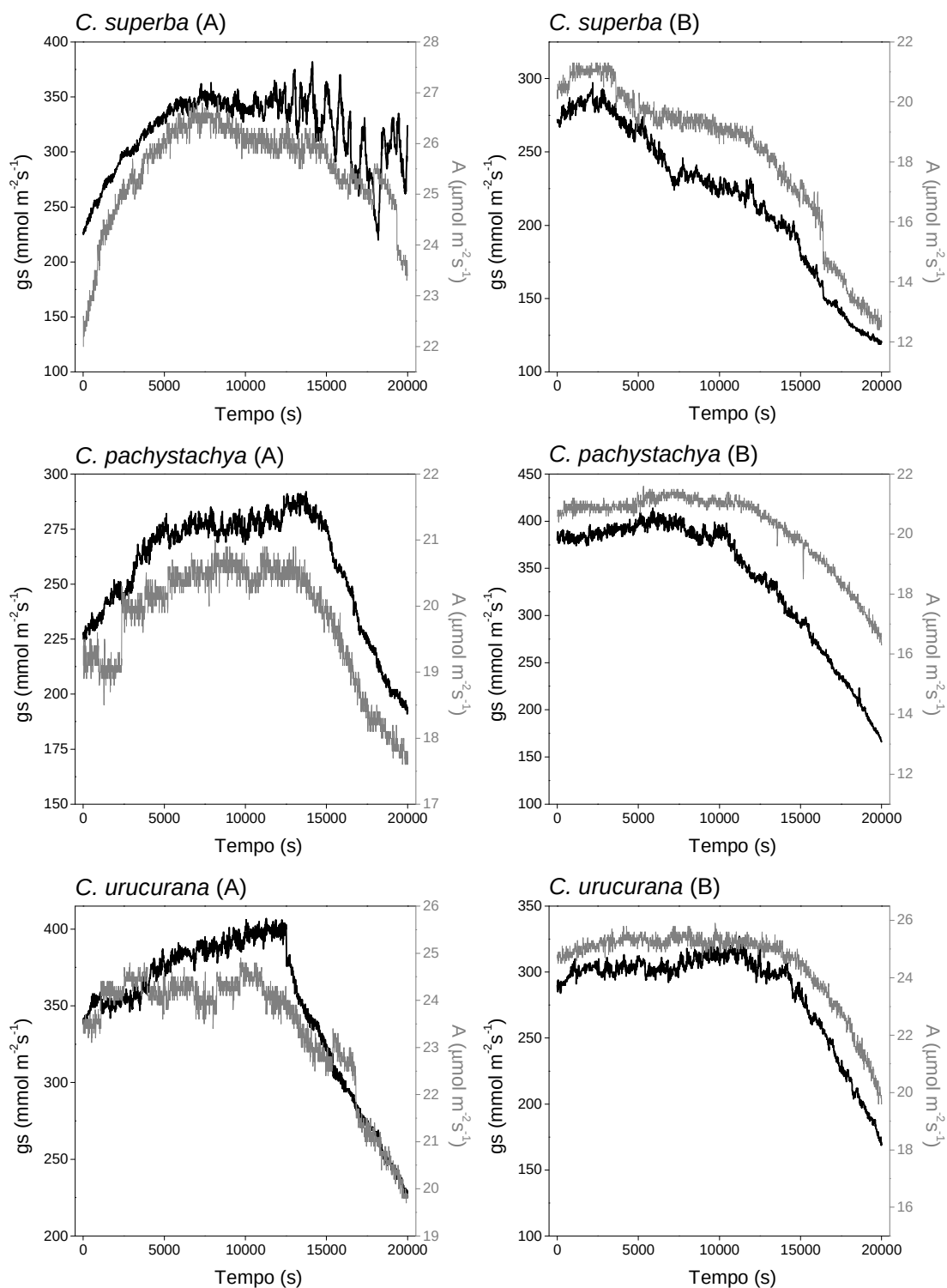


Figura 3: Séries temporais da assimilação de CO₂ (A) (em cinza, eixo à direita) e condutância estomática (g_s) (em preto, eixo à esquerda) de dois indivíduos (A e B) de cada espécie **pioneira** estudada. Medidas realizadas sob condições constantes na câmara de amostragem, em intervalos de 10 s, das 9:00 às 16:00hs.

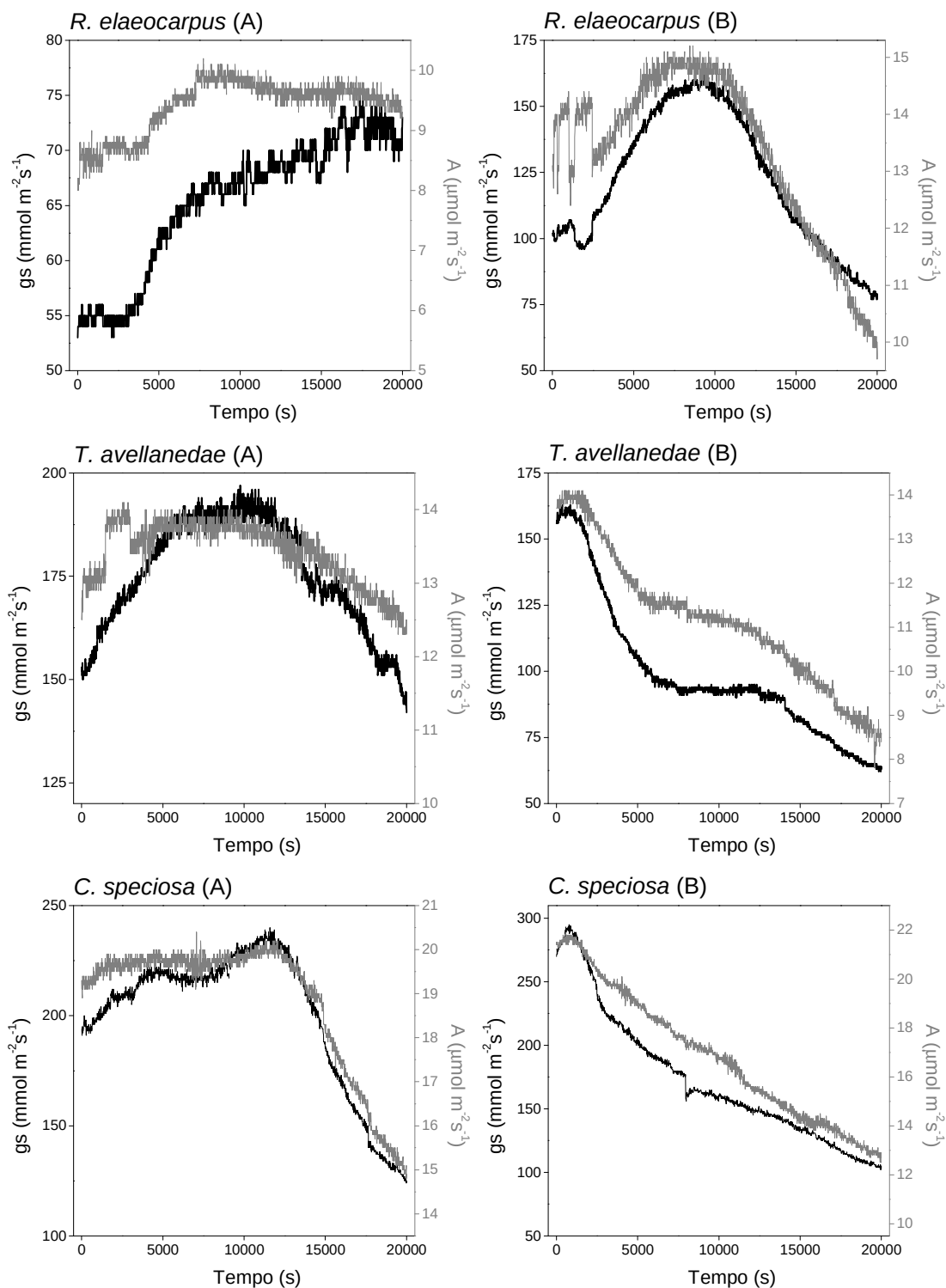


Figura 4: Séries temporais da assimilação de CO₂ (A) (em cinza, eixo à direita) e condutância estomática (g_s) (em preto, eixo à esquerda) de dois indivíduos (A e B) de cada espécie **não-pioneira** estudada. Medidas realizadas sob condições constantes na câmara de amostragem, em intervalos de 10 s, das 9:00 às 16:00hs.

As séries de A e g_s apresentaram forte variação ao longo do período de medida (Figura 3 e 4), mesmo sob condições constantes, evidenciando um componente endógeno da variação fotossintética e de abertura estomática. Essa variação pode ser atribuída a fatores endógenos, uma vez que não estão associadas a respostas a mudanças em fatores ambientais, fazendo parte do ritmo circadiano da planta (HENNESSEY & FIELD, 1991; McCLUNG, 2001; SOUZA *et al.*, 2004b). Este fenômeno é conhecido já há algum tempo (BARRS, 1971; McCLUNG, 2001), sendo atribuído principalmente, mas não exclusivamente, aos ritmos endógenos de abertura e fechamento estomático que regulam a difusão de CO_2 para as células que realizam fotossíntese no mesófilo foliar (HENNESSEY & FIELD, 1991; JONES, 1998; McCLUNG, 2001). Em termos sistêmicos, a origem do ritmo de abertura e fechamento estomático pode ser interpretada como sendo fruto da auto-organização dos estômatos que, a partir de interações locais, resultam em uma coordenação global de sua função levando à propriedade emergente da ritmicidade (MOTT & BUCKLEY, 2000; RASCHER *et al.*, 2001; MOTT & PEAK, 2007; PRADO & SOUZA, dados não publicados).

Observando as séries na Figura 3 e 4, é possível notar que não há um padrão circadiano de A e g_s característico de espécie ou grupo funcional. Em todas as espécies, foram observadas variantes do mesmo padrão geral dependente do estado de indução fotossintética inicial das plantas amostradas. A indução fotossintética possui basicamente dois componentes, um rápido e um lento. O componente rápido ocorre em 1-2 min, estando relacionado à ativação pela luz de algumas enzimas do ciclo de Calvin e fornecimento de pools metabólicos (KIRSCHBAUM & PEARCY, 1988; SASSENATH-COLE & PEARCY, 1992). Na fase lenta, a Rubisco é ativada, num tempo de aproximadamente 5 min, e inicia-se um processo de abertura estomática que ocorre em 5-30 min ou mais (KIRSCHBAUM & PEARCY, 1988; PEARCY, 1990). Como as plantas já haviam sido expostas à luz solar por 30 minutos antes da medida, provavelmente apenas a abertura estomática limitava as taxas de assimilação de CO_2 . Em situações em que a abertura estomática estava elevada no início das medidas, os registros de A e g_s já começam em valores altos, caindo ao longo do dia com o fechamento espontâneo dos estômatos. Em situações onde a indução ainda não estava completa os valores de g_s aumentam, seguidos pelos valores de A , mantendo-se em níveis máximos até o final da medida ou apresentando uma queda ao se aproximar do

final do dia (Figuras 3 e 4). Essas variações de perfil circadiano podem estar relacionadas à heterogeneidade inevitável de exposição das folhas à luz solar, tanto pela posição no viveiro quanto pela orientação e ângulo da folha em relação ao sol, e também pelas variações climáticas entre os dias de amostragem. Em termos cronobiológicos, é como se “flagrássemos” as plantas em diferentes horários de seu dia subjetivo.

As médias e desvios dos parâmetros fisiológicos calculados a partir das séries estão apresentados na Tabela 1. O valor médio e integrado das variáveis fisiológicas foi compatível com o que é esperado pela distinção clássica entre pioneiras e não-pioneiras (BAZZAZ & PICKETT, 1980; MULKEY *et al.*, 1993; ELLIS *et al.*, 2000), exceto pela não-pioneira *C. speciosa* que apresentou valores de A , g_s , E , A integrado (iA) e E integrado (iE), típicos de pioneiras (Tabela 1). Este tipo de discrepância de perfil fisiológico já não pode mais ser considerado como algo surpreendente uma vez que muitos estudos apontam que a divisão esperada entre grupos funcionais não é capaz de abranger o potencial de plasticidade das espécies florestais tropicais (VALLADARES *et al.*, 2000; PORTES *et al.*, 2008 dados não publicados). Isto está possivelmente relacionado à imensa heterogeneidade de ambientes existentes numa floresta tropical, que não se limitam à dicotomia clareira X sub-bosque, requerendo que mesmo espécies de fases tardias da sucessão sejam capazes de lidar com altos níveis de variação ambiental e de disponibilidade luminosa (STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1996). Além disso, muitas espécies que habitam nichos sombreados precisam competir fundamentalmente por luz para manter um balanço de carbono positivo, crescer e ocupar um local no dossel, de modo que a capacidade de possuir taxas altas de assimilação de CO_2 pode ser crucial para a sobrevivência destas espécies (BJÖRKMAN, 1973).

Tabela 1: Valor médio e erro padrão de variáveis fisiológicas medidas em séries temporais de 9 indivíduos de cada espécie pioneira e não-pioneira, e média e erro padrão calculadas para os grupos funcionais (pioneira e não-pioneira): assimilação de CO₂ (*A*), condutância estomática (*gs*), transpiração (*E*), assimilação integrada (*iA*), transpiração integrada (*iE*), coeficiente de variação de *A* (*CV A*) e coeficiente de variação de *gs* (*CV gs*).

Espécies	<i>A</i> μmol m ⁻² s ⁻¹	<i>gs</i> mmol m ⁻² s ⁻¹	<i>E</i> mmol m ⁻² s ⁻¹	<i>iA</i> mmol/5,6 h	<i>iE</i> mol/5,6 h	<i>CV A</i> %	<i>CV gs</i> %
<i>Cordia superba</i>	21,88 ± 0,76	262,38 ± 11,20	3,92 ± 0,22	437,406 ± 15,21	78,284 ± 4,39	8,32 ± 1,69	20,02 ± 3,63
<i>Cecropia pachystachya</i>	18,04 ± 1,56	232,49 ± 26,50	2,89 ± 0,30	360,552 ± 31,24	57,834 ± 5,95	5,88 ± 0,84	17,20 ± 3,27
<i>Croton urucurana</i>	21,51 ± 1,49	304,92 ± 26,41	3,95 ± 0,45	430,032 ± 29,71	78,917 ± 8,99	5,56 ± 0,63	14,22 ± 1,52
Pioneiras	20,48 ± 0,81	266,60 ± 13,80	3,59 ± 0,21	409,330 ± 16,14	71,678 ± 4,19	6,59 ± 0,68	17,15 ± 1,70
<i>Rhamnidium elaeocarpus</i>	9,92 ± 0,60	74,87 ± 7,73	1,19 ± 0,13	198,375 ± 12,02	23,819 ± 2,63	6,61 ± 0,75	12,28 ± 1,52
<i>Tabebuia avellanedae</i>	11,89 ± 1,29	156,74 ± 23,85	1,86 ± 0,14	237,742 ± 25,80	37,252 ± 2,85	9,38 ± 2,18	27,21 ± 12,33
<i>Chorisia speciosa</i>	18,12 ± 0,99	235,87 ± 20,17	3,16 ± 0,17	362,170 ± 19,75	63,134 ± 3,43	9,95 ± 1,45	18,80 ± 3,37
Não-pioneiras	13,13 ± 0,87	152,75 ± 16,37	2,03 ± 0,18	262,401 ± 17,42	40,566 ± 3,55	8,60 ± 0,92	19,46 ± 4,36

Estes resultados, porém, comprometem o teste da hipótese tal como foi inicialmente formulada. Sem distinção clara entre pioneiras e não-pioneiras não é possível atribuir características que definem os grupos de forma indubitável, demonstrando a limitação do pressuposto **a)** (seção 1.5). Portanto, a hipótese precisa ser reformulada, de maneira a continuar visando evidenciar o papel da complexidade da dinâmica de A e g_s e da conectância da rede de trocas gasosas na estabilidade do sistema de trocas gasosas, sem comprometer o sentido biológico subjacente à investigação. Apesar da distinção esperada entre espécies não ter ocorrido, houve uma diferença pronunciada de perfis fisiológicos, uma vez que a não-pioneira *C. speciosa* exibiu variáveis fisiológicas em níveis compatíveis com aqueles das pioneiras. Deste modo, pode-se alterar o pressuposto **a)** assumindo que plantas com o perfil fisiológico de pioneiras, mesmo que não classificadas como tal, apresentam maior flexibilidade fisiológica. Assim, a hipótese **i)** a ser testada é de que espécies que exibem perfil fisiológico similar ao de pioneiras devem ser mais estáveis e apresentar maior complexidade na dinâmica de A e g_s , bem como redes fisiológicas com maior capacidade de controle, evidenciadas por valores mais altos de C_g .

3.1.2. Complexidade da dinâmica

Os coeficientes de variação (CV) evidenciam uma variabilidade relativa maior em g_s do que em A , mas nenhuma diferença clara é verificável entre as espécies e grupos (Tabela 1). Porém, o cálculo do coeficiente de variação (seção 2.1.4) não inclui a dimensão temporal, sendo incapaz de quantificar oscilações que ocorrem ao longo do tempo e, portanto, inapropriado para a avaliação de propriedades dinâmicas das séries.

Os componentes de aumento e diminuição sistemáticos de A e g_s , as tendências, não possuem reprodutibilidade estatística no período amostrado e não representam o tipo de irregularidade que desejamos quantificar na dinâmica do sistema, uma vez que ocorrem em escalas de tempo superiores às perturbações ambientais. Para ser possível analisar a complexidade das dinâmicas é preciso obter séries estacionárias, com valores de autocorrelação que caem rapidamente a zero quando se observa o gráfico do valor de autocorrelação *versus* a defasagem, ou lag, da série original. O correlograma típico de uma série de A e uma de g_s evidencia que os dados são altamente autocorrelacionados

(Figura 5), requerendo uma técnica de remoção de tendência. A técnica utilizada foi a da primeira diferença (CHATFIELD, 1989; WILLIAMS, 1997) e pode-se observar na Figura 5 que as séries subtraídas de suas tendências apresentam valores de autocorrelação que variam em torno de 0, sendo assim apropriadas para avaliar parâmetros que estimam sua complexidade.

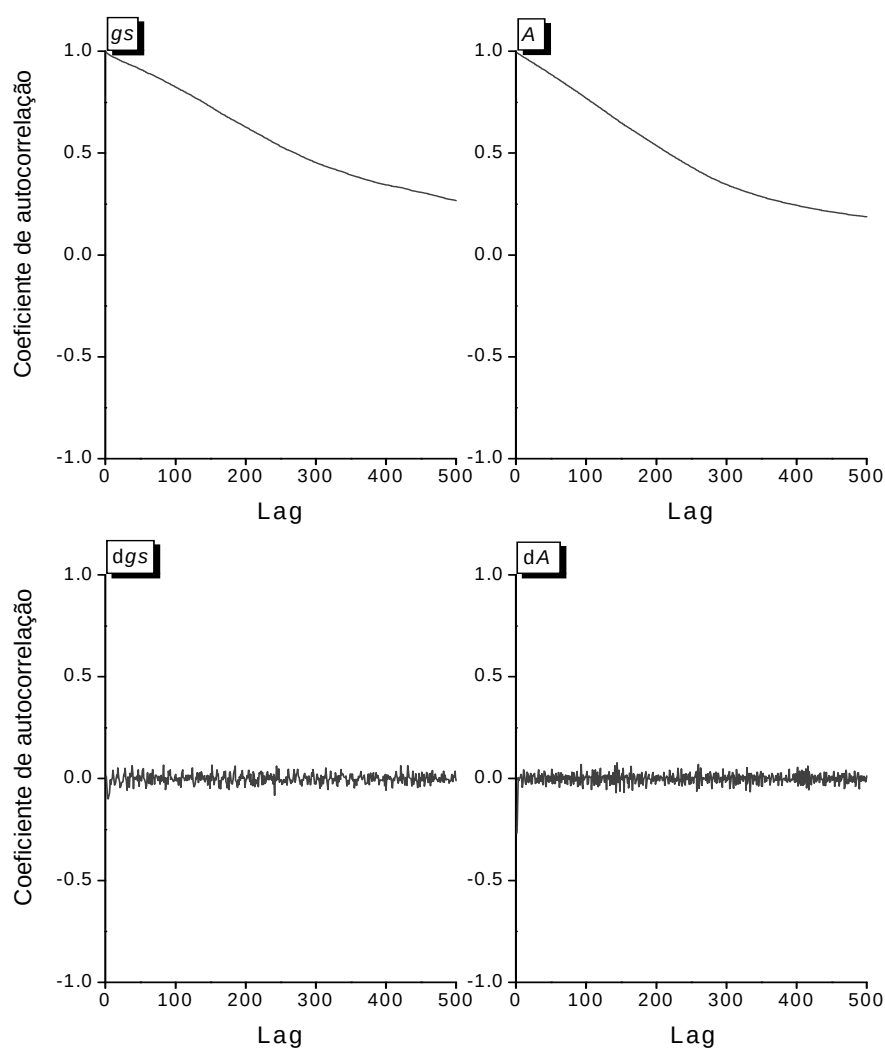


Figura 5: Correlograma mostrando a variação do coeficiente de autocorrelação da série original com a série defasada (em Lag) de 1 a 500 pontos. A alta autocorrelação das séries de A e gs foi eliminada pelo método da primeira diferença, estacionarizando a séries (dgs e dA).

As séries cujas tendências foram removidas permitem a reconstrução do atrator do sistema, isto é, é possível gerar um gráfico que mostra o comportamento dinâmico do sistema por definir suas trajetórias em um espaço de fases⁴ (ou pseudo-espaço de fases) (WILLIAMS, 1997). O atrator é uma forma de visualizar o comportamento do sistema no tempo, evidenciando a existência de regiões preferenciais e trajetórias por onde o sistema transita. A Figura 6 e 7 mostra atratores de *gs* e *A* construídos pelo método de Takens (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994; WILLIAMS, 1997) em dimensão de imersão de 2 e 3, comparando atratores representativos de uma espécie pioneira e uma não-pioneira. *Grosso modo* é possível verificar que *gs* possui maior densidade de trajetórias do que *A* na série da espécie pioneira *C. superba*, ocorrendo o inverso na série da espécie não-pioneira *R. elaeocarpus*. Também, a pioneira apresentou atratores com maior densidade de trajetórias e alças externas do que a não-pioneira. Isso pode ser um indício de dinâmicas mais complexas e mais estáveis na espécie pioneira, pela possibilidade do sistema estabelecer sua trajetória em uma maior diversidade de órbitas (conjunto de trajetórias) (MØLLER *et al.*, 1998).

⁴ espaço de fases é o conjunto de estados assumidos por um sistema e pseudo-espaço de fases é o conjunto de trajetórias formadas pela representação gráfica da série relacionada a ela mesma defasada, ou em lag, de *n* pontos

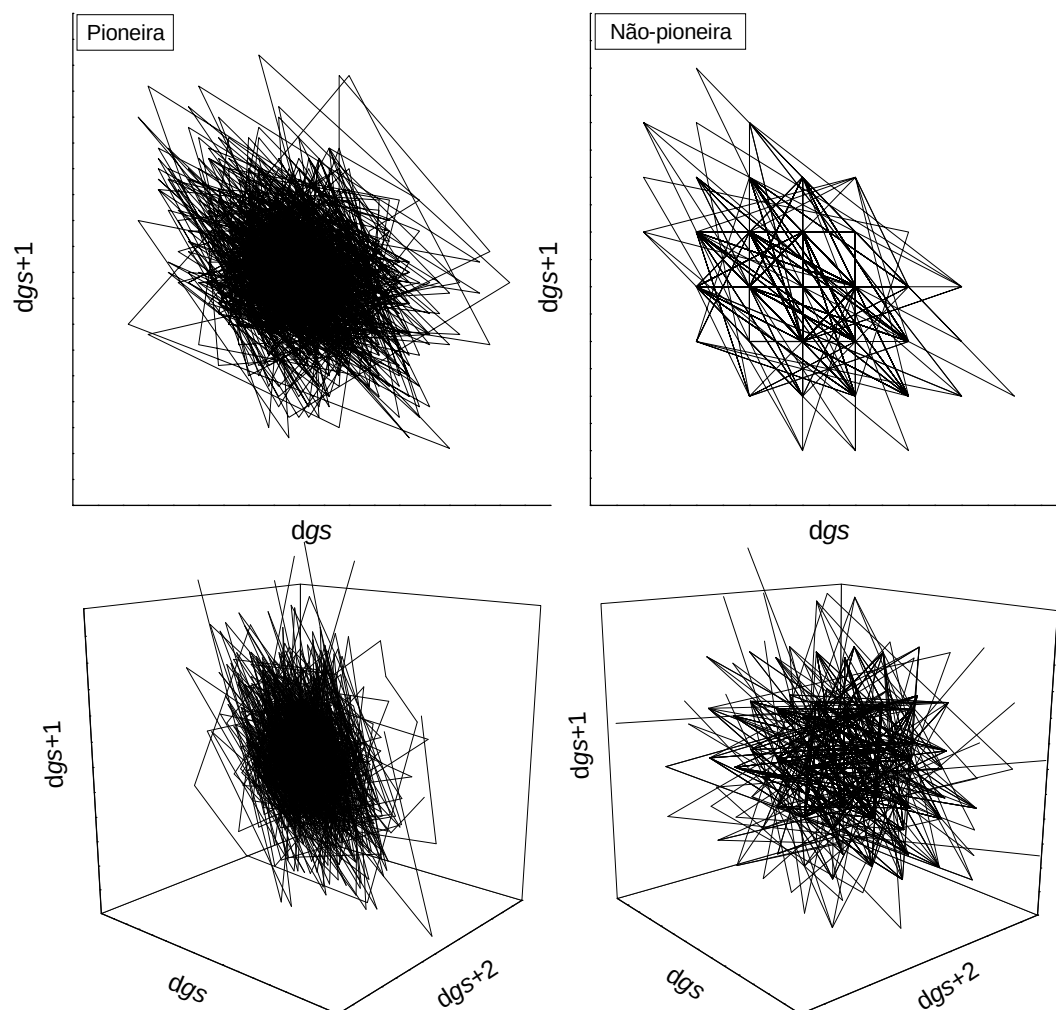


Figura 6: Atratores da dinâmica de condutância estomática (gs) de uma espécie pioneira (*C. superba*) e uma não-pioneira (*R. elaeocarpus*) em dimensão de imersão de 2 (painéis superiores) e 3 (painéis inferiores). O atrator é formado pelo conjunto de pontos de uma série cuja tendência foi removida (dgs) versus a mesma série defasada de 1 ($dgs+1$) e de 2 ($dgs+2$), representando as trajetórias do sistema.

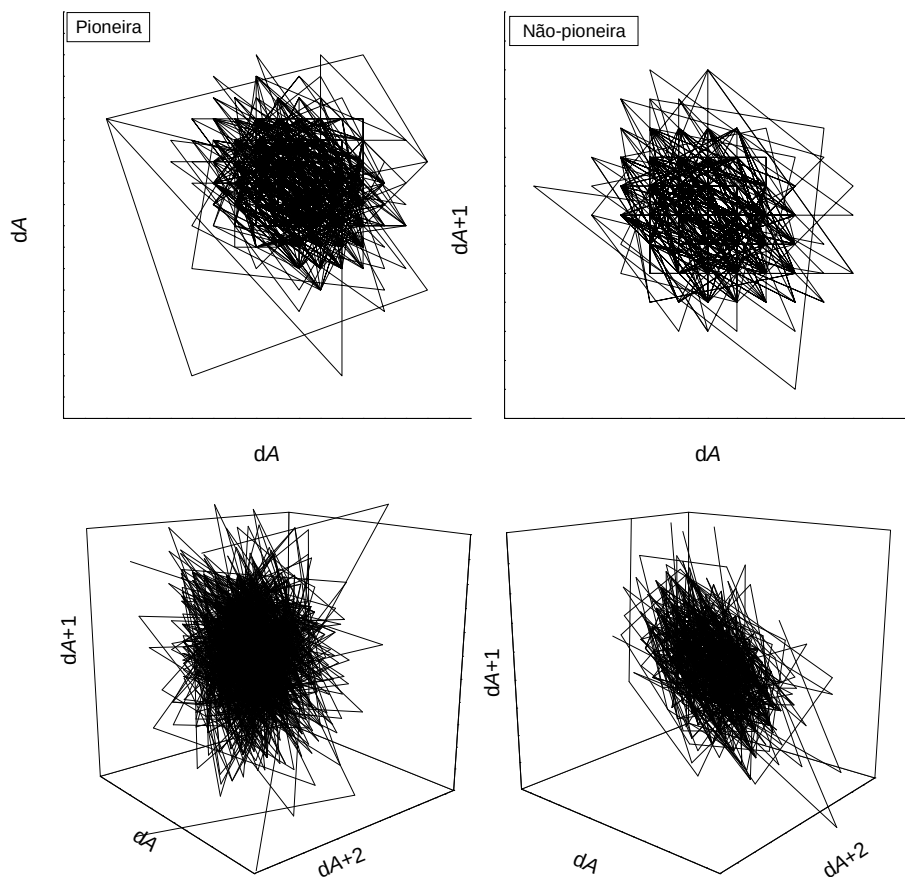


Figura 7: Atratores da dinâmica de assimilação de CO_2 (A) de uma espécie pioneira (*C. superba*) e uma não-pioneira (*R. elaeocarpus*) em dimensão de imersão de 2 (painéis superiores) e 3 (painéis inferiores). O atrator é formado pelo conjunto de pontos de uma série cuja tendência foi removida (dA) versus a mesma série defasada de 1 ($dA+1$) e de 2 ($dA+2$), representando as trajetórias do sistema.

Utilizando as séries cujas tendências foram retiradas, diversos parâmetros que estimam a complexidade da dinâmica foram calculados. Os valores destes parâmetros para uma série totalmente regular, um seno, e uma totalmente irregular, ruído, foram utilizados como referência para o significado dos valores obtidos para as séries de A e gs . O tempo de autocorrelação (τ) das séries de A e gs foram similares entre si e entre as espécies, muito mais próximos dos valores do ruído (0,622) do que do seno (11,952), denotando alta irregularidade das dinâmicas apesar de não diferenciar as espécies ou os grupos (Tabela 2 e 3). A complexidade relativa de Lampel-Ziv (LZ) não diferiu significativamente entre séries de A e gs , tão pouco entre espécies ou grupos, sendo

ligeiramente menor nas séries de *A* em *R. elaeocarpus* e *T. avellanadae* (Tabela 2 e 3). Assim como o τ , os valores de LZ das séries das duas variáveis fisiológicas foram mais próximos ao valor do ruído (1,047) do que do seno (0,044), indicando alta complexidade algorítmica.

Os expoentes de Lyapunov indicaram maior taxa de divergência de trajetórias próximas nas séries de *gs* comparadas com as séries de *A* nas espécies pioneiras (Tabela 2 e 3). Curiosamente, nas espécies não-pioneiras o contrário foi verificado, exceto pela *C. speciosa* que, mais uma vez, exibiu um perfil parecido com o das pioneiras. Em valores absolutos, as espécies pioneiras e *C. speciosa* apresentaram maiores expoentes de Lyapunov do que as restantes, indicando uma dinâmica de *gs* com maior diversidade de trajetórias e mais complexa, possivelmente facilitando respostas estomáticas a perturbações ambientais. Novamente os valores de todas as séries foram mais próximos ao expoente de Lyapunov do ruído (0,780) do que do seno (-0,001). A entropia de Kolmogorov-Sinai (KS) não apresentou padrões interpretáveis assim como não diferenciou significativamente o ruído (0,818) do seno (0,743) e, mesmo sendo um parâmetro freqüentemente utilizado para estimar caos em sinais experimentais, requer tratamentos mais cuidadosos dos dados a serem analisados e cautela na interpretação de seus valores.

Os resultados do algoritmo de entropia aproximada (ApEn) para as séries temporais de *A* e *gs* apontaram um grau de complexidade entre uma série regular, o seno (0,285), e irregular, o ruído (2,270), estando acentuadamente mais próximos ao valor de ApEn do ruído (Tabela 2 e 3). Considerando ApEn da dinâmica de *A*, não houve distinção clara entre as espécies, uma vez que as duas únicas médias potencialmente menores⁵ estão associadas a um erro padrão grande. Contudo, ao avaliar os valores de ApEn de *gs*, foi possível observar um padrão de grupo coerente com os resultados das médias das variáveis fisiológicas (Tabela 1) e do expoente de Lyapunov (Tabela 3), sendo que espécies pioneiras e a não-pioneira *C. speciosa* apresentaram irregularidade significativamente maior nas dinâmicas de *gs* (diferença $\gg 0,15$) comparadas às outras espécies não-pioneiras, *T. avellanadae* e *R. elaeocarpus*. Ainda, a dinâmica de *gs* foi menos complexa do que a de *A* em *T. avellanadae* e *R. elaeocarpus*, como também verificado nos cálculos de expoente de Lyapunov (Tabelas 2 e 3) e na

⁵ diferenças em ApEn $>0,15$ são consideradas estatisticamente significativas com $p = 0,001$ (PINCUS, 1991; SOUZA *et al.*, 2005a)

representação dos atratores (Figuras 6 e 7). Aparentemente espécies com o perfil fisiológico típico de pioneira apresentam mais oscilações na condutância estomática, podendo este fenômeno estar relacionado a maior capacidade de resposta estomática às flutuações nas condições ambientais. Este poderia ser um importante fator subjacente à maior flexibilidade fisiológica atribuída às espécies deste grupo.

As oscilações detectadas na dinâmica de g_s podem ser fruto de uma heterogeneidade na abertura estomática presente na folha, fenômeno denominado de “stomatal patchiness”, onde algumas regiões apresentariam grupos de estômatos coordenadamente abertos, enquanto outras regiões poderiam ter graus variados de abertura estomática (MOTT & BUCKLEY, 1998). Em casos de “patches” dinâmicos, as regiões mudam ao longo do tempo, sendo que focos de maior abertura estomática podem se espalhar ou sumir dependendo do padrão de disponibilidade hídrica no interior do mesófilo e da coordenação entre os estômatos, provavelmente a partir de interações locais (BEYSCHLAG; ECKSTEIN, 2001; MOTT; PEAK, 2007; PRADO; SOUZA, dados não publicados).

Tabela 2: Média e erro padrão de estimativas da complexidade da dinâmica de assimilação de CO₂ (A), calculados para séries estacionarizadas de 9 indivíduos de cada espécie e para os grupos funcionais (pioneiras e não-pioneiras): Tempo de autocorrelação (τ), Complexidade relativa de Lampel-Ziv (LZ), Expoente de Lyapunov, Entropia de Kolmogorov-Sinai (KS) e entropia aproximada (ApEn).

Espécies	τ	LZ	Lyapunov	KS	ApEn
<i>Cordia superba</i>	0,484 ± 0,007	0,943 ± 0,006	0,276 ± 0,023	0,728 ± 0,027	1,757 ± 0,032
<i>Cecropia pachystachya</i>	0,519 ± 0,019	0,959 ± 0,010	0,279 ± 0,023	0,727 ± 0,024	1,846 ± 0,044
<i>Croton urucurana</i>	0,519 ± 0,019	0,962 ± 0,011	0,305 ± 0,025	0,750 ± 0,032	1,793 ± 0,037
Pioneiras	0,508 ± 0,009	0,955 ± 0,006	0,287 ± 0,013	0,735 ± 0,016	1,798 ± 0,022
<i>Rhamnidium elaeocarpus</i>	0,502 ± 0,009	0,937 ± 0,007	0,265 ± 0,022	0,717 ± 0,026	1,712 ± 0,025
<i>Tabebuia avellanedae</i>	0,515 ± 0,017	0,943 ± 0,012	0,234 ± 0,021	0,663 ± 0,019	1,653 ± 0,075
<i>Chorisia speciosa</i>	0,507 ± 0,023	0,942 ± 0,011	0,216 ± 0,046	0,703 ± 0,033	1,607 ± 0,148
Não-pioneiras	0,508 ± 0,009	0,940 ± 0,006	0,238 ± 0,018	0,695 ± 0,015	1,659 ± 0,053

Tabela 3: Média e erro padrão de estimativas da complexidade da dinâmica de condutância estomática (*gs*), calculados para séries estacionarizadas de 9 indivíduos de cada espécie e para os grupos funcionais (pioneiras e não-pioneiras): Tempo de autocorrelação (τ), Complexidade relativa de Lampel-Ziv (LZ), Expoente de Lyapunov, Entropia de Kolmogorov-Sinai (KS) e entropia aproximada (ApEn).

Espécies	τ	LZ	Lyapunov	KS	ApEn
<i>Cordia superba</i>	0,477 ± 0,023	0,941 ± 0,013	0,393 ± 0,042	0,602 ± 0,017	2,004 ± 0,067
<i>Cecropia pachystachya</i>	0,495 ± 0,030	0,962 ± 0,009	0,376 ± 0,062	0,643 ± 0,024	2,083 ± 0,069
<i>Croton urucurana</i>	0,449 ± 0,005	0,975 ± 0,005	0,523 ± 0,022	0,621 ± 0,025	2,323 ± 0,054
Pioneiras	0,473 ± 0,013	0,960 ± 0,006	0,431 ± 0,028	0,622 ± 0,013	2,136 ± 0,044
<i>Rhamnidium elaeocarpus</i>	0,529 ± 0,043	0,813 ± 0,030	0,022 ± 0,058	0,657 ± 0,030	1,209 ± 0,106
<i>Tabebuia avellanedae</i>	0,486 ± 0,020	0,913 ± 0,024	0,172 ± 0,038	0,641 ± 0,034	1,519 ± 0,188
<i>Chorisia speciosa</i>	0,461 ± 0,016	0,948 ± 0,012	0,366 ± 0,070	0,628 ± 0,038	1,981 ± 0,178
Não-pioneiras	0,490 ± 0,016	0,896 ± 0,017	0,193 ± 0,041	0,641 ± 0,019	1,554 ± 0,108

Tabela 4: Média e erro padrão dos valores de coeficiente de correlação (r) entre pares de variáveis que representam as interações no sistema de trocas gasosas, conectância global da rede (Cg) e grau absoluto da conectância da rede (Cg_{max}), calculados para 9 indivíduos de cada espécie e para os grupos funcionais (pioneiras e não-pioneiras). Assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e concentração intercelular de CO_2 (Ci).

Espécies	A-gs	A-E	A-Ci	gs-E	gs-Ci	Cg	Cg _{max} (%)
<i>Cordia superba</i>	0,888 ± 0,033	0,797 ± 0,043	0,803 ± 0,058	0,918 ± 0,021	0,975 ± 0,007	1,669 ± 0,161	43,92 ± 4,25
<i>Cecropia pachystachya</i>	0,757 ± 0,094	0,486 ± 0,098	0,721 ± 0,065	0,591 ± 0,126	0,924 ± 0,026	1,192 ± 0,105	31,36 ± 2,76
<i>Croton urucurana</i>	0,857 ± 0,047	0,679 ± 0,060	0,699 ± 0,091	0,791 ± 0,087	0,952 ± 0,016	1,418 ± 0,120	37,33 ± 3,17
Pioneiras	0,837 ± 0,036	0,661 ± 0,045	0,742 ± 0,041	0,774 ± 0,055	0,951 ± 0,010	1,437 ± 0,082	37,80 ± 2,16
<i>Rhamnidium elaeocarpus</i>	0,733 ± 0,051	0,446 ± 0,115	0,321 ± 0,090	0,657 ± 0,105	0,762 ± 0,071	0,843 ± 0,097	22,17 ± 2,56
<i>Tabebuia avellanedae</i>	0,678 ± 0,102	0,478 ± 0,074	0,553 ± 0,099	0,758 ± 0,056	0,804 ± 0,068	0,998 ± 0,124	26,26 ± 3,27
<i>Chorisia speciosa</i>	0,869 ± 0,080	0,875 ± 0,069	0,796 ± 0,087	0,958 ± 0,014	0,799 ± 0,100	1,757 ± 0,215	46,24 ± 5,65
Não-pioneiras	0,759 ± 0,047	0,594 ± 0,063	0,547 ± 0,064	0,785 ± 0,047	0,787 ± 0,045	1,185 ± 0,115	31,18 ± 3,02

3.1.3. Conectância da rede de trocas gasosas

A análise de conectância entre pares de variáveis visa estimar a força de influência direta existente entre elas, enquanto o parâmetro de conectância global da rede (C_g) busca indicar a capacidade de controle da rede como um todo. Os resultados desta análise estão apresentados na Tabela 4.

As médias dos coeficientes de correlação entre A - g_s foram altas em todas as espécies ($>0,7$), evidenciando a forte influência recíproca (feedback ou retroalimentação) da assimilação de CO_2 e da condutância estomática (Tabela 4). Isso faz sentido uma vez que a taxa de assimilação de CO_2 depende da disponibilidade de CO_2 no mesofilo que é regulada pela abertura estomática e, por sua vez, os estômatos são sensíveis à concentração de CO_2 no mesofilo, sendo que baixa concentração intercelular induz a abertura estomática (JONES, 1998; SCHULZE *et al.*, 2002).

As correlações entre A - E foram variadas, sendo mais acentuadas em *C. superba* e *C. speciosa* (Tabela 4). A evaporação influencia as taxas de assimilação pela disponibilidade hídrica no interior do mesofilo e pela dissipação térmica, mas não é possível isolar o efeito da relação indireta com A através de g_s , uma vez que E e g_s estão altamente associados (JONES, 1998; SCHULZE *et al.*, 2002).

As correlações entre A - C_i mostraram um padrão interessante, sendo mais pronunciadas nas espécies com maiores taxas médias e integradas de assimilação de CO_2 , as pioneiras e a não-pioneira *C. speciosa* (Tabela 4). O conteúdo intercelular de CO_2 e as taxas de assimilação são intimamente relacionados, uma vez que maior assimilação reduz a concentração de CO_2 no mesofilo que, por sua vez, pode limitar a assimilação (FARQUHAR & SHARKEY, 1982; JONES, 1998). Maior concentração de CO_2 intercelular possibilita maior taxa de assimilação até certo limite, dependendo também de outros fatores relacionados com o funcionamento do aparato fotoquímico e bioquímico, como a taxa de transporte de elétrons, a disponibilidade do pool de RuBP e a ativação da Rubisco (KIRSCHBAUM; PEARCY, 1988; SASSENATH-COLE & PEARCY, 1992). Deste modo, é coerente observar maior correlação entre estas variáveis em espécies com maiores taxas de assimilação, uma vez que estas são mais sujeitas à regulação por C_i quando comparadas às espécies com A intrinsecamente baixa, por motivos constitutivos do aparato fotoquímico e bioquímico. Isso mostra que a

influência de C_i em A , e vice-versa, é maior nas espécies pioneiras e em *C. speciosa* que apresenta perfil fisiológico de pioneira, como sugerido anteriormente (seção 3.1.1).

As correlações entre g_s - E foram consideravelmente elevadas, mas apresentaram médias menores e maior variação em *C. pachystachya* e *R. elaeocarpus* (Tabela 4), associada a repetições com valores de E excepcionalmente baixos ou altos (dados não apresentados). Provavelmente isso se deve ao fato de que, apesar da condutância estomática influenciar fortemente a taxa de evaporação, E depende também do déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (FARQUHAR & SHARKEY, 1982; JONES, 1998; SCHULZE *et al.*, 2002). Mesmo com uma alta condutância estomática, a relação entre os valores de temperatura e pressão de vapor de H_2O do ar e da folha influencia na resistência da camada limite da folha. Deste modo, dado um valor de g_s , pode-se observar valores de E mais baixos do que o esperado quando a resistência da camada limite é alta, ou mais altos do que o esperado quando a resistência é baixa. Isso pode ter ocorrido já que o controle de DPV do ar no CIRAS-2 pode apresentar variações não desprezíveis.

As correlações entre g_s - C_i tenderam a ser maiores nas espécies pioneiras, desta vez não incluindo *C. speciosa* (Tabela 4). Um controle estomático preciso é crucial para espécies pioneiras, dado que o ambiente de clareira apresenta variações bruscas na demanda evaporativa (BAZZAZ & PICKETT, 1980). Estas espécies apresentam, tipicamente, alto gasto metabólico com crescimento rápido e manutenção de seus tecidos (STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1996), de modo que para manter um balanço de carbono positivo, precisam manter a concentração de CO_2 no mesófilo relativamente alta para permitir taxas adequadas de assimilação. Porém, manter C_i enquanto há taxas elevadas de assimilação implica em manter estômatos abertos acarretando em perda de H_2O , o que exigiria um controle estomático “fino” das espécies pioneiras.

A análise da conectância global da rede de trocas gasosas indicou redes mais fortemente conectadas nas espécies pioneiras e em *C. speciosa*, com maiores valores médios de C_g e $C_{g_{max}}$ acima de 30% (Tabela 4). Redes mais conectadas podem permitir ajustes mais finos das trocas gasosas, uma vez que as variáveis fisiológicas se encontram mais acopladas entre si (SOUZA & OLIVEIRA, 2004; SOUZA & BUCKERIDGE, 2004; SOUZA *et al.*, 2004b; SOUZA *et al.*, 2005a,b). Em redes com

alta conectância, pequenas flutuações em uma variável poderiam acarretar flutuações nas outras, o que poderia ser verificado pelo grau de complexidade da dinâmica de certos parâmetros envolvidos na rede (SOUZA & OLIVEIRA, 2004; SOUZA & BUCKERIDGE, 2004; SOUZA *et al.*, 2004b; SOUZA *et al.*, 2005a,b). Coerentemente foi possível notar que o valor mais baixo de C_g , em *R. elaeocarpus*, está associado à menor irregularidade em g_s (baixo ApEn) e valores altos de C_g , como em *C. superba* e *C. speciosa*, a valores maiores de ApEn em g_s (Tabela 3 e 4). Assim, a maior complexidade intrínseca de g_s nas espécies com perfil de pioneira e a maior conectância da rede de trocas gasosas, possivelmente confere maior flexibilidade fisiológica a estas espécies. Contudo, para avaliar flexibilidade fisiológica é necessário investigar o comportamento do sistema em relação às variações ambientais, particularmente o acoplamento do sistema ao ambiente (SOUZA *et al.* 2004c, SOUZA *et al.*, 2005b).

Estudos anteriores sugerem que maior C_g está associado à maior capacidade de controle do sistema fotossintético, principalmente sob condições de demanda ambiental (PRADO *et al.*, 2004; SOUZA *et al.* 2004b,c; SOUZA *et al.*, 2005a,b). Contudo, apesar de uma rede fortemente conectada permitir um alto grau de controle da fisiologia interna, isto torna a rede mais susceptível a perturbações ambientais. As perturbações se propagariam com maior facilidade numa rede cujas variáveis sofrem grande influência mútua, comprometendo a estabilidade do sistema em determinadas situações ambientais (SOUZA & OLIVEIRA, 2004; CSERMELY, 2004; CSERMELY, 2006). Assim, nem sempre ligações fortes são vantajosas para a manutenção da estabilidade do sistema. Neste sentido, ligações fracas podem ajudar a manter a estabilidade em situações onde perturbações ambientais precisam ser tamponadas, isto é, controladas localmente (SOUZA & OLIVEIRA, 2004; CSERMELY, 2004; CSERMELY, 2006). Deste modo, a capacidade de modular a força de ligação entre as variáveis fisiológicas, e o acoplamento com o ambiente, são fundamentais nas redes de sistemas biológicos, uma vez que o padrão de variação ambiental ao qual um organismo está submetido possui um alto grau de imprevisibilidade (SOUZA & OLIVEIRA, 2004; CSERMELY, 2004; CSERMELY, 2006). Assim, não apenas o valor pontual de conectância, mas a capacidade de modulação da rede pode conferir maior ou menor estabilidade a um sistema frente a perturbações ambientais. Para avaliar a resposta do sistema de trocas

gasosas a perturbações ambientais, foram realizados experimentos subsequentes apresentados nas seções 3.2 e 3.3.

3.1.4. Discussão geral do experimento I

O experimento I teve como objetivo testar a hipótese **i)** (seção 1.5.1) que propõe que espécies pioneiras apresentam séries temporais de A e gs mais complexas, o que implicaria em maiores valores de $ApEn$, bem como redes fisiológicas mais conectadas, evidenciáveis por maiores valores de Cg , quando comparadas a espécies não-pioneiras. Assim como em outros estudos (VALLADARES *et al.*, 2000; PORTES *et al.*, 2008 dados não publicados) os resultados não indicaram distinção clara entre espécies pioneiras e não-pioneiras. Ao contrário do esperado, a não-pioneira *C. speciosa* apresentou um perfil fisiológico compatível com o de uma espécie pioneira, exibindo valores elevados de A , gs , E , Ci , iA e iE (Tabela 1), o que compromete o teste da hipótese. Contudo, reformulando a hipótese inicial, foi possível manter o sentido biológico da investigação de testar se maior estabilidade em plantas com perfil fisiológico similar ao de pioneiras, independente de sua classificação ecológica tradicional, está relacionada à maior complexidade da dinâmica de A e gs e à maior conectância global da rede de trocas gasosas.

Os resultados do cálculo do expoente de Lyapunov e $ApEn$ foram consistentes entre si e apontaram maior complexidade na dinâmica de gs nas espécies pioneiras e na *C. speciosa* (Tabela 3). Nestas espécies, a complexidade da dinâmica de gs foi superior à de A , indicando um alto grau de oscilação na abertura estomática ausente em *R. elaeocarpus* e *T. avellanadae* (Tabela 2 e 3). A análise de conectância sugeriu maior controle da rede de trocas gasosas nas espécies com perfil fisiológico de pioneira, tanto pelas maiores médias de Cg quanto por maiores correlações entre as variáveis $A-Ci$ e $gs-Ci$ (Tabela 4). Este experimento indicou que espécies com maiores taxas de assimilação, condutância estomática e transpiração, apresentam maior complexidade intrínseca na dinâmica de gs e maior conectância na rede de trocas gasosas, possivelmente conferindo maior estabilidade ao sistema de trocas gasosas destas plantas. Porém, para poder avaliar a estabilidade de forma mais direta, são necessários estudos do comportamento do sistema de trocas gasosas frente a perturbações

ambientais. Os experimentos que se seguem abordam a questão justamente sob esta perspectiva.

3.2. Experimento II: Lightflecks

O experimento II teve o objetivo de testar a hipótese **ii** (apresentada na seção 1.5.2) que formula que as espécies com maior flexibilidade fisiológica apresentam maior capacidade de aproveitamento de pulsos de luz (“lightflecks”) comparada às espécies menos flexíveis, bem como maior capacidade de modulação da rede de trocas gasosas, aqui entendida como mudança na estrutura de correlação entre as variáveis em resposta aos pulsos de luz. Classificações tradicionais de espécies em grupos funcionais não parecem compreender o potencial de plasticidade e variabilidade intra-específica das espécies florestais tropicais (VALLADARES *et al.*, 2000; PORTES *et al.*, 2008 dados não publicados) e, como no experimento I foi verificado que a não-pioneira *C. speciosa* apresenta perfil fisiológico de pioneira, espera-se que as respostas a pulsos de luz sejam coerentes com o padrão de funcionamento do sistema de trocas gasosas de cada espécie, independente de sua classificação tradicional.

3.2.1. Eficiência do uso da luz

As espécies mostraram variação considerável na resposta aos pulsos de luz (seção 2.2, Figura 2), antes e após o período de indução, ocorrendo 3 padrões básicos de respostas (Figura 8). Em todos os casos é possível verificar que os estômatos exercem grande influência no ganho de indução e eficiência do uso da luz, sendo que o perfil de *gs* muitas vezes espelha o de *A* (KIRSCHBAUM; PEARCY, 1988; TINOCO-OJANGUREN; PEARCY, 1992; CHAZDON; PEARCY 1986). No primeiro tipo de resposta, representado por *C. superba*, o rápido ganho aparente de indução e eficiência de uso dos pulsos de luz ocorre de acordo com crescentes respostas estomáticas (Figura 8A). A resposta de *C. pachystachya* representa ganho rápido e perda rápida de indução e eficiência de uso da luz, com respostas estomáticas crescentes até o período de indução, mas que decaem na exposição a novas variações de luz (Figura 8B). *R. elaeocarpus* representa outro perfil de resposta com ganho lento e perda lenta de

indução e eficiência do uso da luz, ocorrendo pequenas respostas estomáticas no início dos pulsos de luz (note as diferenças entre escalas) que crescem consistentemente (Figura 8C).

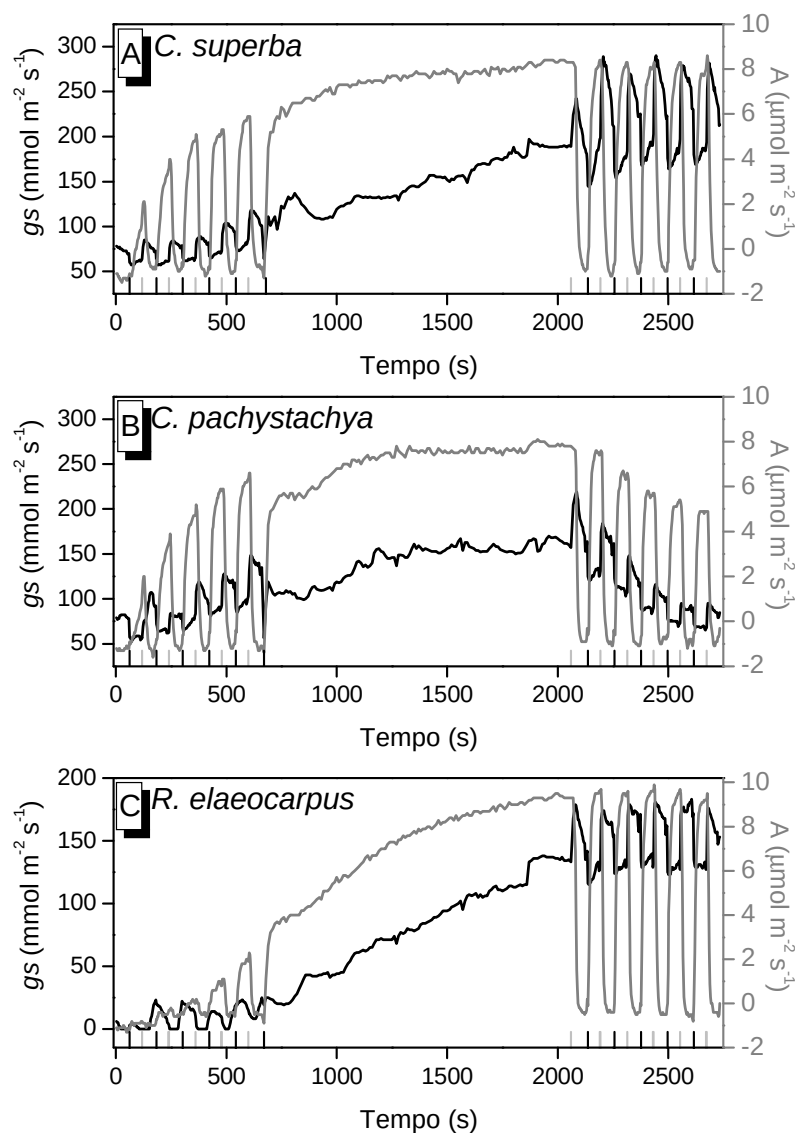


Figura 8: Perfis típicos de resposta da assimilação de CO₂ (A) (em cinza, eixo à direita) e condutância estomática (gs) (em preto, eixo à esquerda) a pulsos de luz, representados por 3 das espécies estudadas. No eixo x, barra vertical negra indica que a luz foi ligada (|) e cinza desligada (|).

O gráfico do ganho de eficiência do uso de pulsos de luz (LUE) (Figura 9A) e ganho de indução fotossintética (IS) (Figura 9B) apontam diferenças entre as espécies estudadas, compatíveis com os perfis típicos apresentados na Figura 8. Apesar das espécies *C. superba* e *C. pachystachya* apresentarem aumento em LUE e IS mais acentuado comparado às demais, uma distinção mais evidente se dá entre o conjunto formado pelas espécies pioneiras (*C. superba*, *C. pachystachya* e *C. urucurana*) e a não-pioneira *C. speciosa*, e o conjunto formado pelas duas não-pioneiras *T. avellanadae* e *R. elaeocarpus*. O menor ganho de LUE e IS ocorreu na espécie *Rhamnidium elaeocarpus* seguida por *Tabebuia avellanadae*. Provavelmente, a condutância estomática inicial ($g_{s_{ini}}$) teve um papel crucial na eficiência do uso dos pulsos de luz, tendo médias significativamente maiores ($p < 0,05$) em *C. superba* e *C. urucurana*, seguidas por *C. pachystachya* e *C. speciosa* (Tabela 5). Alto valor de $g_{s_{ini}}$ contribui para um aumento rápido da indução, conforme já verificado em diversos trabalhos (VALLADARES *et al.*, 1997; ALLEN; PEARCY, 2000; PORTES *et al.*, 2008 dados não publicados). As espécies que demonstraram maior capacidade de aproveitamento do recurso luminoso, após um período de escuro, foram as mesmas que apresentaram perfil fisiológico de pioneira no experimento I e que supomos possuir um sistema de trocas gasosas mais estável e, portanto, maior flexibilidade fisiológica.

Os resultados de perda de LUE e IS, nos pulsos que seguiram a indução completa das folhas, indicaram um padrão de resposta das espécies bem distinto do observado com o ganho destes parâmetros (Figura 10). *R. elaeocarpus* apresentou perda de LUE acentuadamente menor comparado às demais espécies (Figura 10A), bem como menor perda de IS (Figura 10B), contrastando com sua baixa eficiência inicial no uso dos pulsos de luz. *C. pachystachya* demonstrou maior perda de LUE e IS comparado às outras espécies, diferindo drasticamente do seu perfil de ganho de indução e eficiência de uso da luz. As demais espécies apresentaram perfil de perda de LUE e IS intermediário, destacando-se apenas *C. superba* que, após uma pequena queda, manteve constante o estado de indução.

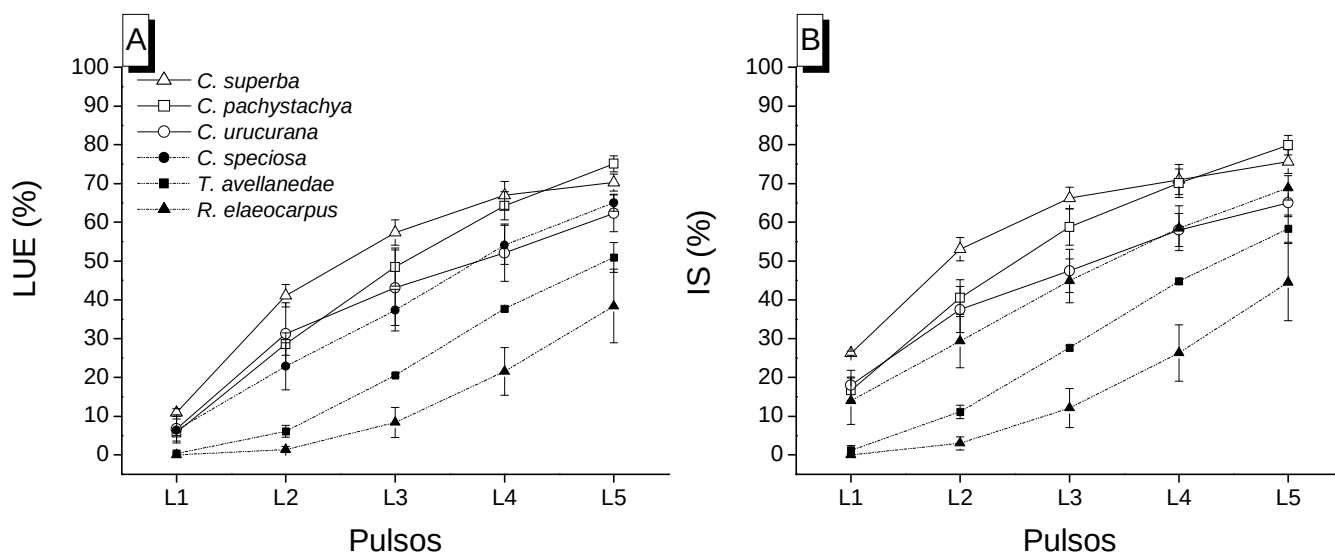


Figura 9: Média e erro padrão da eficiência do uso de pulsos de luz (LUE) e do estado de indução (IS) no decorrer dos primeiros pulsos (L₁₋₅), calculados para as espécies pioneiras (linha sólida e símbolo vazado) e não-pioneiras (linha tracejada e símbolo negro) (n=3).

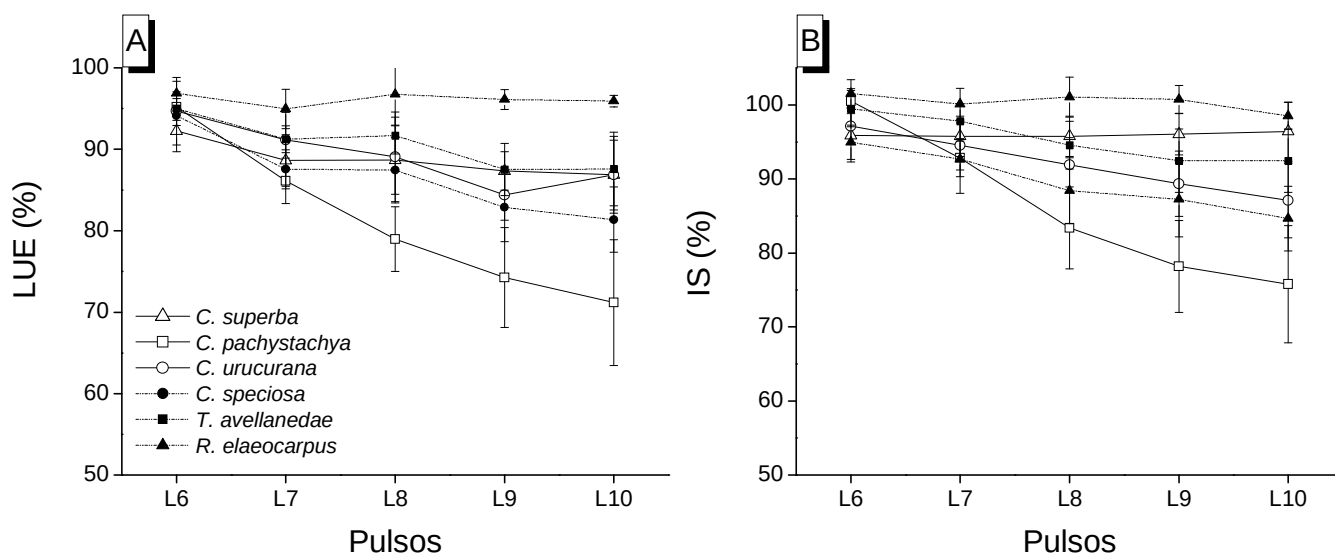


Figura 10: Média e erro padrão da eficiência do uso de pulsos de luz (LUE) e do estado de indução (IS) no decorrer dos últimos pulsos (L₆₋₁₀), após o período de indução, calculados para as espécies pioneiras (linha sólida e símbolo vazado) e não-pioneiras (linha tracejada e símbolo negro) (n=3).

Tabela 5: Média e desvio padrão da eficiência total do uso de pulsos de luz (LUE_{total}), condutância estomática inicial (gs_{ini}), conectância global da rede na fase inicial do experimento (Cg_{ini}) e conectância global da rede após o período de indução (Cg_{fim}) (n=3).

Espécie	LUE_{total} %	gs_{ini} $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$	Cg_{ini}	Cg_{fim}
<i>C. superba</i>	69,04 ± 0,33	100,00 ± 11,14	1,27 ± 0,07	1,49 ± 0,08
<i>C. pachystachya</i>	62,80 ± 1,58	52,333 ± 13,78	1,48 ± 0,08	1,49 ± 0,06
<i>C. urucurana</i>	64,17 ± 3,47	91,66 ± 23,54	1,32 ± 0,01	1,29 ± 0,10
<i>C. speciosa</i>	61,92 ± 3,56	31,33 ± 10,99	1,38 ± 0,07	1,33 ± 0,14
<i>R. elaeocarpus</i>	55,04 ± 1,23	11,33 ± 3,93	0,90 ± 0,10	1,41 ± 0,05
<i>T. avellanadae</i>	56,88 ± 1,63	16,00 ± 4,62	0,98 ± 0,11	1,38 ± 0,14

A eficiência do uso dos pulsos de luz total (LUE_{total}) foi significativamente maior em *C. superba* ($p < 0,05$), uma vez que apresentou rápido ganho de indução e perda lenta (Tabela 5). As outras espécies com perfil fisiológico de pioneira (*C. superba*, *C. urucurana*, *C. pachystachya* e *C. speciosa*) tiveram uma LUE_{total} significativamente maior ($p < 0,05$) do que as espécies não-pioneiras *T. avellanadae* e *R. elaeocarpus*.

Considerando estes resultados, pode-se notar diferentes estratégias de uso da luz, possivelmente subjacentes à ocupação de ambientes distintos nas florestas tropicais. Foi verificado um perfil de espécies com um rápido ganho de indução fotossintética, acarretando maior eficiência de uso de pulsos de luz, e uma perda moderada da indução ao final da exposição à luz contínua, como é o caso de *C. superba*, *C. urucurana* e *C. speciosa*, apesar de *C. superba* apresentar menor tendência à perda de indução (Figuras 9 e 10). Estas espécies potencialmente se destacariam tanto na utilização de pulsos de luz freqüentes quanto infreqüentes, uma vez que podem aproveitar eficientemente aumentos repentinos de luminosidade ou conservar a eficiência quando há variação. Outro perfil é de ganho e perda rápida de LUE e IS, como em *C. pachystachya* (Figuras 9 e 10), o que poderia acarretar no uso eficiente de pulsos de luz mais espaçados, uma vez que a espécie se destaca pelo ganho rápido de indução e não pela manutenção deste estado quando há variação na disponibilidade luminosa. Um terceiro perfil seria

caracterizado pelo ganho de indução gradual e perda lenta, sendo o caso de *R. elaeocarpus* e *T. avellanedae*, apesar de *T. avellanedae* apresentar perda mais expressiva de LUE e IS (Figuras 9 e 10). Esta característica aparentemente favorece a utilização de pulsos de luz relativamente freqüentes já que, uma vez completa, a indução fotossintética se mantém mesmo quando há variação na disponibilidade do recurso luminoso.

Curiosamente, não há uma relação simples entre estes diferentes perfis de utilização de luz e os ambientes que espécies pioneiras e não-pioneiras tipicamente habitam. Estudos anteriores apontam que espécies não-pioneiras, mais tardias na sucessão, apresentam maior ganho e menor perda de LUE e IS comparado às espécies pioneiras (KÜPPERS *et al.*, 1996), o que possibilitaria maior eficiência de uso de “sunflecks”, que ocorrem caracteristicamente no sub-bosque. Porém, no presente estudo, espécies com perfil fisiológico de pioneira (*C. superba*, *C. urucurana*, *C. pachystachya* e *C. speciosa*) apresentaram ganho claramente maior de LUE e IS do que as espécies não-pioneiras (*R. elaeocarpus* e *T. avellanedae*). Isso pode estar relacionado à grande heterogeneidade existente entre ambientes de clareira, onde a variação na incidência luminosa depende da posição das folhas em relação a outras copas (presentes na borda ou no interior da clareira) e da ocorrência de nuvens (PEARCY *et al.*, 1994; LÜTTGE, 1997; LAMBERS *et al.*, 1998). Considerando este cenário, rápida indução fotossintética possibilitaria o uso eficiente da luz em espécies com alta demanda de recursos. Já a indução lenta das espécies não-pioneiras é também acompanhada por uma perda lenta, o que pode estar relacionado ao padrão de disponibilidade luminosa no sub-bosque. Apesar de basicamente imprevisíveis, “sunflecks” podem apresentar a tendência de ocorrerem em seqüência devido à arquitetura das copas que compõem o dossel e à posição relativa do sol (PEARCY *et al.*, 1994). Deste modo, abrir os estômatos e atingir ativação fotoquímica e bioquímica completa apenas em condições onde pulsos de luz ocorrem de forma mais densa pode representar uma importante economia hídrica e energética para algumas plantas de sub-bosque. É importante ressaltar que essas conjecturas permanecerão especulativas enquanto não houver estudos representativos das respostas às condições *in situ* que estas espécies verdadeiramente vivenciam.

3.2.2. Conectância global da rede

A estrutura de correlação entre os parâmetros de trocas gasosas apresentou um padrão complexo de variação entre os diferentes pulsos de luz e períodos de escuro. De maneira geral, o desvio padrão dos valores de correlação para um dado ponto foi bastante elevado, mas, em alguns casos específicos, foi possível detectar padrões claros. Em vários casos a conectância entre as variáveis apresentou um padrão distinguível de alternância entre pulso de luz e escuro, principalmente após o 3º pulso de luz (L₃), com maior conectância durante o pulso do que durante o escuro (dados não apresentados). O aumento de conectância simultâneo aos pulsos de luz muitas vezes não ocorreu provavelmente devido à defasagem de resposta em *gs*, cujo tempo de resposta às mudanças em DFFF e *Ci* pode variar consideravelmente (Figura 8).

Apenas a correlação *A-Ci* exibiu um padrão de variação distinto entre espécies com perfil de pioneira (*C. superba*, *C. urucurana*, *C. pachystachya* e *C. speciosa*) e as não pioneiras (*R. elaeocarpus* e *T. avellanadae*) (Figura 10). As espécies com perfil de pioneira exibiram um rápido aumento na correlação *A-Ci* do período de escuro inicial (E₀) para o primeiro pulso, permanecendo próxima de 1,00 em todos os pulsos e intervalos de escuro, até o período de indução (Figura 11A). Isso pode ser explicado pelo rápido ganho de indução verificado nestas espécies, que possibilitou a variação conjunta entre *A* e *Ci* durante pulsos de luz (*A* aumentando e *Ci* diminuindo) e durante intervalos de escuro (*A* diminuindo e *Ci* aumentando) desde o início do experimento. A alta correlação *A-Ci* nos primeiros pulsos de luz está associada a maiores valores iniciais de condutância estomática (Tabela 5), típicas de espécies com perfil fisiológico de pioneira (BAZZAZ & PICKETT, 1980; CHAZDON *et al.*, 1996). Estômatos mais abertos permitiriam maior fluxo de CO₂ para dentro da folha, possibilitando taxas de *A* mais elevadas e ganho de indução mais rápido (CHAZDON & PEARCY, 1986; VALLADARES *et al.*, 1997; PORTES *et al.*, 2008 dados não publicados). Já *R. elaeocarpus* e *T. avellanadae* apresentaram correlação *A-Ci* crescente a cada pulso, atingindo valores próximos de 1,00 apenas ao redor do 4º pulso de luz (L₄) (Figura 11B), devido ao ganho mais lento de indução e aos baixos valores iniciais de *gs* (Figura 9 e Tabela 5). Durante o período de indução (Ind) a correlação *A-Ci* foi baixa em todos

os casos, uma vez que o sistema chega a um estado estacionário e a covariação entre as variáveis diminui drasticamente. Após Ind, todas as espécies exibiram correlação $A-C_i$ constante nos pulsos subsequentes (L_{6-10}) (Figura 11).

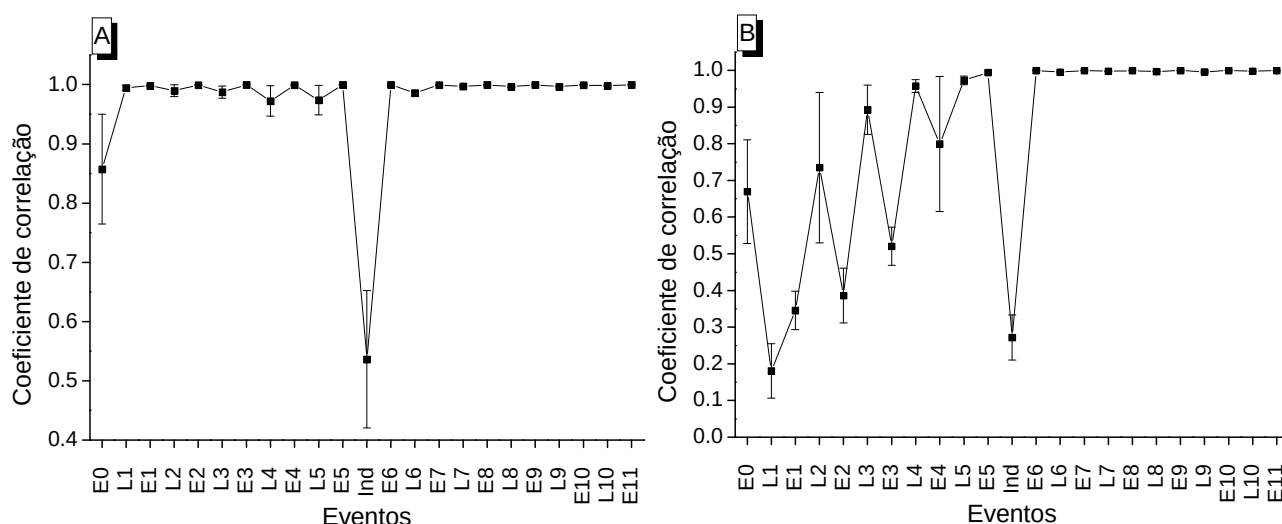


Figura 11: Média e erro padrão do coeficiente de correlação entre assimilação de CO_2 e conteúdo intercelular de CO_2 no decorrer dos diferentes eventos do experimento II: Escuro inicial (E_0), pulsos da fase inicial (L_{1-5}) e intervalos de escuro (E_{1-5}), período de indução (Ind), pulsos após a indução (L_{6-10}) e intervalos de escuro (E_{6-10}). Os valores foram calculados para 3 indivíduos representando as espécies pioneiras (A) e não-pioneira (B).

A fim de avaliar a capacidade de modulação da rede de trocas gasosas como um todo, durante as diferentes partes do experimento, buscou-se um comportamento médio na conectância global da rede (C_g), sendo calculadas as médias da primeira condição basal E_0 , dos primeiros pulsos de luz (L_{ini}), dos primeiros intervalos de escuro (E_{ini}), do período de indução (Ind), dos pulsos de luz após a indução (L_{fim}) e dos intervalos de escuro após a indução (E_{fim}).

Tabela 6: Média e erro padrão da conectância global da rede em diferentes fases do experimento II calculadas para 3 indivíduos de cada espécies estudada: Fase de escuro inicial (E_0), pulsos iniciais (L_{ini}) e intervalos de escuro (E_{ini}), período de indução (Ind), pulsos após a indução (L_{fim}) e intervalos de escuro (E_{fim}).

Espécie	E_0	L_{ini}	E_{ini}	Ind	L_{fim}	E_{fim}
<i>C. superba</i>	$0,843 \pm 0,186$	$1,229 \pm 0,039$	$1,319 \pm 0,045$	$0,683 \pm 0,079$	$1,504 \pm 0,033$	$1,472 \pm 0,030$
<i>C. pachystachya</i>	$0,950 \pm 0,159$	$1,569 \pm 0,151$	$1,382 \pm 0,074$	$0,750 \pm 0,022$	$1,349 \pm 0,037$	$1,612 \pm 0,079$
<i>C. urucurana</i>	$0,804 \pm 0,039$	$1,328 \pm 0,147$	$1,312 \pm 0,030$	$0,948 \pm 0,080$	$1,153 \pm 0,027$	$1,399 \pm 0,027$
<i>C. speciosa</i>	$0,783 \pm 0,121$	$1,433 \pm 0,066$	$1,318 \pm 0,086$	$0,963 \pm 0,120$	$1,333 \pm 0,053$	$1,335 \pm 0,072$
<i>R. elaeocarpus</i>	$1,042 \pm 0,169$	$1,019 \pm 0,083$	$0,781 \pm 0,141$	$1,083 \pm 0,208$	$1,339 \pm 0,084$	$1,465 \pm 0,031$
<i>T. avellaneda</i>	$0,731 \pm 0,166$	$1,077 \pm 0,044$	$0,988 \pm 0,082$	$1,117 \pm 0,133$	$1,333 \pm 0,041$	$1,416 \pm 0,051$

Estes resultados, apresentados na Tabela 6, mostram que as espécies com maior eficiência de uso da luz (*C. superba*, *C. urucurana*, *C. pachystachya* e *C. speciosa*) aumentaram drasticamente o valor de Cg de E_0 para L_{ini} e E_{ini} , o que não ocorreu com *R. elaeocarpus* e *T. avellanedae*. Além disso, o valor absoluto de Cg durante o período anterior à indução (Cg_{ini}) foi significativamente ($p < 0,05$) maior nas espécies com maior ganho de LUE e IS (Tabela 5). A variação de Cg entre cada pulso de luz e intervalo de escuro, da mesma forma que com a maioria das correlações específicas, apresentou um padrão complexo de variação. Em muitos casos foi possível verificar alternância de valores mais altos de Cg em pulsos e mais baixos em intervalos de escuro (dados não apresentados). O estado estacionário atingido pelas trocas gasosas durante a segunda situação basal, Ind, resultou em Cg baixo em todos os casos (Tabela 6). Menor Cg em estágios estacionários é esperado uma vez que há pouca variação conjunta entre as variáveis, já tendo sido descrito por SOUZA *et al.* (2004b). Após o período de indução, as espécies *C. urucurana*, *C. pachystachya* e *C. speciosa* mantiveram os valores de Cg similares aos anteriores, sem tendência de aumento (Tabela 5 e Figura 12). As espécies não-pioneiras *R. elaeocarpus* e *T. avellanedae* e, curiosamente, *C. superba* apresentaram maior Cg após o período de indução (Cg_{fim}) do que anteriormente, com tendência significativa ($p < 0,01$) ao aumento ao longo dos pulsos (Tabela 5 e Figura 12). Estas espécies sofreram menor perda de indução quando comparadas às outras (Figura 11) e, dentre elas, LUE foi maior nas espécies que apresentaram maiores valores da inclinação da reta (α) de aumento em Cg (Figura 12). Deste modo, o valor de α foi maior em *R. elaeocarpus* ($3,74 \times 10^{-2}$), que apresentou menor perda de LUE e IS, seguido por *T. avellanedae* ($2,27 \times 10^{-2}$) e *C. superba* ($2,04 \times 10^{-2}$), coincidindo com a ordem de maior aproveitamento de luz após a indução.

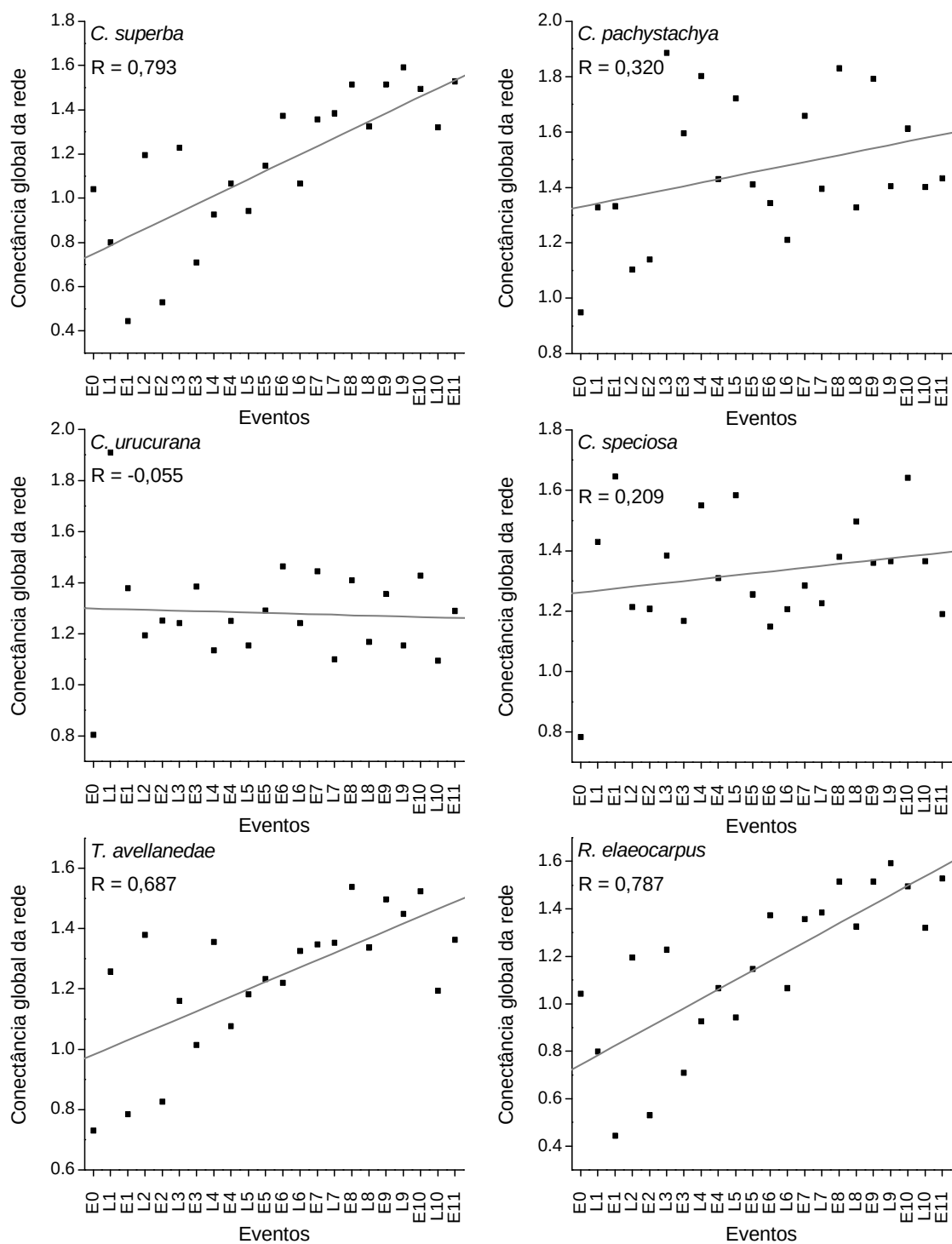


Figura 12: Tendência de aumento na conectância global da rede ao longo do experimento II: Escuro inicial (E₀), pulsos da fase inicial (L₁₋₅) e intervalos de escuro (E₁₋₅), período de indução (Ind), pulsos após a indução (L₆₋₁₀) e intervalos de escuro (E₆₋₁₀).

Considerando os resultados, maior capacidade de utilização de recursos, que demanda maior controle fisiológico, está provavelmente associada à capacidade de modulação de rede, particularmente a aumentos em C_g (SOUZA *et al.*, 2004b,c; SOUZA *et al.*, 2005a,b). Isso pode ser verificado tanto no aumento em C_g de E_0 para L_{ini} e E_{ini} em *C. superba*, *C. urucurana*, *C. pachystachya* e *C. speciosa* quanto no aumento em C_g de Ind para L_{fim} e E_{fim} em *R. elaeocarpus* e *T. avellanadae* e *C. superba* (Tabela 6). Outros estudos mostram que situações estacionárias como E_0 e Ind apresentam, em geral, baixos valores de C_g da rede de trocas gasosas (SOUZA *et al.*, 2004b), enquanto plantas que apresentam boa capacidade de resposta a perturbações ambientais possuem valores altos de C_g sob situações que demandam controle (PRADO *et al.*, 2004; SOUZA *et al.*, 2004b; SOUZA *et al.*, 2005a,b). Em um estudo com *Citrus sinensis*, foi observado um aumento de C_g na rede de trocas gasosas sob condições de DPV mais elevado, particularmente com aumento na correlação $gs-E$ relacionado ao controle estomático da transpiração (SOUZA *et al.*, 2004b). Avaliando respostas da rede fotoquímica e de trocas gasosas à alta irradiância em espécies de diferentes fases da sucessão ecológica, verificou-se aumento da conectância global da rede fotoquímica em todas as plantas e, também, maior C_g total nas espécies que responderam melhor à alta irradiância (espécies de estágios mais iniciais da sucessão) (SOUZA *et al.*, 2005b). Comparando a resposta de dois genótipos de *Phaseolus vulgaris* à deficiência hídrica, SOUZA *et al.* (2005a) relatam maiores valores de C_g no genótipo mais resistente ao déficit hídrico.

É importante ressaltar que a relação entre maior capacidade de modulação de rede e maior controle das trocas gasosas ocorreu de forma independente de espécie, uma vez que aumentos em C_g estiveram sempre associados à maior capacidade de utilização de recursos tanto no caso dos pulsos iniciais, em *C. superba*, *C. urucurana*, *C. pachystachya* e *C. speciosa*, quanto no caso dos pulsos finais, em *R. elaeocarpus* e *T. avellanadae* e *C. superba*. Isto sugere um padrão sistêmico de resposta a estímulos ambientais, isto é, sugere que condições ambientais potencialmente estressantes são contornadas por aumento da capacidade de controle da rede, em qualquer sistema. SOUZA *et al.* (2004c), PRADO *et al.* (2004) e SOUZA *et al.* (2005b) fornecem resultados coerentes com esta perspectiva.

3.2.3. Discussão geral do experimento II

O experimento II teve o objetivo de testar a hipótese **ii)** (apresentada na seção 1.5.2) que propõe que as espécies pioneiras possuem maior capacidade de aproveitamento de pulsos de luz comparada às espécies não-pioneiras, devido à sua maior capacidade de modulação da rede de trocas gasosas, neste caso mudança na estrutura de correlação entre as variáveis em resposta aos pulsos de luz. Os resultados de ganho de LUE, IS e LUE_{total} sustentam esta hipótese, uma vez que as espécies com perfil fisiológico de pioneira (ver seção 3.1.1) apresentaram eficiência de uso dos pulsos de luz distintamente maior do que as não-pioneiras (Figura 9 e Tabela 5). De acordo com os resultados do experimento I, é possível que a maior eficiência das espécies com perfil de pioneira ocorra pela maior complexidade da dinâmica de *gs*, que pode permitir respostas estomáticas mais rápidas à variação ambiental.

Porém, após o período de indução, as espécies não-pioneiras apresentaram maior eficiência de uso dos pulsos devido à menor perda de indução, tornando difícil sustentar a afirmação valorativa simples de que pioneiras seriam mais eficientes. Os resultados indicam que a capacidade de aproveitamento de luz não pode ser dissociada do padrão de variabilidade luminosa ao qual as plantas estão sujeitas. Espécies com ganho e perda rápidos de indução poderiam apresentar maior eficiência de uso de luz sob um dado padrão de variabilidade luminosa, como períodos longos de claro e longos de escuro, e espécies com ganho lento e perda lenta de indução sob outro padrão, como alta variabilidade na frequência e duração de pulsos de luz. Estes resultados estão de acordo com a proposta de STRAUSS-DEBENEDETTI e BAZZAZ (1996) de que tanto espécies pioneiras quanto não-pioneiras possuem alta flexibilidade fisiológica, diferindo em escala de resposta à variação ambiental.

Apesar das diferentes respostas fisiológicas apresentadas pelas espécies neste estudo, houve um padrão geral que indicou forte relação entre flexibilidade fisiológica e conectância global da rede de trocas gasosas. As espécies com maior ganho de LUE e IS apresentaram maior capacidade de modulação de rede, aumentando C_g de E_0 para L_{ini} e E_{ini} , assim como as espécies com menor perda de LUE e IS, que aumentaram C_g de L_{ini} e E_{ini} para L_{fim} e E_{fim} (Figuras 9 e 10, Tabelas 5 e 6). Isso sustenta a perspectiva de que alta conectância da rede confere maior capacidade de controle ao sistema e que

há um padrão sistêmico de resposta a perturbações ambientais (PRADO *et al.*, 2004; SOUZA *et al.*, 2004c; SOUZA *et al.*, 2005b). A capacidade de lidar com variações ambientais, a flexibilidade fisiológica, estaria associada à capacidade do sistema de alterar a estrutura de correlações entre as suas variáveis em resposta a perturbações, aumentando a conectância global da rede e permitindo maior estabilidade.

Contudo, é importante notar que o experimento II apresenta um padrão de variabilidade ambiental muito particular, em intervalos regulares e apenas numa única variável (luz). Em condições naturais o padrão de variabilidade não é homogêneo e ocorre em muitos fatores simultaneamente, sendo que a rede de trocas gasosas necessariamente precisa ser capaz de responder de forma a manter um balanço de carbono positivo (BJÖRKMAN, 1973). O experimento III, a seguir, investiga o comportamento da rede de trocas gasosas a variações ambientais naturais.

3.3. Experimento III: Sunflecks

O experimento III teve como objetivo testar a hipótese **iii)** (seção 1.5.3) que propõe que maior conectância do sistema de trocas gasosas e maior acoplamento ao ambiente conferem maior capacidade de resposta a condições ambientais variáveis. Isso foi avaliado, particularmente, na resposta de espécies florestais tropicais a “sunflecks” em condições naturais de variabilidade ambiental. Para avaliar o papel destas propriedades sistêmicas nas respostas a condições singulares de variabilidade luminosa (“sunflecks”), é necessário analisar individualmente as respostas de plantas específicas às condições específicas a que foram sujeitas. Por isso, neste experimento, ao invés de empregar estimativas estatísticas de um possível comportamento populacional, empregou-se análises individuais nas séries geradas.

3.3.1. Análise da variabilidade dos sunflecks

Os resultados da análise de variabilidade dos “sunflecks” indicam uma estrutura de organização característica de certos tipos de flutuação ambiental, apresentando um grande componente de imprevisibilidade de acordo com o que é descrito na literatura (PEARCY *et al.*, 1994). A Figura 13A mostra a predominância relativa das diferentes

freqüências de ocorrência de “sunflecks”, evidenciando maior proporção de eventos esporádicos (baixa freqüência) que, provavelmente, se deve à variação diurna do ângulo solar, resultando em maior incidência e intensidade de “sunflecks” ao redor do meio dia. Esta estrutura de variabilidade difere drasticamente de um evento periódico, cujo espectro possui predominância em freqüências harmônicas, e de um evento puramente aleatório, como um ruído branco, cujo espectro possui contribuição relativa igual de todas as freqüências (WILLIAMS, 1997). O espectro de freqüência dos “sunflecks” revelou uma estrutura de variação compatível com o chamado ruído $1/f$, que apresenta ausência de freqüências características seguindo uma lei de potência com expoente γ entre 0 e 2 ($0 < \gamma \leq 2$) (HALLEY, 1996). Especificamente o valor de γ indica que o sunfleck possui espectro de freqüência de um ruído rosa, que apresenta variância crescente com tamanho da série temporal (ao invés de estabilizar-se numa curva gaussiana), reforçando o aspecto imprevisível deste recurso (HALLEY, 1996). Assim como o espectro de freqüência, a distribuição da intensidade dos “sunflecks” seguiu uma lei de potência com $0 < \gamma \leq 2$ e valor típico de ruído rosa (Figura 13B), indicando que tanto a freqüência quanto a intensidade dos “sunflecks” não possuem tamanho característico. Os valores de $iDFFF$ variaram consideravelmente entre as séries (Tabela 7), mas o padrão de variabilidade descrito acima foi similar entre todas. Assim, hipoteticamente, para serem capazes de explorar este recurso, as plantas precisariam apresentar alto acoplamento com as variações de luminosidade, isto é, a rede de trocas gasosas precisaria responder prontamente a mudanças na DFFF.

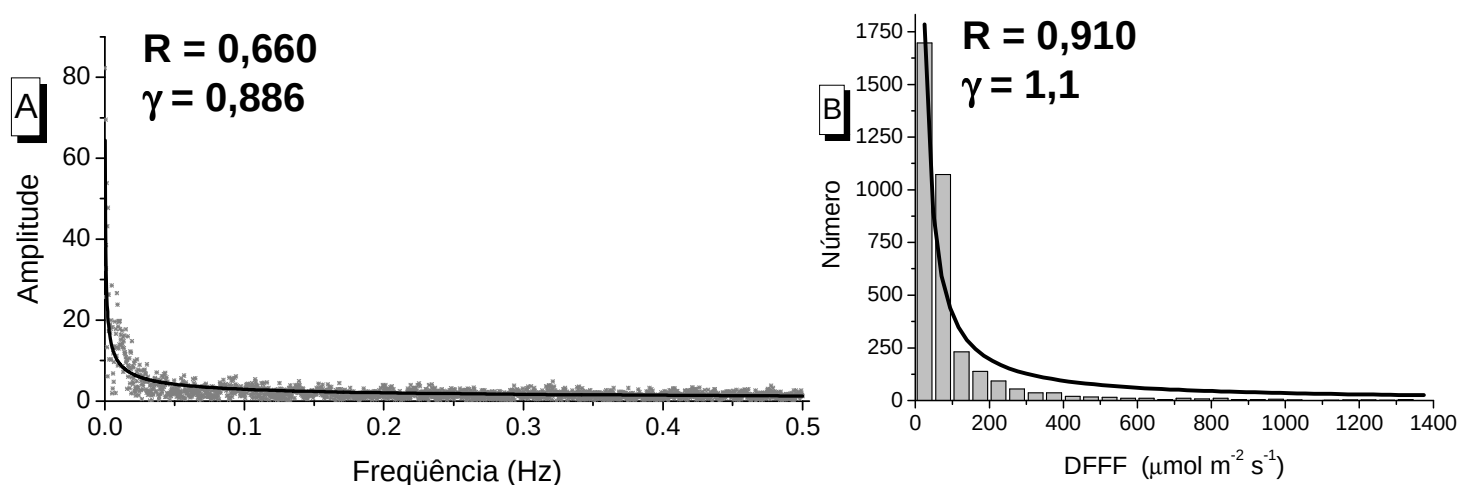


Figura 13: Ajuste de uma lei de potência na predominância de eventos de sunfleck de diferentes frequências (painel A) e de diferentes densidades de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) (painel B). Em negrito estão os coeficientes de ajuste da função (R) e o expoente característico (γ).

3.3.2. Análise do comportamento do sistema de trocas gasosas

As duas espécies investigadas, *C. pachystachya* e *E. leiocarpa*, apresentaram respostas distintas, sobretudo no comportamento estomático (Figura 14). A variação de g_s ao longo das séries mostra que a abertura e fechamento dos estômatos em *C. pachystachya* esteve altamente acoplada às variações de DFFF. Isto é corroborado pela pequena defasagem (delay) de resposta de g_s à DFFF calculada, pelo valor e significância do coeficiente de correlação (r) entre g_s -DFFF, e pela inclinação da reta (α) traçada entre estas duas variáveis (exceto pela série 3, que apresentou baixo aproveitamento da luz) (Tabela 7). O acoplamento de g_s à DFFF não exclui a influência de C_i em g_s , não sendo possível distinguir a contribuição relativa de cada fator apenas com estes dados. Uma resposta contrastante foi apresentada por *E. leiocarpa*, com valores altíssimos de delay entre g_s -DFFF, bem como baixos valores de coeficiente de correlação e de α (Tabela 7). Visualmente é possível verificar o comportamento estomático de *E. leiocarpa* na Figura 14, onde g_s começa alto no início do dia e cai independente das variações em DFFF. Pode-se dizer que, nestas séries, as variações em g_s estão mais sujeitas a um componente autônomo, derivado do ritmo circadiano da

planta (HENNESSEY & FIELD, 1991;), do que ao acoplamento com o DFFF. Contudo, existiu também um acoplamento do sistema de trocas gasosas à variação de DPV, que é verificável pelos valores de Ac_{DPV} (Tabela 7).

Outra distinção possível entre as séries se deu com base na relação de CO_2 assimilado por fóton, estimada por $iA/iDFFF$, sendo que *C. pachystachya* apresentou os maiores valores, nas séries 1 e 2 (Tabela 7). Os casos de maior eficiência de uso do recurso luminoso, séries 1 e 2 de *C. pachystachya* e série 1 de *E. leiocarpa*, estão associados a maiores valores do coeficiente de correlação e α de A-DFFF, assim como maior acoplamento entre a rede de trocas gasosas e a variação em DFFF (Ac_{DFFF}) (Tabela 7). Isso provavelmente está relacionado com maior capacidade de resposta a variações ambientais que pode ser conferida por um maior acoplamento do sistema com o ambiente (SOUZA et al., 2004c; SOUZA et al., 2005b; DAMINELI & SOUZA, 2008). Apesar de poder conferir maior capacidade de controle, um maior acoplamento com o ambiente pode comprometer a estabilidade do sistema caso as perturbações ambientais sejam de magnitude elevada (CSERMELY, 2006; DAMINELI & SOUZA, 2008). Este fenômeno pode ser verificado no acoplamento da rede de trocas gasosas com DPV (Ac_{DPV}) (Tabela 7). No caso da série 1 de *E. leiocarpa*, maior acoplamento provavelmente conferiu maior capacidade de controle em condições de baixo DPV. Porém, em condições de alto DPV, maior acoplamento provavelmente comprometeu a estabilidade do sistema levando à baixa eficiência do uso da luz (estimada por $iA/iDFFF$), como pode ser observado no caso da série 3 de *C. pachystachya* e na série 2 de *E. leiocarpa*. Isso ocorreu pelo fechamento estomático excessivo que, apesar de evitar a perda de água, compromete a assimilação de CO_2 por manter C_i baixo, indicando falta de capacidade de controle “fino” (dados não apresentados). As séries 1 e 2 de *C. pachystachya* apresentaram alta autonomia, i.e. baixo acoplamento em relação à variação de DPV que, conjuntamente com alto acoplamento à DFFF, pode ter conferido a eficiência de uso da luz verificada.

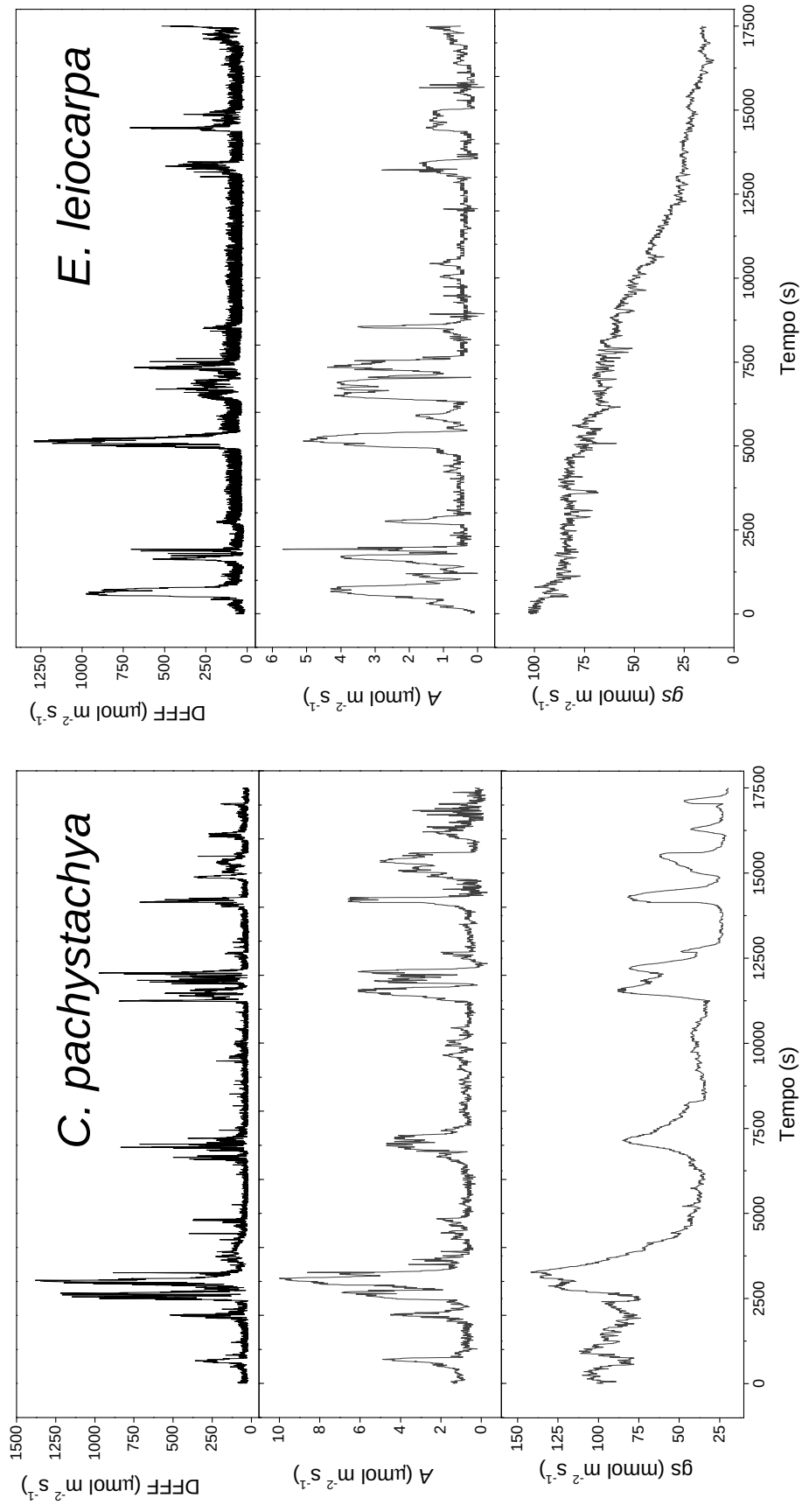


Figura 14: Séries temporais típicas da assimilação de CO_2 (A) e condutância estomática (gs) da espécie pioneira (*C. pachystachya*) e da não-pioneira (*E. leiocarpa*) expostas à incidência de “sunflecks” naturais, registrados pela dinâmica de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF). As medidas foram realizadas em intervalos de 5 s das 9:00 às 16:00 hs.

Tabela 7: Parâmetros calculados para 3 séries de uma espécie pioneira (*C. pachystachya*) e uma não-pioneira (*E. leiocarpa*) expostas a condições de variabilidade de um sub-bosque natural: assimilação integrada de CO₂ (*iA*), densidade de fluxo de fótons fotossintéticos integrada (*iDFFF*), a defasagem estimada de *A* em resposta a *DFFF* (*delay A*), a correlação *A-DFFF* e inclinação da reta ($\alpha A-DFFF$), a defasagem estimada de *gs* em resposta a *DFFF* (*delay gs*), a correlação *gs-DFFF* e inclinação da reta ($\alpha gs-DFFF$), o acoplamento do sistema de trocas gasosas a variações em *DFFF* (*AC_{DFFF}*), o acoplamento do sistema de trocas gasosas a variações em *DPV* (*AC_{DPV}*) e o *DPV* médio.

Espécie	Série	<i>iA</i> mmol 4,9h ⁻¹	<i>iDFFF</i> mmol 4,9h ⁻¹	<i>iA/iDFFF</i> mmol 4,9h ⁻¹	<i>delayA</i> s	<i>A-DFFF</i> x10 ⁻²	$\alpha A-DFFF$ x10 ⁻²	<i>delay gs</i> s	<i>gs-DFFF</i> x10 ⁻²	$\alpha gs-DFFF$ x10 ⁻²	<i>AC_{DFFF}</i> %	<i>AC_{DPV}</i> %	<i>DPV</i> kPa
<i>C. pachystachya</i>	1	26.9	1.68	16.01	20	0.72	0.780	210	0.35	6.55	15.38	15.62	2.92
	2	21.9	1.22	17.95	55	0.70	0.767	180	0.40	7.93	15.96	12.30	3.05
	3	1.9	1.78	1.07	20	0.53	0.158	190	-0.08	-2.45	7.54	25.42	2.31
<i>E. leiocarpa</i>	1	17.7	2.02	8.76	25	0.69	0.477	-	0.17	2.94	12.18	28.45	1.30
	2	6.1	1.24	4.92	35	0.29	0.103	300	-0.10	-0.69	3.77	13.85	2.17
	3	2.4	1.75	1.37	30	0.37	0.056	-	-0.17	-1.98	7.67	24.32	3.21

Os resultados de conectância não mostraram diferenças entre as séries quanto ao valor de C_g , mas as correlações $A-E$ e $A-gs$ distinguiram séries com relação à eficiência do uso de luz. As séries com baixo $iA/iDFFF$, 3 de *C. pachystachya* e 2 e 3 de *E. leiocarpa*, apresentaram menor correlação entre $A-E$ e $A-gs$, possivelmente relacionado com menor capacidade de controle das trocas gasosas (Tabela 7 e 8). Isso indicaria uma alta susceptibilidade a variações em DPV, uma vez que estes sistemas possuem alto Ac_{DPV} em condições de alto DPV e baixa conectância $A-E$ e $A-gs$. No caso da série 2 de *E. leiocarpa*, aparentemente o fator que levou à baixa eficiência de uso da luz foi baixo Ac_{DFFF} (Tabela 8).

Tabela 8: Conectância global da rede (C_g) e coeficientes de correlação (r) entre pares de variáveis que representam as interações no sistema de trocas gasosas: assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e concentração intercelular de CO_2 (C_i).

Espécie	Série	C_g	$E-gs$	$E-A$	$gs-A$	$gs-C_i$	$A-C_i$
<i>C. pachystachya</i>	1	0.77	0.90	0.65	0.51	0.01	0.79
	2	0.77	0.90	0.57	0.38	0.16	0.83
	3	0.60	0.85	0.20	0.04	0.65	0.62
<i>E. leiocarpa</i>	1	0.80	0.97	0.40	0.35	0.29	0.70
	2	0.65	0.93	0.08	0.09	0.48	0.70
	3	0.80	0.97	0.22	0.17	0.30	0.84

Assim, comparando às outras séries, é possível relacionar todos os casos de baixo balanço de carbono a uma falta de modulação de rede (Tabela 7 e 8). As séries 1 e 2 de *C. pachystachya* apresentaram alto balanço de carbono com Ac_{DFFF} alto e Ac_{DPV} baixo, em condições de DPV elevado. Isso pode ter conferido menor susceptibilidade a variações em DPV quando comparado à série 3 de *C. pachystachya* e da série 3 de *E. leiocarpa*, que apresentaram Ac_{DPV} alto e baixa conectância entre $A-E$ e $A-gs$, resultando em baixo balanço de carbono e baixo Ac_{DFFF} . A série 1 de *E. leiocarpa* teve Ac_{DPV} alto, porém em condições de baixa demanda evaporativa, o que provavelmente permitiu controle adequado das trocas gasosas possibilitado pela alta conectância entre

A-E e *A-gs*. No caso da série 2 de *E. leiocarpa*, apesar do baixo AC_{DPV} em condições de DPV elevado, houve baixa conectância entre *A-E* e *A-gs*, assim como baixo AC_{DFFF} .

Estes resultados sugerem que há um padrão sistêmico de resposta a variações ambientais, o que possivelmente confere maior estabilidade a um sistema num dado contexto ambiental. A partir do que foi observado, conectância parece de fato conferir estabilidade ao sistema, mas depende também do acoplamento do sistema às variações ambientais. Um sistema mais acoplado ao ambiente é capaz de responder mais prontamente a mudanças, porém fica mais susceptível a flutuações de grande magnitude. Por isso, menor acoplamento do sistema ao ambiente (maior autonomia) pode conferir maior estabilidade a sistemas sujeitos a variação drástica em certas variáveis ambientais (CSERMELY, 2006; DAMINELI & SOUZA, 2008). Deste modo, a capacidade de modular o acoplamento do sistema ao ambiente compõe parte essencial da capacidade homeostática do sistema, provavelmente conferindo flexibilidade fisiológica e estabilidade frente a perturbações ambientais.

3.3.3. Discussão geral do experimento III

Assim como no experimento II, o experimento III apresentou resultados surpreendentes considerando as expectativas clássicas sobre espécies pioneiras e não-pioneiras. Tradicionalmente, espera-se maior aproveitamento de “sunflecks” de espécies não-pioneiras (PEARCY, 1987); porém, no experimento em questão, a espécie pioneira *C. pachystachya* apresentou aproveitamento visivelmente maior do que a espécie não-pioneira *E. leiocarpa* (séries 1 e 2, Tabela 7).

Os resultados do experimento I indicaram que *C. pachystachya* apresenta alta complexidade na dinâmica de *gs*, o que pode permitir respostas mais eficientes a variações ambientais (seção 3.1, Tabela 3). O experimento II sustentou esta perspectiva, uma vez que *C. pachysachya* apresentou rápido ganho de indução, em parte devido às suas respostas estomáticas (seção 3.2, Figura 8 e Tabela 5). Neste experimento, o perfil de resposta de *gs* está fortemente ligado a variações em DFFF, apresentando pequena defasagem de resposta (seção 3.3, Figura 14 e Tabela 7). Estes resultados reforçam a relação entre complexidade da dinâmica e estabilidade de um dado sistema, hipótese investigada em tipos diversos de sistemas (ecossistemas, sistema cardiovascular

humano, sistema encefálico, hormonal, celular, entre muitos), sendo possivelmente uma propriedade fundamental a todos os sistemas complexos (MAY, 1989; PINCUS, 1995; GOLDBERGER *et al.*, 2002; SOUZA *et al.*, 2004a; CSERMELY, 2006; SOLÉ & BASCOMPTE, 2006).

O experimento III teve como objetivo testar a hipótese **iii)** (seção 1.5.3) segundo a qual maior conectância e maior acoplamento do sistema ao ambiente conferem maior capacidade de resposta a condições ambientais variáveis. Os resultados apontaram que, de fato, conectância e acoplamento estão relacionados à estabilidade do sistema, porém, de forma dependente de contexto. As séries 1 e 2 de *C. pachystachya* apresentaram maior aproveitamento de luz, avaliada por $iA/iDFFF$, possivelmente devido a um maior acoplamento com a variação em DFFF, AC_{DFFF} , permitindo respostas rápidas, delay de A e gs , e a um menor acoplamento com DPV, AC_{DPV} , diminuindo a susceptibilidade do sistema de trocas gasosas a variações em DPV (em condições de DPV alto) (Tabela 7). A série 1 de *E. leiocarpa* apresentou um padrão de comportamento similar, mas o acoplamento com as variações de DPV foi alto, AC_{DPV} (Tabela 7). Porém, na situação ambiental em que esteve o DPV era baixo, de modo que alto acoplamento provavelmente não comprometeu a estabilidade do sistema de trocas gasosas, possivelmente estando dentro da faixa de controle do sistema. As séries 3 de *E. leiocarpa* e *C. pachystachya* apresentaram baixa eficiência do uso da luz, $iA/iDFFF$, possivelmente devido ao alto acoplamento com DPV elevado, que pode ter desestabilizado o sistema e comprometido a capacidade de controle das trocas gasosas, verificável pelas baixas correlações $A-E$ e $A-gs$ e baixo AC_{DFFF} (Tabelas 7 e 8). Este cenário é diferente do ocorrido com a série 2 de *E. leiocarpa* uma vez que, mesmo com baixo AC_{DPV} , houve baixa eficiência de uso da luz provavelmente relacionada a um baixo acoplamento com a variação em DFFF (AC_{DFFF} , Tabela 7) e à falta de controle do sistema de trocas gasosas ($A-E$ e $A-gs$, Tabela 8).

Assim, mesmo a participação da conectância no controle do sistema sendo evidente, a hipótese não foi completamente corroborada uma vez que acoplamento não é sempre um fator que promove estabilidade. Aparentemente, um alto acoplamento com o ambiente pode conferir maior estabilidade em situações ambientais onde as variações ocorrem dentro da faixa de controle do sistema. Contudo, em situações onde há

flutuações que fogem desta faixa, baixo acoplamento (maior autonomia) parece ser importante para reduzir a susceptibilidade do sistema às perturbações ambientais.

4. CONCLUSÃO

No experimento I verificou-se que, em condições ambientais constantes, maior C_g e $ApEn$ de gs estavam associados às espécies com perfil fisiológico de pioneira, com maiores taxas de A e gs , classicamente consideradas espécies com maior flexibilidade fisiológica do que não-pioneiras. Se essas espécies forem de fato mais flexíveis, possuir intrinsecamente uma rede mais conectada e dinâmica estomática mais complexa pode conferir maior estabilidade ao sistema de trocas gasosas frente a perturbações ambientais. Em termos teóricos isso faz sentido, uma vez que maior conectância pode promover maior capacidade de controle (AMZALLAG, 2001; SOUZA *et al.*, 2004b; DAMINELI & SOUZA, 2008) e maior complexidade da dinâmica pode conferir maior estabilidade frente a perturbações ambientais (FIEDLER-FERRARA & PRADO, 1994; PINCUS, 1995; HUTT & LÜTTGE, 2002; SOUZA *et al.*, 2004a,b).

O experimento II avaliou a resposta das mesmas espécies a pulsos de luz, indicando que, de fato, as espécies que no experimento I tiveram maior $ApEn$ e C_g apresentaram maior eficiência do uso da luz (LUE_{total}). Porém, com relação à eficiência de utilização de recurso, foi possível verificar um padrão de resposta sistêmico, independente de espécie. Na fase inicial do experimento, as espécies com perfil fisiológico de pioneira apresentaram maior ganho de indução, aumentando o C_g da fase de escuro para a fase de pulsos de luz. Na fase após a indução, as espécies que apresentaram menor perda de indução foram as que apresentaram tendência de aumento de C_g com os pulsos, isto é, aquelas que apresentaram modulação gradativa na rede. Assim, ambos os casos ressaltam a importância da modulação de rede para lidar com as perturbações ambientais, tanto no aumento de C_g do escuro (E_0) para a fase de pulsos (C_{gini}), quanto no aumento gradativo de C_g levando a maior estabilidade (menor perda de indução) na fase pós-indução. Este padrão de resposta está de acordo com a proposta de SOUZA *et al.* (2004c e 2005b) de que há um padrão sistêmico de resposta na conectância de rede, ocorrendo aumento sob condições de demanda ambiental. O experimento também evidenciou a limitação de atribuir maior eficiência no uso de luz a

espécies comparadas em condições específicas de variabilidade ambiental. Os resultados sugerem que o conjunto de espécies que apresentará maior eficiência do uso da luz depende do padrão de variabilidade ambiental considerado, uma vez que existem espécies com perfis de indução diferentes como, por exemplo, espécies com ganho rápido e espécies com perda lenta. Neste contexto, a conectância da rede pode ajudar a revelar os diferentes comportamentos do sistema de trocas gasosas e indicar o potencial de resposta a variações ambientais.

O experimento III indicou que, além da conectância da rede, o acoplamento ao ambiente está relacionado com a estabilidade do sistema. Em condições naturais de variabilidade ambiental, as plantas expostas a “sunflecks” (com ocorrência basicamente imprevisível) apresentaram maior eficiência no uso deste recurso de acordo com o acoplamento às variações de DFFF, sendo que alto acoplamento permitiu respostas mais rápidas e eficazes. Além disso, o acoplamento do sistema de trocas gasosas a variações de DPV foi crítico para a manutenção da estabilidade. Plantas pouco acopladas a condições de DPV elevado e plantas muito acopladas a condições de DPV baixo apresentaram maior capacidade de controle do sistema de trocas gasosas, provavelmente porque no primeiro caso o baixo acoplamento (maior autonomia) impediu a susceptibilidade a variações de DPV e, no segundo caso, o alto acoplamento permitiu respostas rápidas às variações ambientais. Plantas muito acopladas à DPV alto mostraram baixa eficiência no uso da luz e perda de controle da rede de trocas gasosas, com a redução da conectância entre *A-E* e *A-gs* e perda de acoplamento com DFFF. Isso pode ter ocorrido pela facilidade de perturbações se propagarem na rede de trocas gasosas devido ao alto acoplamento com condições de DPV elevado. Fisiologicamente, a situação de DPV alto demanda um controle estomático “fino”, uma vez que é preciso balancear a perda de água e a entrada de CO₂ no mesófilo para manter um balanço de carbono positivo. As séries com alto acoplamento a DPV elevado apresentaram drástico fechamento estomático, implicando em menor *A*, e indicando menor capacidade de controle do sistema de trocas gasosas.

Ainda, os resultados do experimento I indicaram que *C. pachystachya* apresenta alta complexidade na dinâmica de *gs*, o que pode permitir respostas mais eficientes a variações ambientais (seção 3.1, Tabela 3). O experimento II sustentou esta perspectiva, uma vez que *C. pachystachya* apresentou rápido ganho de indução, em parte devido às

suas respostas estomáticas (seção 3.2, Figura 8 e Tabela 5). No experimento III, o perfil de resposta de *gs* está fortemente ligado a variações em DFFF, apresentando defasagem de resposta pequena (seção 3.3, Figura 14 e Tabela 7). Estes resultados reforçam a relação entre complexidade da dinâmica e estabilidade de um dado sistema, hipótese investigada em tipos diversos de sistemas (ecossistemas, sistema cardiovascular humano, sistema encefálico, hormonal, celular, entre muitos), sendo possivelmente uma propriedade fundamental de sistemas complexos (MAY, 1989; PINCUS, 1995; GOLDBERGER *et al.*, 2002; SOUZA *et al.*, 2004a; CSERMELY, 2006; SOLÉ & BASCOMPTE, 2006).

Todos os resultados apontam para um possível padrão sistêmico nas respostas foliares a variações ambientais. Este padrão sistêmico está de acordo com perspectivas teóricas que investigam as possíveis raízes da estabilidade em sistemas complexos. Segundo estudos anteriores, existiria um compromisso entre ligações fortes e fracas, conferindo ou não estabilidade dependendo das perturbações ambientais. Ligações fortes, como em uma rede com alta conectância e um alto acoplamento do sistema ao ambiente, permitiriam alta capacidade de controle interno e de resposta a variações ambientais, porém, implicariam em maior susceptibilidade a perturbações de magnitude elevada, uma vez que se propagariam com facilidade. Já ligações fracas, como em redes com baixa conectância e um baixo acoplamento do sistema ao ambiente (alta autonomia), apesar de não permitirem respostas tão rápidas nem ajustes finos, podem conferir maior estabilidade frente a grandes flutuações, diminuindo a susceptibilidade do sistema às variações ambientais (CSERMELY, 2006; DAMNELI & SOUZA, 2008). Como todo sistema biológico enfrenta condições de variabilidade ambiental contrastantes, é fundamental a capacidade de alterar as forças de relação dos elementos do sistema entre si e com o ambiente, ou seja, de modulação da rede e de acoplamento com o ambiente.

Esta perspectiva possibilita a proposta de um conceito sistêmico de estresse, baseada em SOUZA & CARDOSO (2003): Estresse seria caracterizado pela incapacidade de um sistema de realizar mudanças na organização de suas redes e em sua relação com o ambiente, ficando susceptível às perturbações ambientais e comprometendo sua estabilidade.

Concluímos que a abordagem sistêmica, como a utilizada neste trabalho, possibilita acessar propriedades globais de sistemas, não evidentes por análises isoladas. Além disso, as propriedades sistêmicas investigadas aqui não se restringem a ecofisiologia vegetal, contribuindo para uma investigação mais ampla no âmbito da teoria de sistemas complexos: o papel da organização da rede de um sistema e de seu acoplamento ao ambiente na estabilidade, o que pode ser a base da flexibilidade e capacidade homeostática de sistemas biológicos.

5. BIBLIOGRAFIA

ALLEN, M.T., PEARCY, R.W. 2000. Stomatal versus biochemical limitations to dynamic photosynthetic performance in four tropical rainforest shrub species. *Oecologia* 122: 479-486.

AMZALLAG, G. N. 2001. Data analysis in plant physiology: are we missing the reality? *Plant, Cell and Environment* 24: 881-890.

BARABÁSI, A.L. 2003. *Linked: how everything is connected to everything else and what it means for business, science, and everyday life*. Plume Book, New York.

BARRS, H.D. 1971. Cyclic variations on stomatal aperture, transpiration and leaf water potential under constant environmental conditions. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 22: 223-236.

BAZZAZ, F.A., PICKETT, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.

BEGON, M., TOWNSEND, C.R., HARPER, J.L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell publishing, Oxford.

BERNARD, C. 1949. *An introduction to the study of experimental medicine*. Traduzido pro inglês por GREEN, H.C. Schuman, New York.

BEYSCHLAG, W., ECKSTEIN, J. 2001. Towards a causal analysis of stomatal patchiness: the role of stomatal size variability and hydrological heterogeneity. *Acta Oecologica* 22: 161-173.

BJÖRKMAN, O. 1973. Comparative studies of photosynthesis in higher plants. *Photophysiology* 8: 1-63.

ÇAMBEL, A.B. 1993. *Applied Chaos Theory*. Academic Press, Boston.

CANNON, W.B. 1932. *The wisdom of the body*. Norton, New York.

CHATFIELD, C. 1989. The analysis of time series: an introduction. Chapman & Hall, London.

CHAZDON, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.

CHAZDON, R.L., PEARCY, R.W. 1986. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia* 69: 517-523.

CHAZDON, R.L., PEARCY, R.W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41: 760-766.

CHAZDON, R.L., PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. Em: MULKEY, S.S., CHAZDON, R.L., SMITH, A.P. (Eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*: 5-55. Chapman & Hall, New York.

CSERMELY, P. 2004. Strong links are important, but weak links stabilize them. *Trends in Biochemical Sciences* 29: 331-334.

CSERMELY, P. 2006. Weak links: stabilizers of complex systems from proteins to social networks. Springer-Verlag, Berlin.

DAMINELLI, D.S.C., SOUZA, G.M. 2008. A cognição como um processo auto-organizado e auto-referente em sistemas complexos adaptativos. Em: *Auto-organização: estudos interdisciplinares* 58. CLE/UNICAMP, Campinas.

DEEMING, B., BJÖRKMAN, O. 1987. Comparison of the effects of excessive light on chlorophyll fluorescence and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171:171-184.

ELLIS, A.R., HUBBELL, S.P., POTVIN, C. 2000. In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. *Canadian Journal of Botany* 78: 1336-1347.

ERDEI, L., SZEGLENTS, Z., BARABÁS, K.N., PESTENÁČZ, A., FÜLÖP, K., KALMÁR, L., KOVÁCS, A., TÓTH, B., DÉR, A. 1998. Environmental stress and the biological clock in plants: changes of rhythmic behaviour of carbohydrates, antioxidant enzymes and stomatal resistance by salinity. *Journal of Plant Physiology* 152: 265-271.

FARQUHAR, G.D., SHARKEY, T.D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317-345.

FIEDLER-FERRARA, N., PRADO, C.C. 1994. *Caos: uma introdução*. Edgard Blücher, São Paulo.

GENTY, B., BRIANTAIS, J.M., BAKER, N.R. 1989. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta.* 990: 87-92.

GOLDBERGER, A.L., PENG, C.K., LIPSITZ, L.A. 2002. What is physiological complexity and how does it change with aging and disease? *Neurobiology of aging* 23: 23-26.

GRASSBERGER, P., PROCACCIA, I. 1983. Characterization of Strange Attractors *Phys. Rev.Lett.* 50: 346.

HALLEY, J.M. 1996. Ecology, evolution and 1/f-noise. *Trends in Ecology & Evolution* 11(1): 33-37.

HENNESSEY, T.L., FIELD, C.B. 1991. Circadian rhythms in photosynthesis: Oscillations in Carbon assimilation and stomatal conductance under constant conditions. *Plant Physiol.* 96: 831-836.

HÜTT, M.-TH., LÜTTGE, U. 2002. Nonlinear dynamics as a tool for modeling in plant physiology. *Plant Biology* 4: 281-297.

JONES, H.G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49: 387-398.

KASPAR, F., SCHUSTER. 1987. Easily calculable measure for the complexity of spatiotemporal patterns *Phys. Rev. A* 36: 842.

KAUFFMAN, S.A. 1993. *The origins of order.* Oxford University Press, New York.

KIRSCHBAUM, M.U.F., PEARCY, R.W. 1988a. Gas exchange analysis of the fast phase of photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology* 87: 818-821.

KIRSCHBAUM, M.U.F., PEARCY, R.W. 1988b. Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology* 86: 782-785.

KRALL, J.P., EDWARDS, G.E. 1992. Relationship between photosystem activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiol. Plant.* 86:180-187.

KÜPPERS, M., TIMM, H., ORTH, F., STEGEMANN, J., STÖBER, R., SCHNEIDER, H., PALIWAL, K., KARUNAICHAMY, K.S.T.K., ORTIZ, R. 1996. Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. *Tree Physiology* 16: 69-80.

LAMBERS, H., CHAPIN III, F.S., PONS, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology.* Springer-Verlag, New York.

- LEMPEL, A., ZIV, J. 1976. On the complexity of finite sequences. *IEEE Transactions on Information Theory* IT-22: 75.
- LIPSITZ, L.A., GOLDBERGER, A.L. 1992. Loss of complexity and aging. *JAMA*, 267: 1806-1809.
- LLOYD, D., AON, M.A., CORTASSA, S. 2001. Why homeodynamics, not homeostasis? *The Scientific World* 1: 133-145.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa.
- LUKEN, J.O. Directing ecological succession. Chapman & Hall, New York.
- LÜTTGE, U. 1997. Physiological ecology of tropical plants. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- MAY, R. 1989. The chaotic rhythms of life. *New Sci.* 124: 21-25.
- McCLUNG, C.R. 2001. Circadian Rhythms in Plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52: 139-162.
- MØLLER, A.C., HAUSER, M.J.B., OLSEN, L.F. 1998. Oscillations in peroxidase-catalyzed reactions and their potential function in vivo. *Biophys Chem.* 72: 63-72.
- MØLLER, A.P., SWADDLE, J.P. 1997. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford University Press, Oxford.
- MOSEKILD, E., MOSEKILD, L. 1991. Complexity, chaos, and biological evolution. Plenum Press, Series B: Physics v. 270, New York.
- MOTT, K.A., BUCKLEY, T.N. 1998. Stomatal heterogeneity. *Journal of Experimental Botany* 49: 407-417.
- MOTT, K.A., BUCKLEY, T.N. 2000. Patchy stomatal conductance: emergent collective behavior of stomata. *Trends in Plant Science* 5: 258-262.
- MOTT, K.A., PEAK, D. 2007. Stomatal patchiness and task-performing networks. *Annals of Botany* 99: 219-226.
- MULKEY, S.S., WRIGHT, S.J., SMITH, A.P. 1993. Comparative physiology and demography of three Neotropical shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. *Oecologia* 96: 526-536.
- NICOLIS, G., PRIGOGINE, I. 1977. Self-organization in nonequilibrium systems. John Wiley & Sons, New York.

PEARCY, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology* 1: 169-178.

PEARCY, R.W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 421-453.

PEARCY, R.W., CHAZDON, R.L., GROSS, L.J., MOTT, K.A. 1994. Photosynthetic utilization of sunflecks: a temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. Em: CALDWELL, M.M., PEARCY, R.W. (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiology Processes Above and Below Ground*: 175-208. Academic Press, New York.

PFITSCH, W.A., PEARCY, R.W. 1989. Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor*, a redwood forest understory herb, in relation to its light environment. *Oecologia* 80: 465-470.

PICKETT, S.T.A., COLLINS, S.L., ARMESTO, J.J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53 (3): 335-371.

PINCUS, S.M. 1991. Approximate Entropy as a measure of system complexity. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 88: 2297-301.

PINCUS, S.M. 1995. Approximate entropy (ApEn) as a complexity measure. *Chaos* 5: 110-117.

PINCUS, S.M. 2000. Irregularity and asynchrony in biologic network signals. Em: JOHNSON, M.L., BRAND, L. (Eds.). *Methods in enzymology: numerical computer methods, Part C*, 321: 149-182. Academic Press, San Diego.

PINCUS S.M., GOLDBERGER A.L. 1994. Physiological time-series analysis: What does regularity quantify? *Am. J. Physiol.* 266: 1643-1656.

PINCUS, S.M., HUANG W.M. 1992. Approximate entropy: statistical properties and applications. *Commun. Statist. - Theory Meth.* 21: 3061-3077.

PRADO, C.H.B.A., WENHUI, Z., ROJAS, M.H.C., SOUZA, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a cerrado woody species community. *Braz. J. Plant Physiol.* 16: 7-16.

RASCHER, U., HÜTT M-T., SIEBKE, K., OSMOND, B., BECK, F., LÜTTGE, U. 2001. Spatiotemporal variation of metabolism in a plant circadian rhythm: The biological clock as an assembly of coupled individual oscillators. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98: 11801-11805.

ROSEN, R. 1970. *Dynamical System Theory in Biology*. Willey-Interscience, New York.

- SASSENATH-COLE, G.F., PEARCY, R.W. 1992. The role of ribulose-1,5-bisphosphate regeneration in the induction requirement of photosynthetic CO₂ exchange under transient light conditions. *Plant Physiology* 99: 227-234.
- SCHNEIDER, E.D., KAY, J.J. 1994. Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. *Math. Comput. Modelling*. 19: 25-48.
- SCHULTZ, S.G. 1996. Homeostasis, Humpty Dumpty, and Integrative Biology. *News Physiol. Sci.* 11: 238-246.
- SCHULZE, E.-D., BECK, E., MÜLLER-HOHENSTEIN, K. 2002. *Plant Ecology*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- SHABALA, S., DELBURGO, R., NEWMAN, I. 1997. Observations of bifurcation and chaos in plant physiological responses to light. *Aust. J. Plant Physiol* 24: 91-96.
- SOLE, R., BASCOMPTE, J. 2006. *Self-organization in complex ecosystems*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- SOLE, R., GOODWIN, B. 2000. *Signs of life: how complexity pervades Biology*. Basic Books, New York.
- SOUZA, G.M., CARDOSO, V.J.M. 2003. Toward a hierarchical concept of plant stress. *Israel Journal of Plant Sciences* 51: 29-37.
- SOUZA, G.M., BUCKERIDGE, M.S. 2004. Sistemas complexos: novas formas de ver a botânica. *Revista Brasil. Bot.* 27: 407-19.
- SOUZA, G.M., MANZATTO, A.G. 2000. Hierarquia auto-organizada em sistemas biológicos. Em: D'OTTAVIANO, I.M.L., GONZALES, M.E.Q. (Eds.) *Auto-organização: estudos interdisciplinares*. CLE/UNICAMP, Campinas. 30: 153-173.
- SOUZA, G.M., OLIVEIRA, R.F. 2004. Estabilidade e complexidade em sistemas biológicos. Em: SOUZA, G.M., D'OTTAVIANO, I.M.L., GONZALES, M.E.Q. (Eds.). *Auto-organização: estudos interdisciplinares*. CLE/UNICAMP, Campinas. 38: 123-136.
- SOUZA, G.M., OLIVEIRA, R.F., CARDOSO, V.J.M. 2004a. Temporal dynamics of stomatal conductance of plants under water deficit: Can homeostasis be improved by more complex dynamics? *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 47(3): 423-431.
- SOUZA, G.M., PINCUS, S.M., MONTEIRO, J.A.F. 2005a. The complexity-stability hypothesis in plant gas exchange under water deficit. *Braz. J. Plant Physiol.* 17(4): 363-373.
- SOUZA, G.M., RIBEIRO, R.V., PINCUS, S.M. 2004b. Changes in network connectance and temporal dynamics of gas exchange in *Citrus sinensis* under different evaporative demands. *Braz. J. Plant Physiol.* 16: 119-30.

- SOUZA, G.M., RIBEIRO, R.V., OLIVEIRA, R.F., MACHADO, E.C. 2005b. Network connectance and autonomy analyses of the photosynthetic apparatus in tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasil. Bot.* 28(1): 47-59.
- SOUZA, G.M., RIBEIRO, R.V., SANTOS, M.G., RIBEIRO, H.L., OLIVEIRA, R.F. 2004c. Functional groups of forest succession as dissipative structures: an applied study. *Braz. J. Biol.* 64(3B): 707-718.
- SOUZA, G.M., RIBEIRO, R.V., SANTOS, M.G., RIBEIRO, H.L., OLIVEIRA, R.F. 2004d. Approximate Entropy as a measure of complexity in sap flow temporal dynamics of two tropical tree species under water deficit. *An. Acad. Bras. Cienc.* 76(3): 625-630.
- SPROTT, J.C., ROWLANDS, G. 1995. Chaos data analyzer. Physics Academic Software, North Carolina.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S., BAZZAZ, F.A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: MULKEY, S.S., CHAZDON, R.L., SMITH, A.P. (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*: 162-186, Chapman & Hall. New York.
- TINOCO-OJANGUREN, C., PEARCY, R.W. 1992. Dynamic stomatal behaviour and its role in carbon gain during light flecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated to high and low light. *Oecologia* 92: 222-228.
- VALLADARES, F., ALLEN, M.T., PEARCY, R.W. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.
- VALLADARES, F., WRIGHT, S.J., LASSO, E., KITAJIMA, K., PEARCY, R.W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81: 1925-1936.
- VAN VORIS, V.P., O'NEIL, R.V. 1980. Functional complexity and ecosystem stability. *Ecology* 61: 1352-1360.
- WILLIAMS, G.P. 1997. *Chaos Theory tamed*. Joseph Henry Press, Washington D.C.
- WOLF, A., SWIFT, J.B., SWINNEY, H.L., VASTANO, J.A. 1985. Determination of Lyapunov Exponents from a Timeseries *Physica D* 16: 285.
- YATES, F.E. 1994. Order and complexity in dynamical systems: homeodynamics as a generalized mechanics for biology. *Math. Comput. Modelling.* 19: 49-74.
- ZEIGER, E., FARQUHAR, G.D., COWAN, I.R. 1987. *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford.

APÊNDICE

Definição matemática de ApEn

Dados N pontos $u(1), u(2), \dots, u(N)$ dois parâmetros, m e r , precisam ser fixados para computar ApEn, sendo denotado por: $ApEn(m, r, N)$. Para definir ApEn, primeiro é formada uma sequência de vetores $x(1)$ por $x(N - m + 1)$ a partir de $\{u(i)\}$, definido por $x(i) = [u(i), \dots, u(i + m - 1)]$. Esses vetores representam $\underline{m}$ valores de $\underline{u}$ consecutivos, começando do $i^{\text{ésimo}}$ ponto. Após, a distância $d[x(i), x(j)]$ entre os vetores $x(i)$ e $x(j)$ é definida como a máxima diferença em seus respectivos componentes escalares. Assim, as sequências $x(1), x(2), \dots, x(N - m + 1)$ são utilizadas para construir:

$$C_i^m(r) = \frac{\text{número de } x(j) \text{ tal que } d[x(i), x(j)] \leq r}{N - m + 1} \text{ para cada } i \leq (N - m + 1)$$

Os $C_i^m(r)$ medem, dentro de uma tolerância r , a regularidade, ou frequência, de padrões similares a um dado padrão numa janela de tamanho $\underline{m}$. Em seguida defini-se $\Phi^m(r)$ como o valor médio de $\ln C_i^m(r)$, onde $\ln$ é o logaritmo neperiano. Assim, a entropia aproximada é definida por:

$$ApEn(m, r, N) = \Phi^m(r) - \Phi^{m+1}(r)$$

REFERÊNCIA:

PINCUS, S.M. 1991. Approximate Entropy as a measure of system complexity. Proceedings of National Academy of Sciences USA 88: 2297-301.