



**UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CAMPUS II – AREIA-PB
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA**

JOÃO EVERTHON DA SILVA RIBEIRO

**SAZONALIDADE, LUMINOSIDADE E DÉFICIT HÍDRICO SOBRE ASPECTOS
ECOFISIOLÓGICOS EM *Erythroxylum paufferense***

**AREIA
2020**

JOÃO EVERTHON DA SILVA RIBEIRO

**SAZONALIDADE, LUMINOSIDADE E DÉFICIT HÍDRICO SOBRE ASPECTOS
ECOFISIOLÓGICOS EM *Erythroxylum paufferense***

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Federal da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque.

**AREIA
2020**

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

R484s Ribeiro, João Everthon da Silva.

Sazonalidade, luminosidade e déficit hídrico sobre aspectos ecofisiológicos em *Erythroxylum paufferense* / João Everthon da Silva Ribeiro. - Areia, 2020.
115 f. : il.

Orientação: Manoel Bandeira de Albuquerque.
Tese (Doutorado) - UFPB/CCA.

1. Mata Atlântica. 2. Trocas gasosas. 3. Fluorescência.
4. Fatores abióticos. 5. Erythroxylaceae. I.
Albuquerque, Manoel Bandeira de. II. Título.

UFPB/CCA-AREIA

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

SAZONALIDADE, LUMINOSIDADE E DÉFICIT HÍDRICO SOBRE
ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS EM *Erythroxylum paufferense*

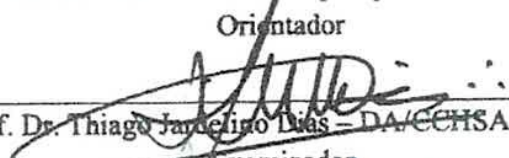
AUTOR: JOÃO EVERTHON DA SILVA RIBEIRO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do título de DOUTOR em
AGRONOMIA (Agricultura Tropical) pela comissão Examinadora:



Prof. Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque – DFCA/CCA/UFPB

Orientador


Prof. Dr. Thiago Jardelino Dias – DA/CCISA/UFPB

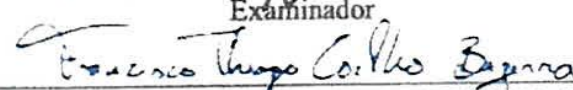
Examinador


Prof. Dr. Mário Luiz Farias Cavalcanti – DCB/CCA/UFPB

Examinador


Prof. Dr. Hugo Henrique Costa do Nascimento – CECA/UFAL

Examinador


Dr. Francisco Thiago Coelho Bezerra – PDJ/CNPq/UFPB

Examinador

Data da realização: 20/02/2020

Presidente da Comissão Examinadora
Prof. Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque
Orientador

OFEREÇO

Aos meus pais,

Edneide da Silva Ribeiro e João Batista Ribeiro

DEDICO

À minha família, que sempre me apoiou
em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

A Deus, criador de todo o universo, pelo dom da vida, dando-me proteção em todos os momentos.

Aos meus pais João Batista Ribeiro e Edneide da Silva Ribeiro, ao meu irmão Elthon da Silva Ribeiro, a minha sobrinha Maria Helena e a todos os familiares por estarem a todo tempo ao meu lado e sempre incentivando nessa difícil jornada.

Ao Prof. Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque, pela orientação, confiança, disponibilidade, ensinamentos, amizade e pelo exemplo transmitido, e também pela oportunidade de poder trabalhar na pesquisa pelo Laboratório de Ecologia Vegetal (LEV) nesses anos de trabalho. A todos integrantes, ex-integrantes, agregados, anexos e demais denominações do LEV.

Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (PPGA), pelo apoio institucional e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia pela paciência, dedicação e ensinamentos disponibilizados nas aulas, cada um de forma especial contribuiu para a conclusão desse trabalho e conseqüentemente para minha formação profissional.

Aos membros da banca Prof. Dr. Thiago Jardelino, Prof. Dr. Mário Cavalcanti, Prof. Dr. Hugo Henrique e Dr. Francisco Thiago, pessoas que jamais esquecerei, por se disporem a colaborar de forma grandiosa com essa pesquisa.

Aos professores Dr. Walter Esfrain, Dr. Thiago Jardelino e Dra. Rejane Mendonça por ter concedido equipamentos utilizados na pesquisa.

Aos amigos que sempre me apoiaram, não só na pesquisa, mas em todos os momentos: Arliston Pereira, Rodrigo Sousa, Francisco Romário, Reinaldo Lucena, Anderson Félix, Huana Félix e Rafael Ribeiro.

Aos companheiros do doutorado: Toshik Iarley, Jackson Nóbrega, Reynaldo Teodoro, Jean Telvio, Rafael Moraes e Thyago Aires, por todas as parcerias, experiências e aprendizados vividos ao longo dessa jornada.

A minha noiva, Ester Santos, pelo apoio, companheirismo, carinho e paciência durante todo esse tempo, te agradeço de coração! És o melhor presente que Deus me deu. Obrigado por tudo, te amo! A toda sua família por todo apoio e incentivo. Em especial a Dona Helena por todo apoio, carinho e paciência de sempre.

Enfim, a todos que contribuíram de forma direta ou indireta para realização do trabalho.

Muito obrigado!

RESUMO GERAL

Variações sazonais de fatores abióticos, como a irradiância e disponibilidade hídrica, podem influenciar na ecofisiologia de espécies do sub-bosque. Nesse contexto, esta pesquisa foi realizada com o objetivo de avaliar efeitos da variação sazonal, luminosidade e disponibilidade hídrica sobre aspectos ecofisiológicos em *Erythroxylum pauferrense*. No Artigo I, objetivou-se avaliar os efeitos da sazonalidade sobre aspectos ecofisiológicos de *E. pauferrense* em área de dossel aberto e fechado. A pesquisa foi realizada no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, localizado no município de Areia, Paraíba, Brasil. As leituras foram realizadas mensalmente em dois períodos do ano: seco (setembro de 2017 a fevereiro de 2018) e chuvoso (março a agosto de 2018); e em duas áreas: A1 (dossel aberto) e A2 (dossel fechado). Foram mensurados o índice de área foliar, fração de céu visível e radiação fotossinteticamente ativa em cinco indivíduos nas duas áreas. Em cada área também foram coletados dados de umidade e temperatura do solo, precipitação mensal e temperatura do ar. Posteriormente analisaram-se os efeitos dessas variáveis ambientais sobre as variáveis de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, índices foliares de clorofila, atributos morfofuncionais e relações hídricas. Os dados foram submetidos a análise multivariada por meio da análise de correlação canônica e análise de componentes principais para verificar correlações entre as variáveis ecofisiológicas e ambientais, posteriormente para avaliar as diferenças entre as variáveis ecofisiológicas realizou-se a análise de variância de efeito misto com medidas repetidas no tempo, e em seguida as médias foram agrupadas pelo teste de Scott-Knott. Os indivíduos de *E. pauferrense* respondem às variações sazonais em A1 e A2, apresentando um menor desenvolvimento ecofisiológico no período seco. A sazonalidade influencia nos aspectos ecofisiológicos de *E. pauferrense* em A1 e A2, com maior influência da umidade do solo, precipitação e índice de área foliar nas trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila. No Artigo II, objetivou-se avaliar aspectos morfofisiológicos de mudas de *E. pauferrense* submetidas a diferentes níveis de sombreamento. O experimento foi realizado na Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, Paraíba, Brasil, e conduzido em casa de vegetação em delineamento inteiramente casualizado, com cinco tratamentos: 0%, 30%, 50%, 70% e 90% de sombreamento e oito repetições. Avaliaram-se características crescimento, atributos morfofuncionais, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila. Os dados foram submetidos à análise de variância e de regressão polinomial. Plantas submetidas ao sombreamento de 30% possuem maior crescimento e desempenho fisiológico, sendo esse o mais recomendado para produção de mudas de *E. pauferrense*. No Artigo III, objetivou-se avaliar as características morfofisiológicas em plantas de *E. pauferrense* submetidas a déficit hídrico. A pesquisa foi desenvolvida em casa de vegetação, da Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, Paraíba, Brasil. O delineamento experimental foi em blocos casualizados, com cinco tratamentos hídricos [100%, 80%, 60%, 40% e 20% da capacidade de pote (CP)] e quatro repetições. Os parâmetros avaliados foram: crescimento, aspectos morfofuncionais, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila. Os dados foram submetidos a análise de variância e nos casos de significância, realizaram-se análises de regressão polinomial. Constatou-se que o maior déficit (20% da CP) proporcionou reduções nos parâmetros avaliados. O regime de 80% da CP é o mais recomendado para produção de mudas de *E. pauferrense* promovendo maior crescimento e modificações significativas nos aspectos morfofuncionais, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila.

Palavras-Chave: Mata Atlântica. Trocas gasosas. Fluorescência. Fatores abióticos. Erythroxylaceae.

ABSTRACT

Seasonal variations of abiotic factors, such as irradiance and water availability, can influence the ecophysiology of understory species. In this context, this research was carried out with the objective of evaluating effects of the seasonal variation, luminosity and water availability on ecophysiological aspects in *Erythroxylum pauferrense*. In Article I, the objective was to evaluate the effects of seasonality on ecophysiological aspects of *E. pauferrense* in an open and closed canopy area. The research was carried out in the Mata do Pau-Ferro State Park, located in the municipality of Areia, Paraíba, Brazil. The readings were taken monthly in two periods of the year: dry (September 2017 to February 2018) and rainy (March to August 2018); and in two areas, A1 (open canopy) and A2 (closed canopy). The leaf area index, visible sky fraction and photosynthetically active radiation were measured in five individuals in the two areas. In each area, data of humidity and soil temperature, monthly precipitation and air temperature were also collected. Subsequently, the effects of these environmental variables on the variables of gas exchange, chlorophyll a fluorescence, leaf chlorophyll indices, morphofunctional attributes and water relations were analyzed. The data were submitted to multivariate analysis by means of canonical correlation analysis and principal component analysis to verify correlations between ecophysiological and environmental variables, subsequently to assess the differences between ecophysiological variables, the analysis of mixed effect variance with repeated measures over time, and then the means were grouped by the Scott-Knott test. *E. pauferrense* individuals respond to seasonal variations in A1 and A2, showing less ecophysiological development in the dry period. Seasonality influences the ecophysiological aspects of *E. pauferrense* in A1 and A2, with greater influence of soil moisture, precipitation and leaf area index in gas exchange, chlorophyll a fluorescence and chlorophyll indexes. In Article II, the objective was to evaluate morphophysiological aspects of *E. pauferrense* seedlings submitted to different levels of shading. The experiment was carried out at the Federal University of Paraíba, Campus II, Areia, Paraíba, Brazil, and conducted in a greenhouse in a completely randomized design, with five treatments: 0%, 30%, 50%, 70% and 90% shading, and eight repetitions. Growth characteristics, morphofunctional attributes, gas exchange, chlorophyll a fluorescence and chlorophyll indices were evaluated. The data were submitted to analysis of variance and polynomial regression. Plants submitted to shading of 30% have greater growth and physiological performance, which is the most recommended for the production of *E. pauferrense* seedlings. In Article III, the objective was to evaluate the morphophysiological characteristics of *E. pauferrense* plants submitted to water deficit. The research was carried out in a greenhouse, at the Federal University of Paraíba, Campus II, Areia, Paraíba, Brazil. The experimental design was in randomized blocks, with five water treatments [100%, 80%, 60%, 40% and 20% of the pot capacity (CP)], and four repetitions. The evaluated parameters were: growth, morphofunctional aspects, gas exchange, chlorophyll a fluorescence and leaf chlorophyll indices. The data were subjected to analysis of variance and in cases of significance, polynomial regression analyzes were performed. It was found that largest deficit (20% of CP) provided reductions in the parameters evaluated. The 80% CP regime is the most recommended for the production of *E. pauferrense* seedlings, promoting greater growth and significant changes in the morphofunctional aspects, gas exchange, chlorophyll a fluorescence and chlorophyll indexes.

Keywords: Atlantic Forest. Gas exchange. Fluorescence Abiotic factors. Erythroxylaceae.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

ARTIGO I – ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE *Erythroxylum paufferense* Plowman EM FUNÇÃO DA VARIAÇÃO SAZONAL

- Figura 1 - Georreferenciamento dos indivíduos de *Erythroxylum paufferense* estudados (A1 – dossel aberto, A2 – dossel fechado) no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, Paraíba, Brasil.....20
- Figura 2 - A. Precipitação pluviométrica e B. temperatura do ar na Estação Meteorológica do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil; C. índice de área foliar; D. fração de céu visível; E. radiação fotossinteticamente ativa; F. umidade do solo; G. temperatura da superfície do solo (0 cm); e H. temperatura do solo na profundidade de 20cm, em diferentes meses e áreas, no período de setembro de 2017 a agosto de 2018, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba, Brasil.....27
- Figura 3 - Trocas gasosas em indivíduos de *E. paufferense* em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. assimilação líquida de CO₂; B. condutância estomática; C. transpiração; D. concentração interna de CO₂; E. eficiência instantânea do uso da água; F. eficiência intrínseca do uso da água; e G. eficiência instantânea de carboxilação. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.29
- Figura 4 - Fluorescência da clorofila a em indivíduos de *E. paufferense* em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. fluorescência inicial; B. fluorescência máxima; C. fluorescência variável; D. rendimento quântico máximo do PSII; e E. razão F_v/F₀. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês..... 30
- Figura 5 - Índices de clorofila em indivíduos de *E. paufferense* em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. clorofila a; B. clorofila b; C. clorofila total; e D. razão entre Clo a e Clo b. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras

minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.	31
Figura 6 - Atributos morfofuncionais em indivíduos de <i>E. pauferrense</i> em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. massa de folha por unidade de área; B. espessura da lâmina foliar; C. suculência; e D. densidade. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.	32
Figura 7 - Relações hídricas em indivíduos de <i>E. pauferrense</i> em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. conteúdo relativo de água; B. umidade da folha; e C. extravasamento de eletrólitos. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.	33
Figura 8 - Análise de Componentes Principais (CP1 e CP2) entre as variáveis do Grupo I e Grupo II em A1 (A) e A2 (B). As abreviaturas estão apresentadas na Tabela 3.	37

ARTIGO II – ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS DE MUDAS DE *Erythroxylum pauferrense* Plowman SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO

Figura 1 - Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C) e taxa de crescimento absoluto da altura (D) em plantas de <i>E. pauferrense</i> , em função do tempo e níveis de sombreamento. **Significância a 1% pelo teste F.	63
Figura 2 - Massa seca de folhas (MSF) (A), caules (MSC) (B), raízes (MSR) (C) e total (MST) (D) em plantas de <i>E. pauferrense</i> em função dos níveis de sombreamento.	65
Figura 3 - Comprimento da raiz principal (A), volume do sistema radicular (B), relação massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR) (C) e índice de qualidade de Dickson (IQD) (D) em plantas de <i>E. pauferrense</i> em função dos níveis de sombreamento.	67
Figura 4 - Área foliar (AF) (A), massa de folha por unidade de área (MFA) (B) e espessura da lâmina foliar (C) em plantas de <i>E. pauferrense</i> em função dos níveis de sombreamento.	69
Figura 5 - Assimilação líquida de CO ₂ (A) (A), condutância estomática (gs) (B), transpiração (E) (C) e concentração interna de CO ₂ (Ci) (D) em plantas de <i>E. pauferrense</i> em função dos níveis de sombreamento.	71

Figura 6 - Eficiência instantânea do uso da água (EUA) (A), eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) (B) e eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (C) em plantas de <i>E. paufferrense</i> em função dos níveis de sombreamento.....	73
Figura 7 - Índices de clorofila a (A), b (B) e total (C) em plantas de <i>E. paufferrense</i> em função dos níveis de sombreamento.....	74

ARTIGO III – CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS EM PLANTAS DE *Erythroxylum paufferrense* Plowman SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO

Figura 1 - Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B) e número de folhas (C) em plantas de <i>E. paufferrense</i> sob diferentes regimes hídricos em função das épocas de avaliação. ** Significância a 1% pelo teste F.....	91
Figura 2 - Taxa de crescimento absoluto da altura (TCAAP) (A), taxa de crescimento relativo da altura (TCRAP) (B), taxa de crescimento absoluto do diâmetro do caule (TCADC) (C), taxa de crescimento relativo do diâmetro do caule (TCRDC) (D) em plantas de <i>E. paufferrense</i> sob diferentes regimes hídricos.	92
Figura 3 - Comprimento da raiz principal (CRP) (A), volume do sistema radicular (VSR) (B), relação entre a massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR) (C), índice de qualidade de Dickson (IQD) (D) e área foliar (A) em plantas de <i>E. paufferrense</i> sob diferentes regimes hídricos.	94
Figura 4 - Massa seca de folhas (MSF) (A), caules (MSC) (B), raízes (MSR) (C) e total (MST) (D) em plantas de <i>E. paufferrense</i> sob diferentes regimes hídricos.	96
Figura 5 - Massa de folha por unidade de área (MFA) (A), suculência (B), espessura da folha (C) e conteúdo relativo de água (CRA) (D) em plantas de <i>E. paufferrense</i> sob diferentes regimes hídricos.....	98
Figura 6 - Assimilação líquida de CO ₂ (A) (A), condutância estomática (gs) (B), transpiração (E) (C), concentração interna de CO ₂ (Ci) e eficiência instantânea de carboxilação (D) em plantas de <i>E. paufferrense</i> sob diferentes regimes hídricos.....	100
Figura 7 - Fluorescência inicial (F ₀) (A), fluorescência máxima (F _m) (B), fluorescência variável (F _v) (C), rendimento quântico máximo do PSII (F _v /F _m) e razão F _v /F ₀ em plantas de <i>E. paufferrense</i> sob diferentes regimes hídricos.	102
Figura 8 - Índices de clorofila a (A), clorofila b (B) e clorofila total (C) em plantas de <i>E. paufferrense</i> sob diferentes regimes hídricos.	103

LISTA DE TABELAS

ARTIGO I – ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE *Erythroxylum paufferense* Plowman EM FUNÇÃO DA VARIAÇÃO SAZONAL

Tabela 1 - Análise físico-química do solo coletado a 0-20 cm de profundidade nas áreas experimentais (A1 e A2) do Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba, Brasil.	24
Tabela 2 - Teste multivariado de Lambda de Wilks (aproximação da distribuição F).	33
Tabela 3 - Correlações canônicas e primeiro par canônico entre as características dos grupos I e II.	34

ARTIGO II – ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS DE MUDAS DE *Erythroxylum paufferense* Plowman SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO

Tabela 1 - Atributos químicos do substrato utilizado no experimento.	59
---	----

SUMÁRIO

1.1 INTRODUÇÃO GERAL	13
1.2 REFERÊNCIAS	14
ARTIGO I: ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE <i>Erythroxylum pauferrense</i> Plowman EM FUNÇÃO DA VARIAÇÃO SAZONAL	16
RESUMO.....	16
ABSTRACT	17
2.1 INTRODUÇÃO	18
2.2 MATERIAL E MÉTODOS	20
2.2.1 Área de estudo e caracterização do local.....	20
2.2.2 Coleta de dados ecofisiológicos.....	21
2.2.2.1 Trocas gasosas	21
2.2.2.2 Fluorescência da clorofila a	22
2.2.2.3 Índices foliares de clorofila	22
2.2.2.4. Atributos morfofuncionais e relações hídricas	22
2.2.2.5 Extravasamento de eletrólitos.....	23
2.2.3 Coleta de dados ambientais	23
2.2.3.1 Caracterização do solo.....	24
2.2.3.2 Precipitação pluviométrica e temperatura do ar	24
2.2.3.3 Umidade e temperatura do solo	24
2.2.3.4 Índices de estrutura do dossel.....	25
2.2.4 Análise dos dados.....	25
2.3 RESULTADOS	25
2.3.1 Variáveis ambientais	25
2.3.2 Aspectos ecofisiológicos.....	28
2.3.3 Influência dos fatores ambientais na ecofisiologia de <i>E. pauferrense</i>	33
2.4 DISCUSSÃO	38

2.5 CONCLUSÕES.....	41
2.6 REFERÊNCIAS	42
ARTIGO II: ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS DE MUDAS DE <i>Erythroxylum paufferrense</i> Plowman SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO.....	55
RESUMO.....	55
ABSTRACT	56
3.1 INTRODUÇÃO	57
3.2 MATERIAL E MÉTODOS	58
3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	62
3.4 CONCLUSÕES.....	74
3.5 REFERÊNCIAS	75
ARTIGO III: CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS EM PLANTAS DE <i>Erythroxylum paufferrense</i> Plowman SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO.....	83
RESUMO.....	83
ABSTRACT	84
4.1 INTRODUÇÃO	85
4.2 MATERIAL E MÉTODOS	86
4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	90
4.4 CONCLUSÕES.....	103
4.5 REFERÊNCIAS	104
5.0 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	114

1.1 INTRODUÇÃO GERAL

A Mata Atlântica é um bioma que está localizado em boa parte da região litorânea brasileira e é de fundamental importância para o cenário ecológico e econômico do país, porém, devido principalmente a pressão antrópica, vem sofrendo degradação com reduções drásticas na cobertura original. Atualmente, está reduzida aproximadamente entre 11,4% e 16 % da sua área original, com uma extensão em torno de 100.000 km² preservados (SOS MATA ATLÂNTICA, 2019).

A Mata Atlântica é considerada por muitos pesquisadores como de elevada importância para a sobrevivência do planeta, e estudos direcionados à ecofisiologia envolvendo espécies florestais nativas desse bioma são escassos, principalmente espécies de sub-bosque. Assim, a realização de estudos que buscam associar o comportamento de espécies florestais do sub-bosque a alterações sazonais, são de caracteres indispensáveis para avaliar os efeitos dos fatores ambientais sobre a ecofisiologia das plantas.

O sub-bosque, muitas vezes, é a porção mais rica e diversificada de espécies de uma floresta, representando uma grande variedade de formas de crescimento e grupos funcionais (ESKELSON et al., 2011). No sub-bosque incluem-se as pequenas árvores, as quais durante seu ciclo de vida não alcançam o dossel, indivíduos jovens das espécies arbóreas do dossel, arbustos, palmeiras e embriões arborescentes, além de plântulas e ervas (KUTNAR et al., 2019). Esse conjunto vegetacional tem importância fundamental para o crescimento e desenvolvimento das espécies que irão construir os demais estratos da floresta, tornando-se um componente essencial na estrutura e funcionamento dos ecossistemas florestais (SUCHAR; CROOKSTON, 2010; GENTILESCA et al., 2018; CRESPO-PEREMARCH et al., 2018; WEIGEL et al., 2019).

As espécies de sub-bosque são influenciadas por alterações de diferentes fatores abióticos, que são diretamente as atividades ecofisiológicas das plantas em diferentes fases de crescimento (ANJUM et al., 2011). Dentre esses fatores, a alta irradiância e a escassez hídrica no sub-bosque limitam o desenvolvimento de plantas na fase juvenil (SANTOS JÚNIOR et al., 2006).

Nesse contexto, a luminosidade destaca-se por ser considerada o fator de maior importância no crescimento de plantas na fase juvenil, regulando o fluxo de energia nos ecossistemas florestais, sendo determinante para o desenvolvimento fisiológico e morfológico dos vegetais (SCHMITZ et al., 2014; WIT et al., 2016). Além da disponibilidade de luz, as condições hídricas também podem influenciar nas taxas de crescimento e proporcionar

alterações nos processos ecofisiológicos das espécies, como inibição da fotossíntese, diminuição das trocas gasosas e restrições na divisão celular (SARAIVA et al., 2014; ATAÍDE et al., 2018; FÁTIMA et al., 2019).

Dentre as espécies que compõem o sub-bosque, destaca-se *Erythroxylum pauferrense* Plowman por ser uma espécie endêmica da região Nordeste do Brasil, limitada apenas ao estado da Paraíba, encontrada em fragmentos isolados de matas úmidas da Mata Atlântica, conhecidos como “Brejos de Altitude” (LOIOLA et al., 2007).

Diante do exposto, com a presente pesquisa objetivou-se avaliar o efeito da variação sazonal, luminosidade e déficit hídrico sobre aspectos ecofisiológicos de *E. pauferrense*.

1.2 REFERÊNCIAS

ANJUM, S. A.; XIE, X.; WANG, L.; SALEEM, M. F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 9, p. 2026–2032, 2011.

CRESPO-PEREMARCH, P.; TOMPALSKI, P.; COOPS, N. C.; RUIZ, L. A. Characterizing understory vegetation in Mediterranean forests using full-waveform airborne laser scanning data. **Remote Sensing of Environment**, v. 217, p. 400–413, 2018.

ESKELSON, B. N. I.; MADSEN, L.; HAGAR, J. C.; TEMESGEN, H. Estimating riparian understory vegetation cover with beta regression and copula models. **Forest Science**, v. 57, n. 3, p. 212–221, 2011.

FÁTIMA, R. T.; JESUS, E. G.; GUERRERO, A. C.; ROCHA, J. L. A.; BRITO, M. E. B. Adubação silicatada como atenuante do estresse hídrico no crescimento e trocas gasosas do alface. **Revista Engenharia na Agricultura**, v. 27, n. 2, p. 170–179, 2019.

GENTILESCA, T.; RITA, A.; BRUNETTI, M.; GIAMMARCHI, F.; LEONARDI, S.; MAGNANI, F.; VAN NOIJE, T.; TONON, G.; BORGHETTI, M. Nitrogen deposition outweighs climatic variability in driving annual growth rate of canopy beech trees: Evidence from long-term growth reconstruction across a geographic gradient. **Global Change Biology**, v. 24, n. 7, p. 2898–2912, 2018.

KUTNAR, L.; NAGEL, T. A.; KERMAVNAR, J. Effects of disturbance on understory vegetation across Slovenian forest ecosystems. **Forests**, v. 10, n. 11, 1–16, 2019.

LOIOLA, M. I. B.; AGRA, M. F.; BARACHO, G. S.; QUEIROZ, R. T. Flora da Paraíba, Brasil: Erythroxylaceae Kunth. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 2, p. 473–487, 2007.

- SANTOS JUNIOR, U. M.; GONÇALVES, J. F. C.; FELDPAUSCH, T. R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, n. 1, 299–309, 2006.
- SARAIVA, G. F. R.; ANDRADE, R. S.; SOUZA, G. M. Termografia por infravermelho como ferramenta de diagnóstico precoce de estresse hídrico severo em soja. **Agrarian Academy**, v. 1, n. 2, p. 158–169, 2014.
- SCHMITZ, J.; HEINRICHS, L.; SCOSSA, F.; FERNIE, A. R.; OELZE, M. L.; DIETZ, K. J.; ROTHBART, M.; GRIMM, B.; FLÜGGE, U. The essential role of sugar metabolism in the acclimation response of *Arabidopsis thaliana* to high light intensities. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 6, p. 1–18, 2014.
- SOS MATA ATLÂNTICA. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica – Período 2017-2018**. INPE - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, 2019.
- SUCHAR, V. A.; CROOKSTON, N. L. Understory cover and biomass indices predictions for forest ecosystems of the Northwestern United States. **Ecological Indicators**, v. 10, n. 3, p. 602–609, 2010.
- WEIGEL, R.; GILLES, J.; KLISZ, M.; MANTHEY, M.; KREYLING, J. Forest understory vegetation is more related to soil than to climate towards the cold distribution margin of European beech. **Journal of Vegetation Science**, v. 30, p. 746–755, 2019.
- WIT, M.; GALVÃO, V. C.; FANKHAUSER, C. Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development. **Annual Review of Plant Biology**, v. 67, p. 513–537, 2016.

ARTIGO I
ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE *Erythroxylum pauferrense* Plowman EM
FUNÇÃO DA VARIAÇÃO SAZONAL

RESUMO

As florestas estacionais são caracterizadas por uma dinâmica sazonal que podem influenciar no crescimento, desenvolvimento e ecofisiologia de espécies florestais, principalmente no sub-bosque. *Erythroxylum pauferrense* é uma espécie de sub-bosque endêmica da região Nordeste do Brasil com distribuição apenas no estado da Paraíba, Brasil. Objetivou-se nesta pesquisa avaliar os efeitos da sazonalidade sobre aspectos ecofisiológicos de *E. pauferrense* em área de dossel aberto e fechado. O estudo foi realizado no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, localizado no município de Areia, Paraíba, Brasil. Mensuraram-se o índice de área foliar, fração de céu visível e radiação fotossinteticamente ativa em cinco indivíduos em dossel aberto (A1) e dossel fechado (A2). Em cada área também foram coletados dados de umidade e temperatura do solo, precipitação pluviométrica e temperatura do ar, durante 12 meses (setembro de 2017 a agosto de 2018). Posteriormente analisaram-se os efeitos dessas variáveis ambientais sobre as variáveis de trocas gasosas, fluorescência, índices foliares de clorofila, atributos morfofuncionais e relações hídricas. As variáveis ambientais foram correlacionadas com as variáveis ecofisiológicas, com maiores coeficientes na A1 entre condutância estomática, transpiração e umidade da folha com umidade do solo; índices de clorofila total e clorofila *b* com precipitação; e fluorescência máxima e variável com índice de área foliar. Na A2 houve associações entre o conteúdo relativo de água e umidade da folha com umidade do solo; fluorescência variável e máxima com o índice de área foliar; e transpiração, clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e condutância estomática com precipitação. A disponibilidade hídrica (umidade do solo e precipitação) e a irradiância (índice de área foliar) afetam os aspectos ecofisiológicos dos indivíduos de *E. pauferrense*. Com exceção da eficiência instantânea de carboxilação na A2, as variáveis ecofisiológicas apresentaram diferenças significativas nos diferentes meses em A1 e A2, e além disso, observou-se que os indivíduos de *E. pauferrense* na A1 apresentaram maior desempenho ecofisiológico ao longo dos meses. A sazonalidade influencia nos aspectos ecofisiológicos de *E. pauferrense* em A1 e A2, com maior influência da umidade do solo, precipitação e índice de área foliar nas trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila.

Palavras-Chave: Guarda-orvalho. Estrutura florestal. Sub-bosque. Fotossíntese. Erythroxylaceae.

ABSTRACT

Seasonal forests are characterized by seasonal dynamics that can influence the growth, development and ecophysiology of forest species, especially in the understory. *Erythroxylum paufferrense* is a species of understory endemic to the Northeast of Brazil with distribution only in the state of Paraíba, Brazil. The objective of this research was to evaluate the effects of seasonality on ecophysiological aspects of *E. paufferrense* in an open and closed canopy area. The study was carried out in the Mata do Pau-Ferro State Park, located in the municipality of Areia, Paraíba, Brazil. The leaf area index, visible sky fraction and photosynthetically active radiation were measured in five individuals in open canopy (A1) and closed canopy (A2). In each area, data on humidity and soil temperature, rainfall and air temperature were also collected during 12 months (September 2017 to August 2018). Subsequently, the effects of these environmental variables on the variables of gas exchange, fluorescence, leaf indexes of chlorophyll, morphofunctional attributes and water relations were analyzed. The environmental variables were correlated with the ecophysiological variables, with higher coefficients in A1 between stomatal conductance, transpiration and leaf moisture with soil moisture; total chlorophyll and chlorophyll b levels with precipitation; and maximum and variable fluorescence with leaf area index. In A2 there were associations between the relative water content and leaf moisture with soil moisture; variable and maximum fluorescence with leaf area index; and transpiration, chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll and stomatal conductance with precipitation. Water availability (soil moisture and precipitation) and irradiance (leaf area index) affect the ecophysiological aspects of individuals from *E. paufferrense*. With the exception of the instant efficiency of carboxylation at A2, the ecophysiological variables showed significant differences in the different months at A1 and A2, and in addition, it was observed that individuals from *E. paufferrense* at A1 showed greater ecophysiological performance over the months. Seasonality influences the ecophysiological aspects of *E. paufferrense* in A1 and A2, with greater influence of soil moisture, precipitation and leaf area index in gas exchange, chlorophyll a fluorescence and chlorophyll indexes.

Keywords: Guarda-orvalho. Forest structure. Understory. Photosynthesis. Erythroxylaceae.

2.1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são ecossistemas terrestres de fundamental importância, apresentando maior produtividade e ampla variedade de espécies, fato este que contribui para a formação de diversos nichos ecológicos (GARDNER et al., 2010; CHAZDON, 2012; BREGMAN et al., 2015; MULLER-LANDAU; VISSER, 2018). As florestas tropicais têm ampla influência na ciclagem global do carbono, com uma alta capacidade de estocar e processar o carbono atmosférico, representando metade do carbono fixado pelas plantas (HOUGHTON, 2005; PAN et al., 2011). Dentre os diversos tipos de florestas que ocorrem nesse ecossistema, destacam-se as florestas estacionais, que são caracterizadas por uma dinâmica sazonal com duas estações, sendo uma subtropical com inverno intenso (chuvosa) e outra tropical com chuvas de verão (seca) (Ribeiro et al., 2018). Durante o período seco, cerca de 30 a 50% dos indivíduos arbóreos apresentam um maior nível de deciduidade foliar, fato este que pode estar relacionado a uma estratégia das plantas ao déficit hídrico, devido aos baixos índices pluviométricos registrados durante o período seco (MARTINS; BATALHA, 2011; REBELATTO et al., 2013; DERROIRE et al., 2018; VOLAIRE 2018).

Os efeitos das estações climáticas influenciam no crescimento, desenvolvimento e na ecofisiologia de espécies florestais, principalmente nas espécies de sub-bosque, a qual é encontrada no estrato inferior da comunidade florestal, onde incluem-se pequenas árvores do dossel, espécies arbustivas, subarbustivas e ervas terrícolas (PRADO JÚNIOR et al., 2015; DENSLOW et al., 2019). As espécies de sub-bosque são afetadas por diferentes fatores abióticos, os quais podem apresentar variações sazonais de acordo com as condições ambientais (DAVIS et al., 2015; LAGE-PINTO et al., 2015; JAGODZIŃSKI et al., 2016). Dentre os fatores que mais afetam as atividades ecofisiológicas das espécies de sub-bosques estão a disponibilidade de água (MARENCO et al., 2014; ZHANG et al., 2018), irradiância (TYMEN et al., 2017; BRELSFORD et al., 2019) e temperatura (IKAWA et al., 2015; TERAMOTO et al., 2017), influenciando os indivíduos nos estádios de desenvolvimento (GONÇALVES et al., 2009).

A disponibilidade hídrica é fundamental para o crescimento e desenvolvimento das plantas, considerado como um dos fatores mais limitantes nos processos bioquímicos essenciais para os vegetais (ARAÚJO JÚNIOR et al., 2019). No processo fotossintético, as condições hídricas são responsáveis por regular a liberação de prótons e elétrons na fase fotoquímica, bem como a abertura e fechamento dos estômatos, possibilitando a fixação do CO₂ e o transporte de compostos fotoassimilados produzidos pelas plantas (CHAVARRIA;

SANTOS, 2012). Assim como a disponibilidade de água, a irradiância também pode influenciar nos processos ecofisiológicos das plantas do sub-bosque. Em florestas tropicais, a irradiância varia de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no sub-bosque a $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em clareiras naturais (MENDES, 2009). A elevada variação da irradiância dentro do sub-bosque ocasiona modificações nos microclimas no interior de uma floresta, influenciando na temperatura do ar e do solo (HONNAYI et al., 2005). As causas dessas variações de luminosidade estão associadas a complexidade da estrutura do dossel florestal e a fatores como a deciduidade foliar das copas e a abertura de clareiras (GANDOLFI; LEITÃO-FILHO, 2009; MANSUR, 2017).

A estrutura e composição florística, associadas a abertura e reconstrução do dossel, proporcionam uma dinâmica espaço-temporal no interior da floresta com alterações na irradiância e outros parâmetros associados (GARCIA et al., 2007; SUGANUMA et al., 2008; BALCH et al., 2013; MENDES et al., 2013a; MENDES et al., 2017). Dentre os parâmetros utilizados para mensuração da irradiância, o índice de área foliar (IAF), a fração de céu visível (FCV) e a radiação fotossinteticamente ativa (RFA), são utilizados para quantificar o grau de luminosidade presente no sub-bosque de ecossistemas florestais (SHARMA et al., 2012; MENDES et al., 2013b; SHARMA et al., 2019; SMITH et al., 2019). Algumas técnicas vêm sendo utilizadas para mensurar a estrutura do dossel e transmissão de luz para o sub-bosque, com destaque para a utilização de fotografias hemisféricas (RODY et al., 2014; MORAES et al., 2016; DIAS et al., 2017), além do uso de medidores por atenuação da radiação solar (KUNZ et al., 2007; PILAU; ANGELOCCI, 2015).

Erythroxylum pauferrense Plowman (Erythroxylaceae), conhecida popularmente como guarda-orvalho, é uma espécie típica de sub-bosque com altura variando entre 1,5 e 4,0 m (LOIOLA et al., 2007). É uma espécie endêmica da região Nordeste do Brasil com distribuição apenas no estado da Paraíba. Segundo a Lista Vermelha da Flora do Brasil (CNCFLORA, 2019), a espécie encontra-se listada como “EN - em perigo de extinção”. Apresenta importância ecológica na conservação dos recursos genéticos locais, e o fruto serve como alimento para a fauna, atuando diretamente na dispersão de sementes em ambientes perturbados (FABRICANTE, 2013; RIBEIRO et al., 2019).

A hipótese testada é que os aspectos ecofisiológicos de *E. pauferrense*, modificam de acordo com as variações sazonais, com menores taxas das variáveis fisiológicas durante o período seco, sendo uma estratégia econômica das plantas sob estresse (baixa disponibilidade pluviométrica e maior incidência de luz). Assim, objetivou-se com esta pesquisa avaliar os

efeitos da sazonalidade sobre aspectos ecofisiológicos de *E. paufferense* em área de dossel aberto e fechado.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo e caracterização do local

A pesquisa foi realizada no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, localizado no município de Areia, Paraíba, Nordeste do Brasil ($6^{\circ}58'12''$ S e $35^{\circ}42'15''$ W) (Figura 1). O local está inserido na microrregião do Brejo Paraibano e mesorregião do Agreste Paraibano, apresentando clima tropical (quente e úmido) com chuvas de outono-inverno, classificado segundo Peel et al. (2007), como Aw. Apresenta altitude que varia entre 400 e 600 metros, temperatura média anual de 22°C e índice pluviométrico em torno de 1.400mm (MAYO; FEVEREIRO, 1982; SILVA et al., 2006; RIBEIRO et al., 2018).

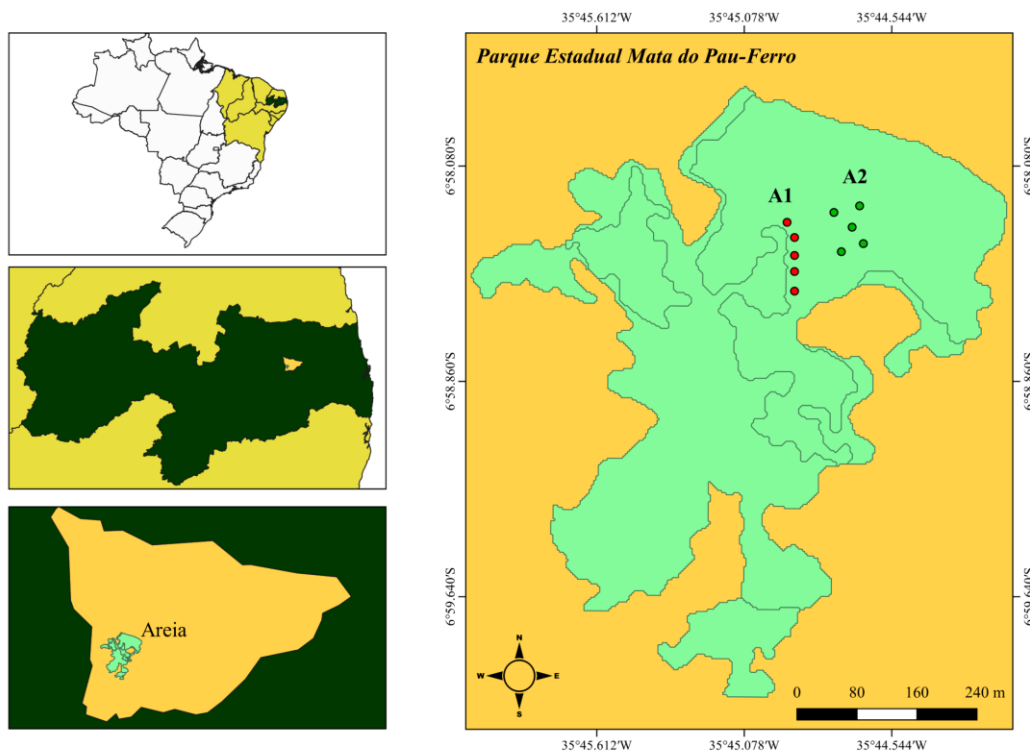


Figura 1 - Georreferenciamento dos indivíduos de *Erythroxylum paufferense* estudados (A1 – dossel aberto, A2 – dossel fechado) no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, Paraíba, Brasil.

O local da pesquisa é um fragmento de floresta úmida da Mata Atlântica extremamente ameaçado, conhecido como “Brejo de Altitude”. O fragmento apresenta uma área de aproximadamente 600 hectares, localizado a cinco quilômetros a oeste da sede do município de Areia e constitui-se um dos poucos remanescentes florestais dos Brejos de Altitude que ocorrem no Nordeste brasileiro, sendo considerado um dos mais representativos. A vegetação nativa apresenta alto nível de degradação, com sinais de perturbação, principalmente próximo a área urbana, ocasionando redução significativa da vegetação que recobria o município.

Para a coleta de dados, os meses foram selecionados e agrupados de acordo com cada estação do ano (seca e chuvosa), conforme o diagrama ombrotérmico desenvolvido por Ribeiro et al. (2018). Assim, as avaliações foram realizadas no período de setembro de 2017 a fevereiro de 2018 (período seco) e de março a agosto de 2018 (período chuvoso). Todas as coletas foram realizadas no último dia de cada mês.

A escolha das áreas de coletas foi feita a partir de avaliações preliminares por meio de fotografias digitais do dossel florestal, sendo possível a criação de um padrão visual de reconhecimento da estrutura florestal do fragmento. Diante disso, as avaliações foram realizadas em duas áreas selecionadas de acordo com as classes de cobertura do dossel florestal, sendo dossel aberto (A1, área com pouca vegetação arbórea e arbustiva, e espaços reduzidos entre as copas das árvores adultas do dossel, cujas copas não se tocam) e dossel fechado (A2, área com maior estrutura vegetacional, onde há sobreposições e entrelaçamentos das copas das árvores adultas do dossel e sub-bosque).

2.2.2 Coleta de dados ecofisiológicos

Foram marcados e georreferenciados cinco indivíduos adultos em cada área experimental, com uma média de diâmetro a nível do peito (DAP) de $19 \pm 1,02$ cm na A1 e $18,5 \pm 1,22$ cm na A2, e altura média de $3,2 \pm 0,32$ m e $3,1 \pm 0,25$ m, em A1 e A2, respectivamente.

2.2.2.1 Trocas gasosas

Para as análises de trocas gasosas, foram mensuradas a assimilação líquida de CO_2 (A) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática (gs) ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração (E) ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e concentração interna de CO_2 (Ci) ($\mu\text{mol mol}^{-1}$). A partir desses dados, calculou-se a eficiência

instantânea do uso de água (EUA, A/E), eficiência intrínseca do uso de água (EiUA, A/g_s) e eficiência instantânea de carboxilação (EiC, A/C_i) (ZHANG et al., 2001; MELO et al., 2009; BRITO et al., 2012). Para as medições, foi utilizada uma câmara foliar de 6 cm² com sensor de luz natural acoplado, umidade do ar entre 50-60%, fluxo de ar de 300 $\mu\text{mol s}^{-1}$ e 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂ atmosférico. As avaliações foram realizadas em folhas não destacadas, saudáveis e completamente expandidas, localizadas no terço médio das plantas. Utilizou-se um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) (Licor, modelo LI-6400XT) para realização das leituras, sendo em dias com condições climáticas favoráveis (céu aberto com total luminosidade), entre o período das 11:00 às 12:00h.

2.2.2.2 Fluorescência da clorofila *a*

As variáveis de fluorescência da clorofila *a* analisadas foram: fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável ($F_m - F_0$), rendimento quântico máximo do PSII (RQP) (F_v/F_m) e a razão F_v/F_0 . As medições foram realizadas em folhas saudáveis localizadas no terço médio das plantas, sendo adaptadas ao escuro através de pinças, durante 30 minutos. As análises foram realizadas por meio de um fluorímetro portátil de excitação contínua (Sciences Inc.- modelo OS-30p, Hudson, USA), durante o período das 11:00 às 12:00h.

2.2.2.3 Índices foliares de clorofila

Os índices de clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*) e clorofila total (Clo T) foi mensurada utilizando-se um clorofilômetro portátil (ClorfiLOG[®], modelo CFL 1030), em quatro folhas localizadas no terço médio das plantas. Posteriormente calculou-se a razão entre os índices de clorofila *a* e *b* (Clo *a/b*).

2.2.2.4. Atributos morfofuncionais e relações hídricas

Para avaliar os atributos morfofuncionais das folhas, foram coletados 10 discos foliares no terço médio das plantas (diâmetro de 1 cm²) em cada indivíduo no período das 5:00 às 6:00h, em razão da maior turgidez e menor perda hídrica por transpiração. Em seguida, os discos foram acondicionados em sacos plásticos e encaminhados ao Laboratório de Ecologia Vegetal, da Universidade Federal da Paraíba, Campus II. Primeiramente, mediu-

se a massa fresca (MF) dos discos por meio de uma balança digital (0,0001g). Posteriormente, para obtenção da massa túrgida (MT), os discos foram dispostos em placas de Petri e hidratados em água destilada, durante o período de 24 horas em temperatura ambiente, atingindo a turgidez máxima dos tecidos (Rosado e Mattos, 2007). Em seguida, foram medidas a espessura da lâmina foliar (ESP) (mm), utilizando um paquímetro digital ($\pm 0,001\text{mm}$) (ROSADO; MATTOS, 2007). Para determinação da massa seca (MS), os discos foram armazenados em papel Kraft e colocados em estufa à 65° por 72 horas.

Com os resultados obtidos, calcularam-se a massa de folha por unidade de área (MFA) (g m^{-2}), sendo a razão entre a massa seca e área do disco (POORTER et al., 2009), e a suculência (SUC) (g m^{-2}), calculada pelas diferenças entre a massa túrgida e massa seca dividida pela área do disco foliar (KLUGE; TING, 1978). Para o cálculo da densidade foliar (DEN) (mg mm^{-3}) utilizou-se a fórmula: $DEN = MFA/ESP$ (WITKOWSKI; LAMONT, 1991).

O conteúdo relativo de água (CRA) foi determinado conforme Barrs e Weatherley (1962) a partir da equação: $CRA = [(MF - MS)/(MT - MS)] \times 100$. O percentual de umidade da folha (UF) foi determinado segundo a fórmula descrita por Slavik (1974): $\%UF = [(MF - MS)/MF] \times 100$.

2.2.2.5 Extravasamento de eletrólitos

A quantificação de extravasamento de eletrólitos (EE) foi realizada no mesmo período que os atributos morfofuncionais, conforme a metodologia descrita por Bajji et al. (2002). Foram utilizados 10 discos foliares por indivíduo (1cm^2), os quais foram lavados imediatamente após o corte, secos em papel absorvente, e posteriormente acondicionados em tubos de ensaio com tampa contendo 10 mL de água destilada a 25°C por 6 horas, sob agitação ocasional. Após esse período determinou-se a condutividade elétrica inicial (CE_1) do extrato por meio de um condutímetro portátil (CD-880 Instrutherm). Posteriormente, os tubos de ensaio foram submetidos a 90°C por 60 minutos, sendo então, determinada a condutividade elétrica final (CE_2) do extrato. O extravasamento de eletrólitos foi expresso em porcentagem e calculado através da fórmula: $EE (\%) = (CE_1/CE_2) \times 100$.

2.2.3 Coleta de dados ambientais

2.2.3.1 Caracterização do solo

Para caracterização físico-química do solo das áreas experimentais (A1 e A2), foi coletada uma amostra simples de solo (0-20 cm de profundidade) sob a copa de cada indivíduo de *E. pauferrense*, e posteriormente homogeneizadas para obtenção de uma amostra composta, cujos resultados estão apresentados na Tabela 1.

Tabela 1 - Análise físico-química do solo coletado a 0-20 cm de profundidade nas áreas experimentais (A1 e A2) do Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba, Brasil.

Área	pH (H ₂ O)	P	K ⁺	Na ⁺	H ⁺ + Al ⁺³	Al ⁺³	Ca ⁺²	Mg ⁺²	SB	CTC	V	M.O.	Areia	Silte	Argila
		mg dm ⁻³			cmol _c dm ⁻³					%	g kg ⁻¹	g kg ⁻¹			
A1	5,19	7,03	110,93	0,06	10,73	0,5	4,9	4,8	10,04	20,77	48,33	53,92	645	170	185
A2	4,75	6,49	98,86	0,10	8,75	0,5	4,2	2,3	6,85	15,60	43,91	63,18	635	165	200

SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca de cátions; V: saturação por bases; M.O: matéria orgânica.

2.2.3.2 Precipitação pluviométrica e temperatura do ar

Devido à ausência de registros da precipitação pluviométrica e temperatura do ar nas áreas estudadas, foram utilizados os dados coletados mensalmente pela Estação Meteorológica do Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Campus II (Estação Areia - A310, código OMM 81877), distante cerca de 3,5 km lineares da área de estudo.

2.2.3.3 Umidade e temperatura do solo

A determinação da umidade do solo (US) foi realizada a partir do método gravimétrico, recomendando por Klein (2008), de acordo com a equação: $US (\%) = MU - MS \times 100/MS$, onde, US = umidade do solo em %; MU = massa úmida da amostra (g); MS = massa seca da amostra (g). A temperatura do solo foi medida diretamente na superfície (TS_{0cm}) e na profundidade de 0-20 cm (TS_{20cm}), por meio de um termômetro infravermelho

digital portátil (Raytek, modelo MT6). As amostras de solo e os dados de temperatura foram coletados no mesmo período das avaliações ecofisiológicas (11:00 às 12:00h).

2.2.3.4 Índices de estrutura do dossel

O índice de área foliar (IAF), fração de céu visível (FCV) e radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foram estimados acima dos indivíduos de *E. paufferrense*, no sub-bosque, por meio de imagens hemisféricas digitais, com um analisador de dossel florestal (*Digital Plant Canopy Imager* – CI-110, CID). Os dados foram coletados em condições de luminosidade difusa (início da manhã ou final da tarde), otimizando a precisão do aparelho, de modo a observar o máximo contraste entre as folhas e o céu (WHITFORD et al., 1995; GALVANI; LIMA, 2014).

2.2.4 Análise dos dados

Para avaliar as diferenças entre as variáveis ecofisiológicas nas duas áreas e meses do ano, utilizou-se análise de variância (ANOVA) de efeito misto com medidas repetidas no tempo, e em seguida as médias foram agrupadas pelo teste de Scott-Knott admitindo-se erro de 5% de probabilidade.

Para verificar as correlações entre as variáveis ambientais – Grupo I (índices de estrutura do dossel, temperatura do solo, umidade do solo, precipitação e temperatura do ar) e ecofisiológicas - Grupo II (trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, índices de clorofila, atributos morfofuncionais e relações hídricas) realizou-se análises multivariadas por meio da análise de correlação canônica (ACC) e análise de componentes principais (ACP). Para a análise da significância das raízes canônicas em conjunto, foi utilizado o teste multivariado de significância Lambda de Wilks (aproximação da distribuição F).

As análises foram realizadas através do software *R*[®] v.3.4.3, com os pacotes estatísticos “*vegan*” (OKSANEN et al., 2019) e “*ScottKnott*” (JELIHOVSCHI et al., 2018).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Variáveis ambientais

A precipitação acumulada durante o estudo foi de 1098 mm, com valores acima de 80 mm nos meses de fevereiro, março, abril, maio, junho e julho de 2018, sendo o maior índice pluviométrico no mês de abril, com 224,7 mm (Figura 2A). O período com menor precipitação foi entre os meses de setembro de 2017 a janeiro de 2018, com o mês de novembro apresentando a menor pluviometria durante o período de coleta (Figura 2A). A temperatura média do ar foi de 22,4°C, com pouca oscilação, aumentando no período de setembro a janeiro, sendo observados variações entre 20,9 (julho) e 23,8 (dezembro) (Figura 2B).

Em relação aos índices de estrutura do dossel florestal, observou-se que o índice de área foliar foi maior no mês de julho em ambas as áreas, com variação entre 1,25 e 2,62 na A1, e entre 2,53 e 4,65 na A2 no período estudado (Figura 2C). A fração de céu visível apresentou comportamento distinto do IAF, com os valores máximos observados no mês de novembro nas duas áreas, com 0,316 (A1) e 0,246 (A2), decrescendo nos meses seguintes, com os menores valores encontrados no mês de agosto (0,184 e 0,118, respectivamente) (Figura 2D). A radiação fotossinteticamente ativa apresentou tendência semelhante a fração de céu visível, sendo registrado os maiores valores nos meses de novembro ($37,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ – A1) e dezembro ($32,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ – A2), diminuindo nos meses seguintes, com os menores valores observados no mês de junho em ambas as áreas ($18,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $16,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente) (Figura 2E).

A umidade do solo variou consideravelmente ao longo dos meses, semelhante a precipitação e índice de área foliar, com valores máximos registrados no mês de maio nas áreas estudadas (41,37% na A1 e 42,77% na A2), e menores valores encontrados nos meses de novembro (14,33% - A1) e dezembro (16,16% - A2) (Figura 2F). Em relação a temperatura do solo, observou-se que a temperatura da superfície (0 cm) e na profundidade de 20 cm apresentaram a mesma tendência em ambas as áreas, com os maiores valores registrados no mês de novembro e os menores no mês de abril (Figura 2G e H).

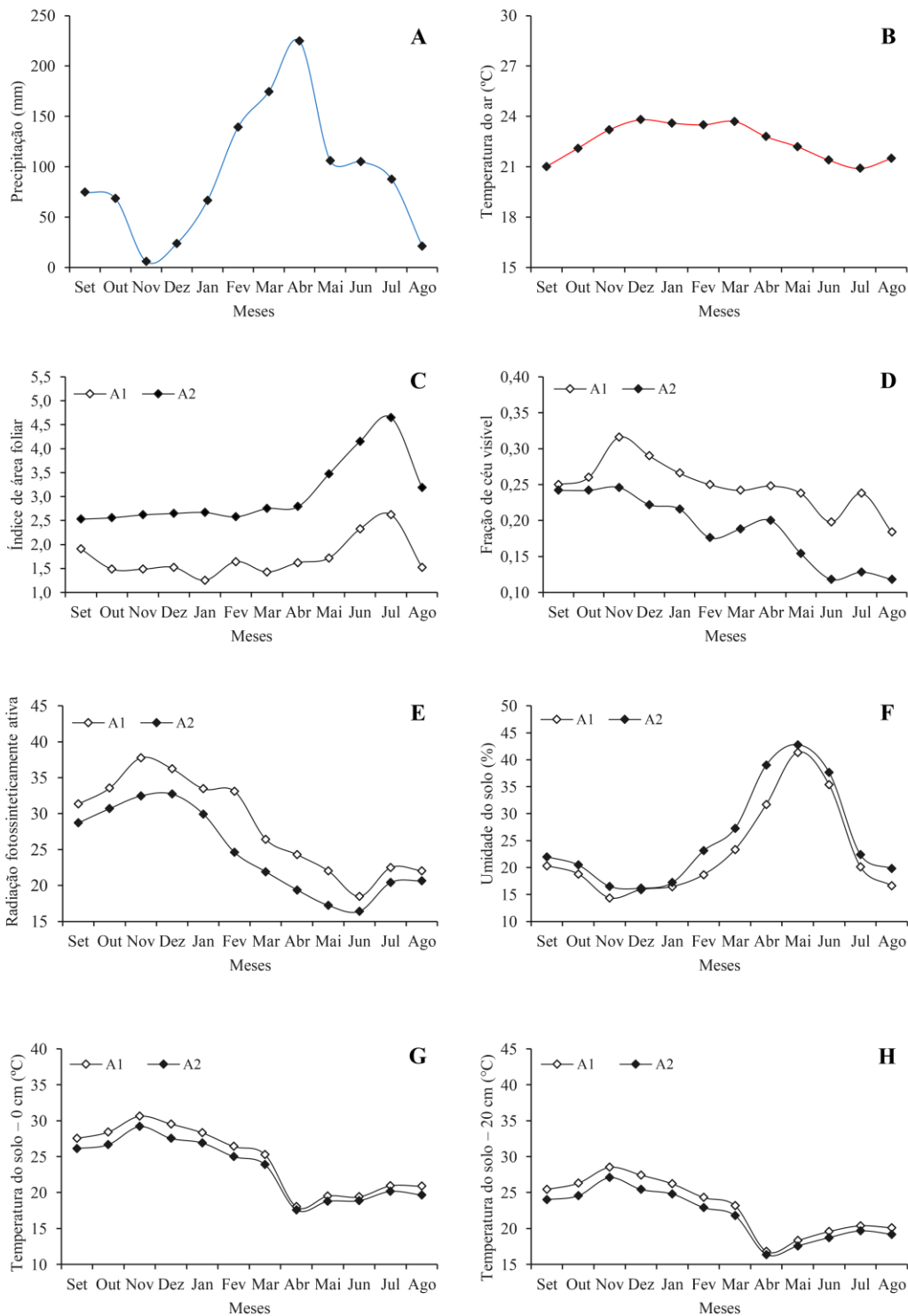


Figura 2 - A. Precipitação pluviométrica e B. temperatura do ar na Estação Meteorológica do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil; C. índice de área foliar; D. fração de céu visível; E. radiação fotossinteticamente ativa; F. umidade do solo; G. temperatura da superfície do solo (0 cm); e H. temperatura do solo na profundidade de 20cm, em diferentes meses e áreas, no período de

setembro de 2017 a agosto de 2018, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba, Brasil.

2.3.2 Aspectos ecofisiológicos

As respostas ecofisiológicas de *E. pauferrense* nos meses avaliando o comportamento das trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, índices de clorofila, atributos morfofuncionais e relações hídricas, estão apresentados nas Figuras de 3 a 7.

Em relação as trocas gasosas, observou-se comportamento semelhante entre os valores da assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (gs) e transpiração (E) nas duas áreas estudadas (A1 e A2) (Figura 3A, B, C). A concentração interna de CO₂ aumentou no período chuvoso, principalmente no mês de março na A1 e em abril na A2 (Figura 3D). A eficiência instantânea do uso da água (EUA) não apresentou diferenças significativas na A1 nos meses estudados ($p=0,1016$) (Figura 3E). Na A2, os valores apresentaram reduções de 76,8%, entre o maior e menor valor registrado (Figura 3E). Na eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) registrou-se valores máximos nos meses de janeiro (A1) e fevereiro (A2), apresentando incremento de 75,7% na A1 e de 76,1% na A2 em relação ao maior e menor valor observado (Figura 3F). A eficiência instantânea de carboxilação (EiC) não apresentou diferenças significativas nos meses na A2 ($p=0,8303$) (Figura 3G). Na A1, o maior valor foi registrado em maio, com um acréscimo de 76,2% entre o maior e menor valor (Figura 3G).

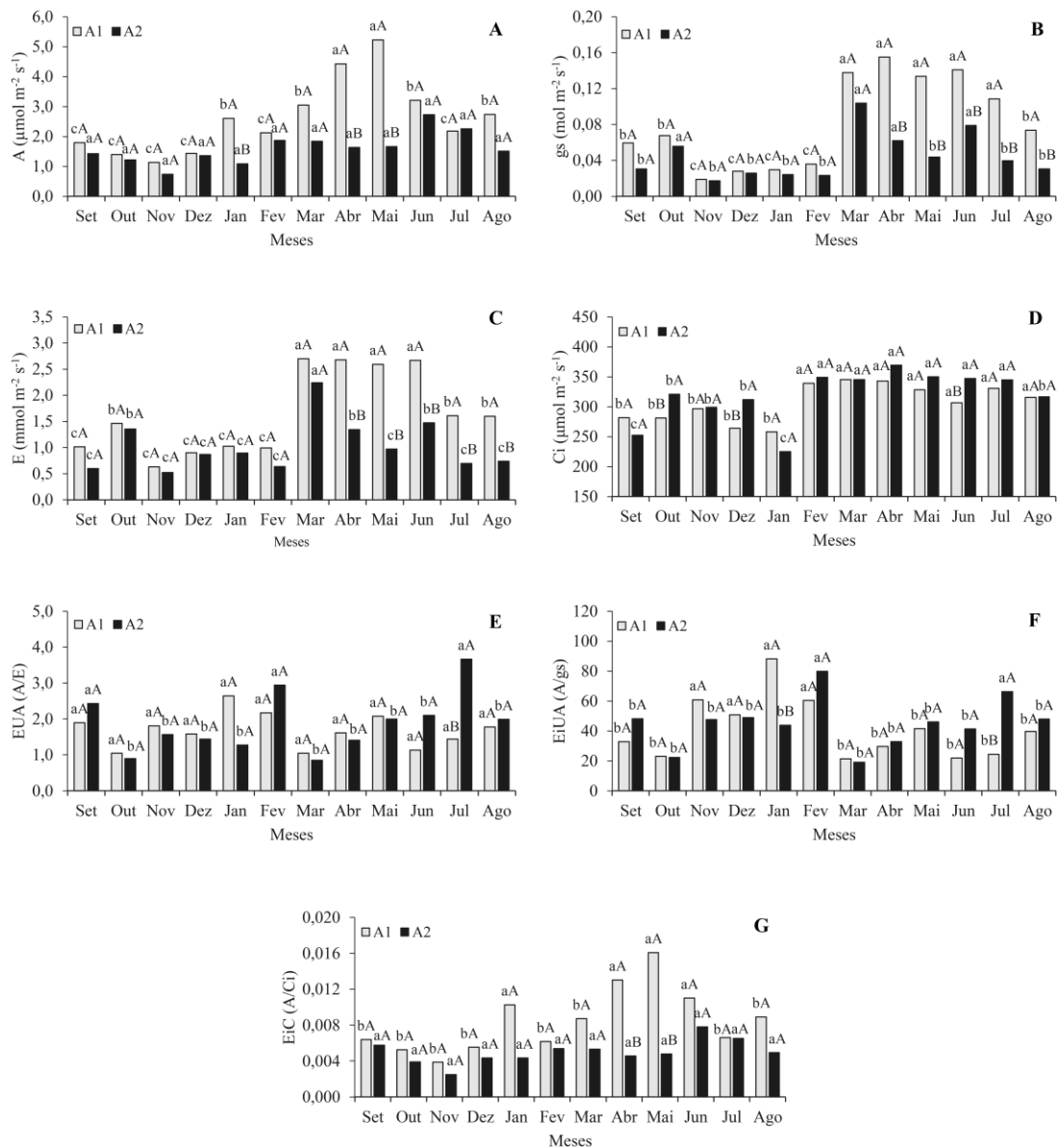


Figura 3 - Trocas gasosas em indivíduos de *E. paufferrense* em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. assimilação líquida de CO₂; B. condutância estomática; C. transpiração; D. concentração interna de CO₂; E. eficiência instantânea do uso da água; F. eficiência intrínseca do uso da água; e G. eficiência instantânea de carboxilação. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.

Os resultados das variáveis de fluorescência da clorofila *a*, com as médias da fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável (F_v), rendimento quântico máximo do PSII (RQP) e razão F_v/F_0 , estão dispostos na Figura 4. A fluorescência

máxima, fluorescência variável, rendimento quântico do PSII e razão F_v/F_0 apresentaram tendências semelhantes nos diferentes meses avaliados, com os maiores valores registrados no período de menor luminosidade em meados do período chuvoso (Figura 4 B, C, D e E).

A fluorescência inicial (F_0) apresentou valores que variaram de 69,4 elétrons quantum⁻¹ (agosto) a 186,0 elétrons quantum⁻¹ (setembro) na A1 e de 71,2 elétrons quantum⁻¹ (outubro) a 189,4 elétrons quantum⁻¹ (setembro) na A2, com um incremento de 62,7% (A1) e 62,5% (A2) entre o maior e menor valor obtido (Figura 4A). A fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável (F_v), rendimento quântico máximo do PSII (RQP) e a razão entre a fluorescência variável e inicial (F_v/F_0) apresentaram comportamento semelhante, com os maiores valores registrados durante o período chuvoso (Figura 4B, C, D, E).

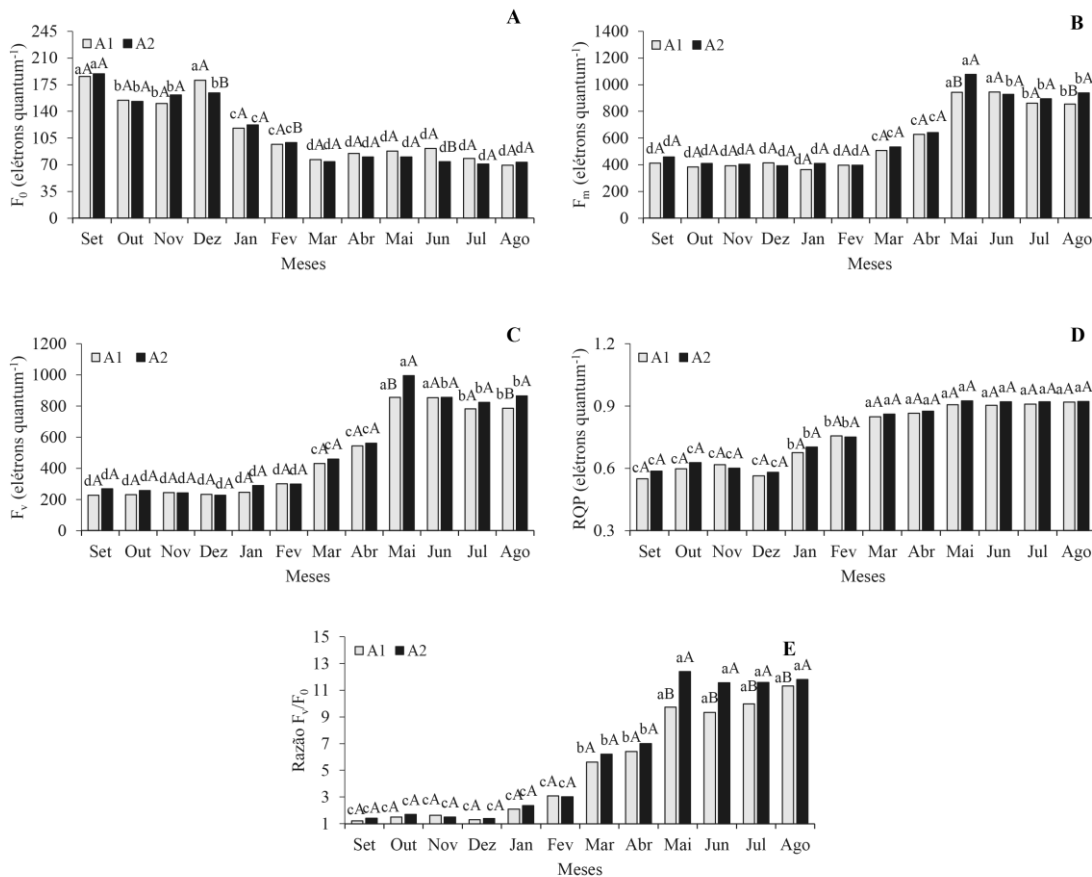


Figura 4 - Fluorescência da clorofila a em indivíduos de *E. paufferrense* em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. fluorescência inicial; B. fluorescência máxima; C. fluorescência variável; D. rendimento quântico máximo do PSII; e E. razão F_v/F_0 . *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.

Os valores dos índices de clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), clorofila total (Clo T) e razão entre clorofila *a* e *b* (Clo *a/b*), estão apresentados na Figura 5. Diferentemente da razão entre clorofila *a* e *b*, os índices de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total apresentaram comportamento semelhante ao longo dos meses estudados, com acréscimos observados no período de chuva e menor cobertura do dossel, em ambas as áreas (Figura 5A, B e C). A razão entre a clorofila *a* e *b* (*a/b*) apresentou os maiores valores na época seca e com maior incidência de luminosidade no sub-bosque, com 3,39 (A1) e 3,88 (A2), respectivamente, nos meses de dezembro e outubro (Figura 5D).

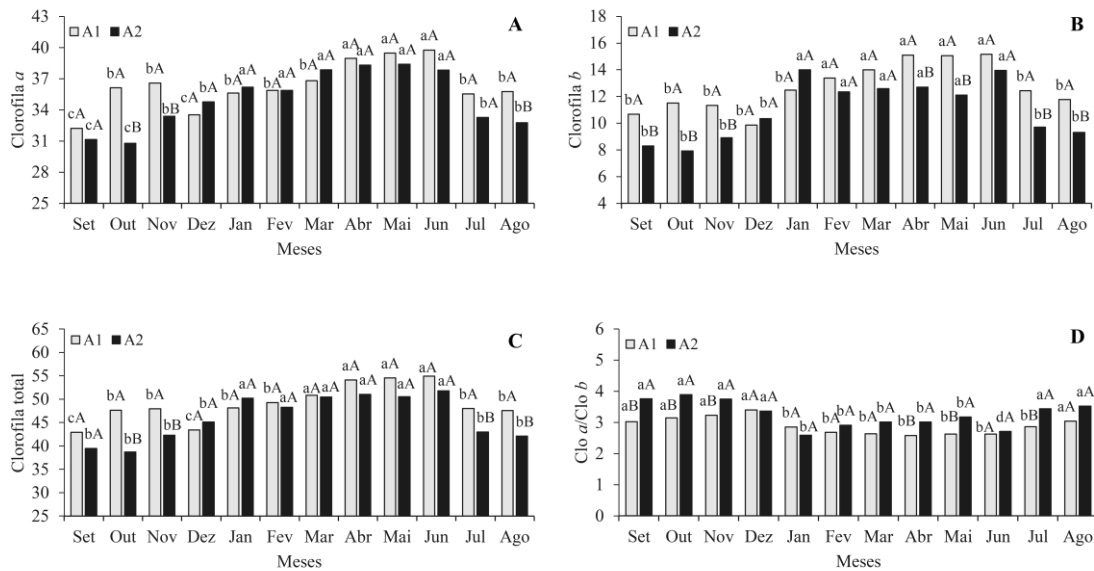


Figura 5 - Índices de clorofila em indivíduos de *E. paufferrense* em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. clorofila *a*; B. clorofila *b*; C. clorofila total; e D. razão entre Clo *a* e Clo *b*. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.

Os atributos morfofuncionais apresentaram comportamento inverso das demais variáveis ecofisiológicas analisadas nas duas áreas estudadas (A1 e A2), com os maiores valores registrados na época seca com maior intensidade luminosa sob as plantas (Figura 6A, B, C, D). Os valores médios da massa de folha por unidade de área (MFA), espessura da lâmina foliar, suculência e densidade, estão apresentados na Figura 6.

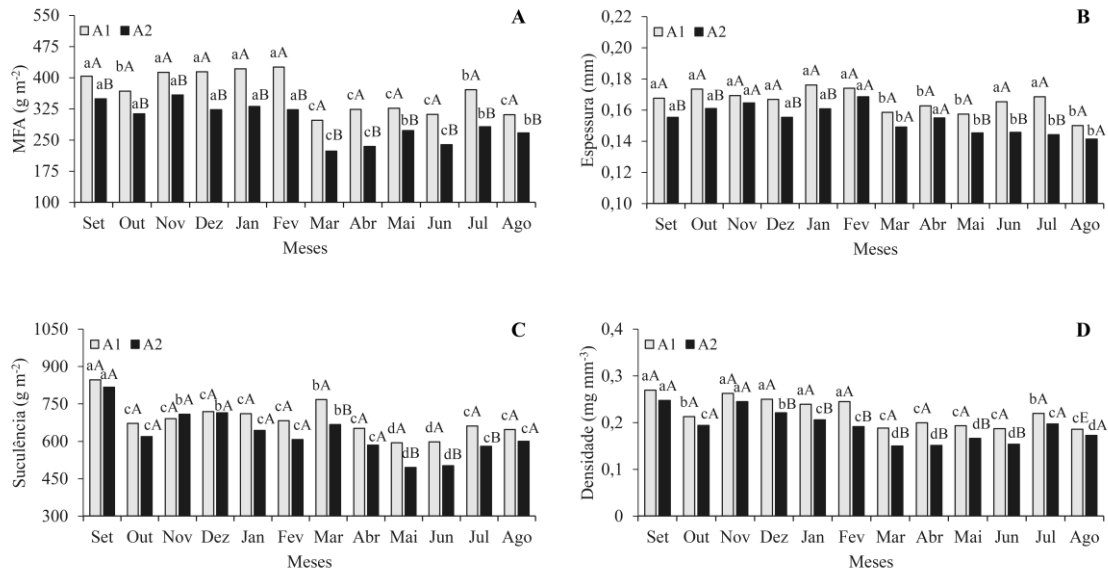


Figura 6 - Atributos morfofuncionais em indivíduos de *E. paufferrense* em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. massa de folha por unidade de área; B. espessura da lâmina foliar; C. suculência; e D. densidade. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.

Os resultados com os valores médios do conteúdo relativo de água, umidade da folha e extravasamento de eletrólitos, estão apresentados na Figura 7. O conteúdo relativo de água (CRA) e a umidade da folha (UF) apresentaram comportamentos semelhantes nas duas áreas (A1 e A2), com valores máximos observados no período de maior disponibilidade hídrica (Figura 7A e B). Em relação ao extravasamento de eletrólitos (EE), observou-se que o período seco proporcionou um maior dano de membrana nas folhas, registrando os maiores valores no mês de dezembro, com 75,7% (A1) e 81,9% (A2), respectivamente (Figura 7C).

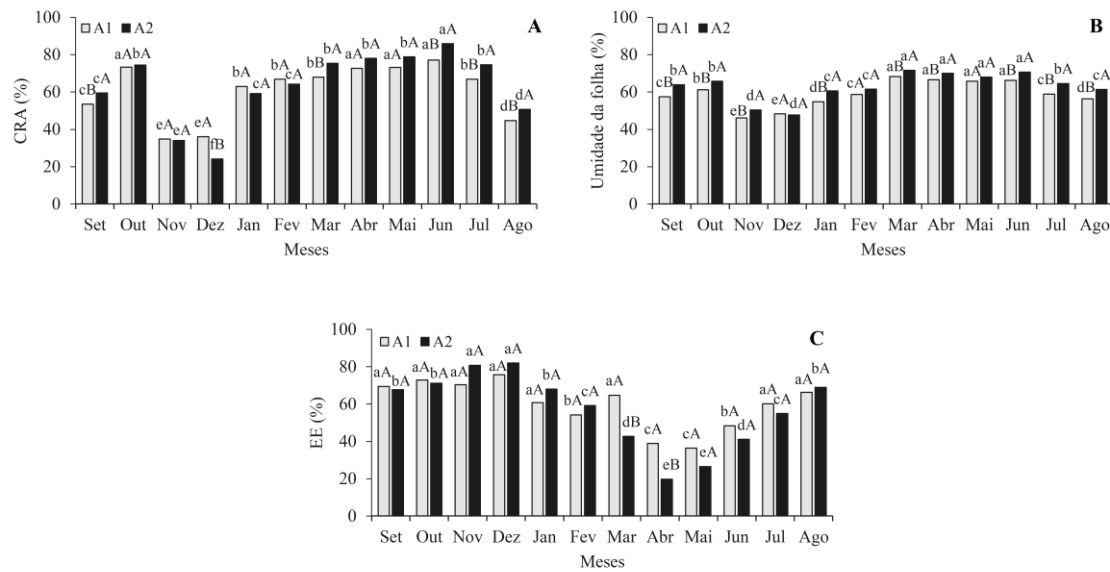


Figura 7 - Relações hídricas em indivíduos de *E. pauferrense* em diferentes meses e áreas, no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. A. conteúdo relativo de água; B. umidade da folha; e C. extravasamento de eletrólitos. *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Letras minúsculas comparam os meses em cada área; letras maiúsculas comparam as áreas dentro de cada mês.

2.3.3 Influência dos fatores ambientais na ecofisiologia de *E. pauferrense*

As variáveis ecofisiológicas correlacionaram com as variáveis ambientais, havendo significância nos cinco primeiros pares canônicos de cada área estudada, com valores de R^2 que variaram de 0,98 a 0,81 em A1, e 0,99 a 0,76 em A2, respectivamente (Tabela 2).

Tabela 2 - Teste multivariado de Lambda de Wilks (aproximação da distribuição F).

Função canônica	R^2	Fa	GL ₁	GL ₂	p-valor
A1					
1	0,98	6,88	176	241,4	< 0,0001
2	0,96	4,67	147	217,8	< 0,0001
3	0,88	3,31	120	192,4	< 0,0001
4	0,85	2,67	95	165,1	< 0,0001
5	0,81	2,07	72	136,0	0,0001

	A2				
1	0,99	9,23	176	241,4	< 0,0001
2	0,97	5,69	147	217,8	< 0,0001
3	0,94	3,74	120	192,4	< 0,0001
4	0,77	2,48	95	165,1	< 0,0001
5	0,76	2,16	72	136,0	< 0,0001

Fa: valor aproximado de F; GL₁: graus de liberdade dos tratamentos; GL₂: graus de liberdade do erro.

No primeiro par canônico em relação a A1, verificou-se que as variáveis ambientais mais importantes com os maiores coeficientes de correlação foram a umidade do solo, precipitação e índice de área foliar, correlacionados positivamente com transpiração, condutância estomática, umidade da folha, clorofila *b*, carbono interno, clorofila total, assimilação líquida de CO₂, conteúdo relativo de água, clorofila *a*, eficiência instantânea de carboxilação, fluorescência variável, razão F_v/F_0 , fluorescência máxima e eficiência instantânea do uso da água (Tabela 3).

Na A2 observou-se que a umidade do solo, índice de área foliar e precipitação apresentaram maiores correlações com umidade da folha, conteúdo relativo de água, fluorescência variável, fluorescência máxima, eficiência intrínseca do uso da água, eficiência instantânea de carboxilação, eficiência instantânea do uso da água, carbono interno, clorofila *a*, clorofila total, assimilação líquida de CO₂, razão F_v/F_0 e eficiência quântica potencial do fotossistema II (Tabela 3).

Tabela 3 - Correlações canônicas e primeiro par canônico entre as características dos grupos I e II.

Variáveis	Par canônico	
	A1	A2
Grupo I		
<i>Fatores abióticos</i>		
Índice de área foliar (IAF)	0,561	0,668
Fração de céu visível (FCV)	-0,709	-0,779
Radiação fotossinteticamente ativa (RFA)	-0,923	-0,966
Umidade do solo (US)	0,835	0,857
Temperatura do solo – 0 cm (TS _{0cm})	-0,932	-0,935

Temperatura do solo – 20 cm (TS _{20cm})	-0,926	-0,932
Precipitação (Prec)	0,670	0,569
Temperatura do ar (Tar)	-0,412	-0,399
Grupo II		
<i>Trocas gasosas</i>		
Assimilação líquida de CO ₂ (A)	0,668	0,534
Condutância estomática (gs)	0,802	0,490
Transpiração (E)	0,804	0,369
Concentração interna de CO ₂ (Ci)	0,691	0,557
Eficiência instantânea do uso da água (EUA)	0,550	0,570
Eficiência intrínseca do uso da água (EiUA)	0,460	0,583
Eficiência instantânea de carboxilação (EiC)	0,646	0,583
<i>Fluorescência da clorofila a</i>		
Fluorescência inicial (F ₀)	-0,579	-0,659
Fluorescência máxima (F _m)	0,626	0,735
Fluorescência variável (F _v)	0,643	0,747
Rendimento quântico máximo do PSII (RQP)	0,469	0,501
Razão F _v /F ₀	0,641	0,507
<i>Índices de clorofila</i>		
Clorofila a (Clo a)	0,646	0,536
Clorofila b (Clo b)	0,725	0,424
Clorofila total (Clo T)	0,685	0,534
Razão Clo a/Clo b (a/b)	-0,645	-0,378
<i>Aspectos morfofuncionais e relações hídricas</i>		
Massa de folha por unidade de área (MFA)	-0,691	-0,725
Suculência (SUC)	-0,433	-0,697
Espessura (ESP)	-0,297	-0,573
Densidade (DEN)	-0,748	-0,745
Conteúdo relativo de água (CRA)	0,648	0,755
Umidade da folha (UF)	0,781	0,762
Extravasamento de eletrólitos (EE)	-0,696	-0,791
Lambda de Wilks	0,00002903	0,00000850
Variância cumulativa (%)	65,48	63,91

R ²	0,98	0,99
Significância	**	**

** Significativo a 1% de probabilidade pelo teste do qui-quadrado; R = correlação canônica.

De acordo com a análise de componentes principais (ACP) observou-se que na A1 houve a concentração de 58,18% da variabilidade total de dados nos dois componentes (eixos), com 45,13% no primeiro e 13,05% no segundo (Figura 8A). Na A2 as dimensões do primeiro e segundo componente corresponderam a 59,52% da variabilidade total, sendo 43,65% e 15,87%, respectivamente (Figura 8B).

Em relação a A1, observou-se que condutância estomática (gs), transpiração (E) e umidade da folha (UF) estão fortemente correlacionados com umidade do solo (SM), bem como os índices de clorofila total (Clo T) e clorofila *b* (Clo *b*) estão com precipitação (Prec), e a fluorescência máxima (F_m) e variável (F_v) com o índice de área foliar (IAF). De acordo com o eixo principal (CP1), os autovetores de precipitação, clorofila total e clorofila *b* estão localizados na porção extrema à direita, apresentando valores positivos, enquanto que extravasamento de eletrólitos e a razão entre clorofila *a* e *b* estão dispostos na porção esquerda, com valores negativos, mostrando a distinção desse grupo de variáveis e as demais avaliadas (Figura 8A). O conteúdo relativo de água (CRA), clorofila *a* (Clo *a*), assimilação líquida de CO₂ (A) e razão F_v/F₀ contribuíram pouco com a inércia total, pelo fato de sua localização na porção mediana do eixo 1 (CP1) (Figura 8A).

Na A2, constatou-se que o conteúdo relativo de água e umidade da folha estão correlacionados positivamente com umidade do solo; a fluorescência variável e máxima estão relacionadas com o índice de área foliar; e transpiração, clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e condutância estomática estão associados com precipitação. A eficiência instantânea do uso da água e eficiência intrínseca do uso da água estão dispostos no meio do eixo 1 (CP1), apresentando pouca contribuição com a inércia total (Figura 8B).

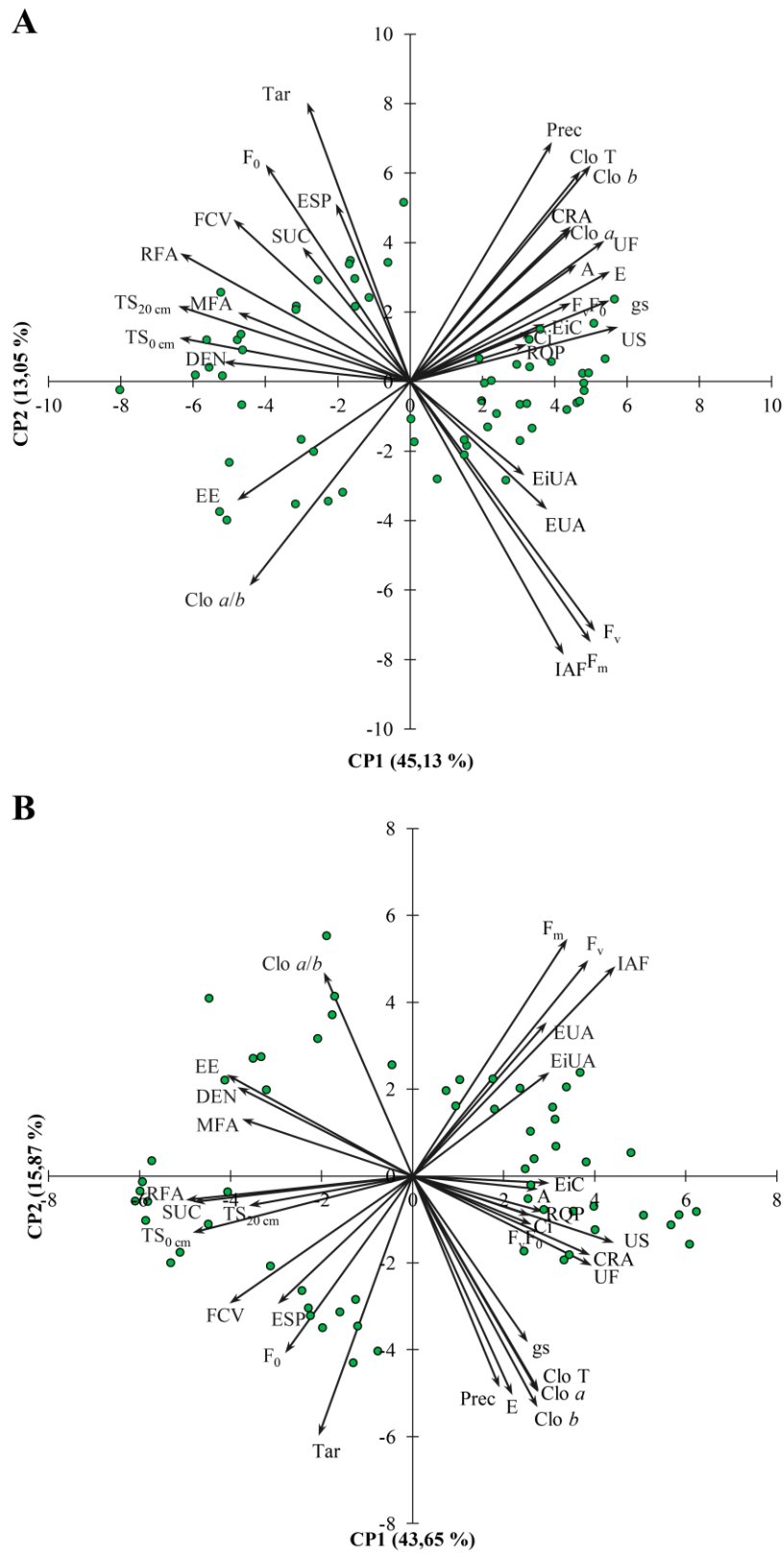


Figura 8 - Análise de Componentes Principais (CP1 e CP2) entre as variáveis do Grupo I e Grupo II em A1 (A) e A2 (B). As abreviaturas estão apresentadas na Tabela 3.

2.4 DISCUSSÃO

De acordo com as variáveis ambientais, o total de precipitação registrado na área foi inferior a outras pesquisas desenvolvidas no município de Areia, como constatado por Ribeiro et al. (2018) que entre setembro de 2015 e agosto de 2016 registraram 1130,7 mm na região estudada. De acordo com estes autores, o período seco da região se estende de setembro a fevereiro, corroborando assim com os dados do presente estudo, exceto para o mês de fevereiro, que apresentou precipitação acima da média (139,4 mm). A diminuição do índice de área foliar (IAF) e aumento da fração de céu visível (FCV) e da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) registrados no mês de novembro, pode ter acontecido pelo fato da área estudada ser de uma floresta estacional semidecidual, de tal forma a ocasionar a perda parcial das folhas do dossel no período mais seco, evidenciando a influência sazonal na estrutura florestal das áreas estudadas.

A diminuição de assimilação líquida de CO₂ (A) e condutância estomática (gs) nas plantas de *E. pauferrense* nas duas áreas estudadas durante o período seco pode ser associada a maior restrição hídrica, interferindo negativamente sobre o aparelho fisiológico dos indivíduos, ocasionando fechamento estomático, danos no aparato fotossintético e redução da atividade da Rubisco (Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase oxigenase) (CUNHA et al., 2013; CAMPELO et al., 2015; TAIZ et al., 2017). A redução da taxa transpiratória (E) durante o período seco é uma estratégia das plantas para reduzir a rápida exaustão da água disponível no solo, tolerando o déficit hídrico a partir do ajustamento osmótico na turgescência das células (SCALON et al., 2011; KERBAUY, 2012; CAMPELO et al., 2015). O aumento da concentração interna de CO₂ (Ci) observado no período chuvoso pode ser explicado pelos acréscimos na condutância estomática (gs); sendo assim, o fechamento dos estômatos é possivelmente, o principal fator que restringe o desempenho fotossintético das plantas durante o período seco, afetando a resistência do mesófilo para a difusão de CO₂ na câmara subestomática (LORETO et al., 2003; DIAS; MARENCO, 2007; NASCIMENTO, 2009; BARBOSA et al., 2018).

Os aumentos observados para eficiência instantânea do uso de água (EUA) nos meses com maior disponibilidade hídrica no solo e maior cobertura do dossel (IAF), são reflexos dos altos valores na assimilação líquida de CO₂ e transpiração em indivíduos de *E. pauferrense*, evidenciando a influência das condições ambientais nas trocas gasosas da espécie (LARCHER, 2006; MELO et al., 2010). As alterações observadas na eficiência intrínseca do uso de água (EiUA) ao longo dos meses indicam modificações no equilíbrio fisiológico entre

assimilação líquida de CO₂ e condutância estomática, geralmente ocasionadas pela disponibilidade hídrica (RUZICKA JÚNIOR et al., 2017). Segundo Silva et al. (2012) e Silva et al. (2015) altos valores da concentração interna de CO₂ associados a assimilação líquida de CO₂ possivelmente indicam o aumento da eficiência instantânea de carboxilação.

Em ambas as áreas a fluorescência inicial (F₀) foi superior no período de maior estresse das plantas (período seco), diminuindo ao longo dos meses. Este parâmetro é definido como a intensidade de fluorescência no período em que os centros de reação do fotossistema II (PSII) e as membranas fotossintéticas estão abertas (BAKER; ROSENQVST, 2004). Valores altos desta variável indicam possivelmente uma destruição do centro de reação do PSII ou incapacidade na transferência de energia de excitação da antena para os centros de reação (DIAS; MARENCO, 2006; LOPES, 2016; KALAJI et al., 2017). Segundo Perboni et al. (2015), condições ambientais desfavoráveis, como observado no presente estudo, pode modificar a estrutura de pigmentos fotossintéticos no PSII, aumentando os valores de F₀.

A redução da fluorescência máxima (F_m) no período seco pode estar relacionada a diminuição da quinona, devido a inativação do PSII nas membranas dos tilacóides, influenciando no fluxo de elétrons entre os fotossistemas (KONRAD et al., 2005). Tal declínio altera as atividades fotoquímica das folhas, visto que uma maior F_m atua diretamente na transferência de energia para formação do redutor NADPH, ATP e ferredoxina reduzida, promovendo assim uma maior capacidade de assimilação de CO₂ no processo bioquímico da fotossíntese (BAKER, 2008; SUASSUNA et al., 2011; SILVA et al., 2015). A maior fluorescência variável (F_v) registrada em meados do período chuvoso, possivelmente proporcionou uma maior capacidade na transferência de elétrons retirados das moléculas dos pigmentos fotossintéticos, podendo ser um indicativo da maior estabilização dos indivíduos de *E. paufferrense* nas áreas estudadas durante a época chuvosa (NUNES et al., 2017; SOUZA et al., 2019).

O rendimento quântico máximo do PSII (RQP) permite induzir sobre a eficiência máxima com que a energia luminosa absorvida pelo PSII é utilizada na redução da atividade da quinona A, tornando-se assim um indicador do desempenho fotoquímico (Baker 2008). Em relação ao presente estudo, observou-se que houve diferenças significativas nos meses nas duas áreas, com ampla variação entre os valores. Segundo Reis e Campostrini (2011), Silva et al. (2014) e Soares et al. (2018), indivíduos que registram valores entre 0,75 e 0,85 elétrons quantum⁻¹ no RQP estão com o aparelho fotossintético intacto, indicando que as plantas avaliadas durante o período chuvoso apresentaram rendimento quântico com valores adequados. Por outro lado, as plantas no período seco apresentam valores de RQP inferiores a

0,75 elétrons quantum⁻¹, indicando situação de estresse e redução do potencial fotossintético, ocasionando assim um possível dano fotoinibitório no PSII em função da variação sazonal da luminosidade e disponibilidade hídrica (SILVA et al., 2015).

A razão F_v/F_0 é a relação entre o fluxo de energia capturada por energia dissipada, sendo um possível indicador da eficiência máxima no processo fotoquímico no PSII e/ou da atividade fotossintética potencial, com valores ideais variando entre 4 e 6 elétrons quantum⁻¹. Baseado nesses valores, conforme Silva et al. (2015) e Fernandes (2019), observou-se que na presente pesquisa os indivíduos de *E. paufferrense* estavam sob condições de estresse durante o período seco, com valores inferiores a 4 elétrons quantum.

Essa variação observada nos índices de clorofila (*a*, *b* e total) nas áreas estudadas pode ser em função da sensibilidade destes pigmentos a uma maior incidência de luz e ao déficit hídrico registrado no período seco (HAYATU; MUKHTAR, 2010; MOURA et al., 2016; KARGAR et al., 2017; RIBEIRO et al., 2018), diminuindo a capacidade fotossintética das plantas (VIEIRA et al., 2014).

A redução da razão entre clorofila *a* e *b* (*a/b*) no período chuvoso com menor incidência da luz, ocorreu principalmente em razão do aumento significativo no teor de clorofila *b* (KOUŘIL et al., 2012), o qual atua como pigmento acessório, captando energia e transferindo para a clorofila *a*, auxiliando diretamente na absorção de luz (TAIZ et al., 2017). Tal processo representa um mecanismo de adaptação dos indivíduos de *E. paufferrense* as condições ambientais encontradas no período chuvoso, atuando efetivamente nas reações fotoquímicas da fotossíntese (SOUZA et al., 2016).

Corroborando com o presente estudo, alguns pesquisadores afirmam que espécies encontradas em condições desfavoráveis, como maior restrição hídrica, tendem a apresentar altos valores de MFA, apresentando crescimento lento, sendo tolerantes a estresses (ADLER et al., 2014; DIAZ et al., 2016). Por outro lado, plantas com baixos valores de MFA tendem a apresentar crescimento acelerado e maior desempenho ecofisiológico (REICH, 2014; KUNSTLER et al., 2016). Niinemets (2001) enfatiza que folhas de maior espessura são encontradas em ambientes com maior intensidade luminosa. O aumento desta variável no período mais seco e ensolarado é considerado como um ajuste das plantas para evitar maior aquecimento, perda de água por transpiração e controlar o ganho de carbono nas folhas (CORNELISSEN et al., 2003; ROZENDAAL et al., 2006; ROSADO; MATTOS 2007; SILVA et al., 2015; PETTER et al., 2016).

O aumento da suculência nas duas áreas estudadas durante o período mais seco pode ter ocorrido em função de mecanismos que associados a uma menor redução da superfície

foliar, regulam o armazenamento de água nas folhas, evitando uma desidratação e dessecação (LARCHER, 2006). O grau de suculência nas plantas reflete a capacidade de armazenamento de água por unidade de área foliar (HAN et al., 2013; ZHAO et al., 2013; CAPARROTTA et al., 2019; MA et al., 2019).

A maior densidade foliar no período seco, pode ter ocorrido em função do baixo desempenho fotossintético das plantas, de modo que as folhas por apresentarem células menores, menos espaços intercelulares e paredes celulares de maior espessura, reduzem a difusão do CO₂ no interior e conseqüentemente a capacidade fotossintética (BOEGER et al., 2005; CABRAL et al., 2018).

As variáveis de relacionadas ao status hídrico foliar (conteúdo relativo de água [CRA], umidade da folha [UF] e extravasamento de eletrólitos [EE]) são responsáveis por expressar, em determinado momento, as condições hídricas das plantas, principalmente em diferentes períodos sazonais. As reduções de CRA, UF e EE observadas no período seco possivelmente ocorreram em função da desidratação do protoplasma, influenciando de forma negativa os processos vitais de crescimento das células (LANGARO et al., 2014; TATAGIBA et al., 2016; PELOSO et al., 2017; ALMEIDA et al., 2018). Dessa forma, constatou-se que a redução da disponibilidade hídrica e maior luminosidade possivelmente promoveram danos as membranas celulares, indicando que plantas de *E. paufferrense* são sensíveis a tais condições ambientais.

Portanto, por meio da análise de correlação canônica (ACC) e análise de componentes principais (ACP) constatou-se correlações positivas entre as variáveis ambientais e ecofisiológicas, sendo um indicativo da influência de fatores abióticos (ambientais) sobre os aspectos ecofisiológicos de plantas de *E. paufferrense* (MENDES et al., 2017). Quanto maior a carga canônica, mais importante é a variável (HAIR JUNIOR et al., 2005; HAIR JUNIOR et al., 2009; PROTÁSIO et al., 2012). Dessa forma, variação sazonal nos aspectos ecofisiológicos em plantas de sub-bosque pode ser ocasionada por fatores edáficos, como a disponibilidade hídrica do solo (CAMPELO et al., 2015), e também pelos índices estruturais do dossel, a exemplo do índice de área foliar (GIUGGIOLA et al., 2018).

2.5 CONCLUSÕES

Os indivíduos de *E. paufferrense* apresentam plasticidade fenotípica em resposta às variações sazonais em A1 e A2, com alterações significativas nos processos de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, índices de clorofila, atributos morfofuncionais e relações

hídricas, apresentando um menor desenvolvimento ecofisiológico no período seco (maior déficit hídrico e luminosidade).

A sazonalidade influencia nos aspectos ecofisiológicos de *E. paufferrense* em A1 e A2, com maior influência da umidade do solo, precipitação e índice de área foliar nas trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila. Nesse sentido, a maior abertura do dossel no período seco (maior irradiância) em conjunto a uma menor umidade do solo promoveram valores baixos da assimilação líquida de CO₂ e valores elevados nos atributos morfofuncionais e extravasamento de eletrólitos. Esses resultados foram demonstrados ao constatar maior desempenho fisiológico dos indivíduos de *E. paufferrense* na A1 (área de dossel aberto) em comparação com A2 (dossel fechado).

2.6 REFERÊNCIAS

- ADLER, P. B.; SALGUERO-GÓMEZ, R.; COMPAGNONI, A.; et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 27, p. 10019, 2014.
- ALMEIDA, J. A. S.; LOPES, A. R.; PANTANO, A. P.; SILVAROLLA, M. B.; MISTRO, J. C. Análise morfofisiológica de plantas de *Coffea arabica* L. em períodos de seca e de precipitação. **Agrometeoros**, v. 26, n. 1, p. 173–180, 2018.
- ALMEIDA, L.; FERNANDES, P. D.; LIMA, G. S. Artificial neural networks compared with Bayesian generalized linear regression for leaf rust resistance prediction in *Arabica coffee*. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 52, n. 6, p. 746–755, 2017.
- ARAÚJO JÚNIOR, G. N.; GOMES, F. T.; SILVA, M. J.; et al. Estresse hídrico em plantas forrageiras: Uma revisão. **Pubvet**, v. 13, n. 1, p. 1–10, 2019.
- BAJJI, M.; KINET, J. M.; LUTTS, S. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. **Plant Growth Regulation**, v. 36, n. 1, p. 61–70, 2002.
- BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 89–113, 2008.
- BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 403, p. 1607–1621, 2004.

BALCH, J. K.; MASSAD, T. J.; BRANDO, P. M.; NEPSTAD, D. C.; CURRAN, L. M. Effects of high-frequency understorey fires on woody plant regeneration in southeastern Amazonian forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 1619, p. 1–10, 2013.

BARBOSA, L.; PORTO, S.; BERTOLDE, F. Análise estomática de duas espécies arbóreas nativas de Mata Atlântica. **Pindorama**, v. 8, n. 8, p. 1–9, 2018.

BARR, H. D.; WEATHERLEY, P. E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Australian Journal of Biological Sciences**, n. 15, p. 413–428, 1962.

BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C.; REISSMANN, C. B. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 1, p. 167–181, 2005.

BREGMAN, T. P.; LEES, A. C.; SEDDON, N.; et al. Species interactions regulate the collapse of biodiversity and ecosystem function in tropical forest fragments. **Ecology**, v. 96, n. 10, p. 2692–2704, 2015.

BRELSFORD, C.; TRASSER, M.; PARIS, T.; HARTIKAINEN, S.; ROBSON, T. Understorey light quality affects leaf pigments and leaf phenology in different plant functional types. **bioRxiv**, v. In press, p. 829036, 2019.

BRITO, M. E. B.; SOARES, L. A. D. A.; FERNANDES, P. D.; et al. Comportamento fisiológico de combinações copa/porta-enxerto de citros sob estresse hídrico. **Revista Brasileirade Ciencias Agrarias**, v. 7, n. Suppl, p. 857–865, 2012.

CABRAL, R. D. C.; MELO JUNIOR, J. C. F.; MATILDE-SILVA, M. Plasticidade morfoanatômica foliar em *Smilax campestris* (Smilacaceae) em gradiente ambiental de Restinga, SC, Brasil. **Hoehnea**, v. 45, n. 2, p. 173–183, 2018.

CAMPELO, D. H.; LACERDA, C. F.; SOUSA, J. A.; et al. Leaf gas exchange and efficiency of photosystem II in adult plants of six forest species as function of the water supply in the soil. **Revista Arvore**, v. 39, n. 5, p. 973–983, 2015.

CAPARROTTA, S.; MASI, E.; ATZORI, G.; et al. Growing spinach (*Spinacia oleracea*) with different seawater concentrations: Effects on fresh, boiled and steamed leaves. **Scientia Horticulturae**, v. 256, n. 3, p. 1–7, 2019.

CARVER, S.; MIKKELSEN, N.; WOODWARD, J. Long-term rates of mass wasting in Mesters Vig, northeast Greenland: Notes on a re-survey. **Permafrost and Periglacial Processes**, v. 13, n. 3, p. 243–249, 2002.

CHAVARRIA, G.; SANTOS, H. Plant water relations: absorption, transport and control mechanisms. **Advances in selected plant physiology aspects**. p.105–132, 2012. Rijeka: Intech.

CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 195–218, 2012.

CNCFLORA. *Erythroxylum pauferrense*. Disponível em: <http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Erythroxylum_pauferrense>. Acesso em: 15/11/2019.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335–380, 2003.

CUNHA, R. L. M.; SANTOS, B. G.; COSTA, R. C. L.; VIÉGAS, I. J. M. Physiological assessment in young Brazilian and African mahogany plants during the dry and rainy seasons in northeastern Para state, Brazil. **Revista de Ciências Agrárias - Amazon Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 56, n. 3, p. 255–260, 2013.

DAVIS, M. A.; WRAGE, K. J.; REICH, P. B.; et al. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. **Plant Ecology**, v. 145, n. 2, p. 341–350, 1999.

DENSLOW, J. S.; CHAVERRI S., L. G.; VARGAS R., O. Patterns in a species-rich tropical understory plant community. **Biotropica**, v. 51, n. 5, p. 664–673, 2019.

DERROIRE, G.; POWERS, J. S.; HULSHOF, C. M.; CÁRDENAS VARELA, L. E.; HEALEY, J. R. Contrasting patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in Costa Rica. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1–11, 2018.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Photoinhibition of photosynthesis in *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica**, v. 44, n. 2, p. 235–240, 2006.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 3, p. 305–311, 2007.

DIAS, D.; PAGOTTO, M.; PEREIRA, T.; RIBEIRO, A. Estrutura arbórea e sazonalidade da cobertura do dossel em vegetação florestada e aberta no parque nacional serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 2, p. 719–729, 2017.

DÍAZ, S.; KATTGE, J.; CORNELISSEN, J. H. C.; et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167–171, 2016.

FABRICANTE, J. R. Sociabilidade de espécies da mata atlântica com a exótica invasora *Artocarpus heterophyllus* Lam. **Revista de Biologia Neotropical**, v. 10, n. 2, p. 18–25, 2014.

FERNANDES, C. **Formas de nitrogênio como atenuadores do estresse salino em plantas de abobrinha.**, 2019. Universidade Federal Rural do Semi-Árido.

FREITAS KONRAD, M. L.; SILVA, J. A. B.; FURLANI, P. R.; MACHADO, E. C. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio. **Bragantia**, v. 64, n. 3, p. 339–347, 2005.

GALVANI, E.; LIMA, N. G. B. Fotografias hemisféricas em estudos microclimáticos: Referencial teórico-conceitual e aplicações. **Ciência e Natura**, v. 36, n. 3, p. 215–221, 2014.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; LEITÃO FILHO, H. F. “Gaps of deciduousness”: cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola**, v. 66, n. 2, p. 280–284, 2009.

GARCIA, L. C.; REZENDE, M. Q.; PIMENTA, M. A.; MATTA, R. Heterogeneidade do dossel e quantidade de luz no recrutamento do sub-bosque de uma mata ciliar no Alto São Francisco, Minas Gerais: análise através de fotos hemisféricas. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 2, p. 99–101, 2007.

GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; SODHI, N. S.; PERES, C. A. A multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2293–2300, 2010.

GIUGGIOLA, A.; ZWEIFEL, R.; FEICHTINGER, L. M.; et al. Competition for water in a xeric forest ecosystem – Effects of understory removal on soil micro-climate, growth and physiology of dominant Scots pine trees. **Forest Ecology and Management**, v. 409, n. 10, p. 241–249, 2018.

GONÇALVES, J. F. C.; SILVA, C. E. M.; GUIMARÃES, D. G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 1, p. 8–14, 2009.

HAIR, J.; ANDERSON, R.; TATHAM, R.; BLACK, W. **Análise multivariada de dados**. 5^o ed. Porto Alegre: Bookman, 2005.

HAIR, J.; BLACK, W.; BABIN, B.; ANDERSON, R.; TATHAM, R. **Análise multivariada de dados**. 6^o ed. Porto Alegre: Bookman, 2009.

HAN, Y.; WANG, W.; SUN, J.; et al. *Populus euphratica* XTH overexpression enhances salinity tolerance by the development of leaf succulence in transgenic tobacco plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 14, p. 4225–4238, 2013.

HAYATU, M.; MUKHTAR, F. Physiological responses of some drought resistant cowpea genotypes (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) to water stress. **Bayero Journal of Pure and Applied Sciences**, v. 3, n. 2, p. 69–75, 2010.

HONNAY, O.; JACQUEMYN, H.; BOSSUYT, B.; HERMY, M. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. **New Phytologist**, v. 166, n. 3, p. 723–736, 2005.

HOUGHTON, R. A. Aboveground forest biomass and the global carbon balance. **Global Change Biology**, v. 11, n. 6, p. 945–958, 2005.

IKAWA, H.; NAKAI, T.; BUSEY, R. C.; et al. Understory CO₂, sensible heat, and latent heat fluxes in a black spruce forest in interior Alaska. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 214–215, p. 80–90, 2015.

JAGODZIŃSKI, A. M.; DYDERSKI, M. K.; RAWLIK, K.; KATNA, B. Seasonal variability of biomass, total leaf area and specific leaf area of forest understory herbs reflects their life strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 374, p. 71–81, 2016.

JAIMEZ, R. E.; RADA, F.; GARCÍA-NÚÑEZ, C.; AZÓCAR, A. Seasonal variations in leaf gas exchange of plantain cv. Hartón (*Musa AAB*) under different soil water conditions in a humid tropical region. **Scientia Horticulturae**, v. 104, n. 1, p. 79–89, 2005.

JELIHOVSCHI, E.; FARIA, J.; ALLAMAN, I. ScottKnott: The ScottKnott Clustering Algorithm. Disponível em: <<https://github.com/jcfaria/ScottKnott>>. Acesso em: 10/11/2019.

KALAJI, H. M.; SCHANSKER, G.; BRESTIC, M.; et al. **Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel**. 2017.

KARGAR, M.; SURESH, R.; LEGRAND, M.; et al. Reduction in water stress for tree saplings using hydrogels in soil. **Journal of Geoscience and Environment Protection**, v. 5, n. 1, p. 27–39, 2017.

KERBAUY, G. **Fisiologia vegetal**. 2^o ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2012.

KLEIN, V. A. **Física do solo**. Passo Fundo: Universidade de Passo Fundo, 2008.

KLUGE, M.; TING, I. **Crassulacean acid metabolism: Analysis of an ecological adaptation**. Berlin: Springer-Verlag, 1978.

KOUŘIL, R.; DEKKER, J. P.; BOEKEMA, E. J. Supramolecular organization of photosystem II in green plants. **Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics**, v. 1817, n. 1, p. 2–12, 2012.

KUNZ, J. H.; BERGONCI, J. I.; BERGAMASCHI, H.; et al. Interception and use of solar radiation by maize, as modifying soil tillage, row spacing and irrigation water availability. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 42, n. 11, p. 1511–1520, 2007.

LAGE-PINTO, F.; BERNINI, E.; OLIVEIRA, J. G.; NASCIMENTO, M. T.; VITÓRIA, A. P. Ecophysiology of two tropical species in an abandoned eucalyptus plantation: effect of plant litter removal and seasonality. **Biotemas**, v. 28, n. 2, p. 27, 2015.

LANGARO, A. C.; NOHATTO, M. A.; PERBONI, L. T.; TAROUÇO, C. P.; AGOSTINETTO, D. Alterações fisiológicas na cultura do tomateiro devido à deriva simulada de herbicidas. **Revista Brasileira de Herbicidas**, v. 13, n. 1, p. 40, 2014.

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

LOIOLA, M. I. B.; AGRA, M. D. F.; BARACHO, G. S.; QUEIROZ, R. T. Flora da Paraíba, Brasil: Erythroxylaceae Kunth. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 2, p. 473–487, 2007.

LOPES, M. **Ecofisiologia, nutrição e análise econômica da palma forrageira sob diferentes manejos no Semiárido Brasileiro**, 2016. Universidade Federal Rural de Pernambuco.

LORETO, F.; CENTRITTO, M.; CHARTZOULAKIS, K. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 4, p. 595–601, 2003.

MA, F.; BARRETT-LENNARD, E. G.; TIAN, C. Y. Changes in cell size and tissue hydration ('succulence') cause curvilinear growth responses to salinity and watering treatments in euhalophytes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 159, n. August 2018, p. 87–94, 2019.

MANSUR, A. **O papel das clareiras de deciduidade na dinâmica de comunidades arbóreas em florestas estacionais semidecíduas**, 2017. Universidade Estadual de Campinas.

MARENCO, R. A.; ANTEZANA-VERA, S. A.; GOUVÊA, P. R. S.; et al. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: Fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, v. 61, p. 786–799, 2014.

MARTINS, F.; BATALHA, M. Formas de vida, espectro biológico de Raunkiaer e fisionomia da vegetação. **Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso**. p.44–85, 2011. Viçosa: Editora UFV.

MAYO, S.; FEVEREIRO, V. **Mata do Pau-Ferro - A pilot study of the Brejo Forest**. London: Royal Botanic Gardens, 1982.

MELO, A. S.; SILVA JÚNIOR, C. D.; FERNANDES, P. D.; et al. Alterações das características fisiológicas da bananeira sob condições de fertirrigação. **Ciencia Rural**, v. 39, n. 3, p. 733–741, 2009.

MELO, A. S.; SUASSUNA, J. F.; FERNANDES, P. D.; et al. Crescimento vegetativo, resistência estomática, eficiência fotossintética e rendimento do fruto da melancia em diferentes níveis de água. **Acta Scientiarum - Agronomy**, v. 32, n. 1, p. 73–79, 2010.

MENDES, K. R. **Efeito da sazonalidade da precipitação no crescimento e trocas gasosas em espécies arbóreas numa floresta de terra-firme da Amazônia Central**, 2009. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

MENDES, K. R.; MARENCO, R. A.; MAGALHÃES, N. S. Crescimento e eficiência fotossintética de uso do nitrogênio e fósforo em espécies florestais da Amazônia na fase juvenil. **Revista Arvore**, v. 37, n. 4, p. 707–716, 2013.

MENDES, K.; MARENCO, R.; NASCIMENTO, H. Velocidade de carboxilação da Rubisco e transporte de elétrons em espécies arbóreas em resposta a fatores do ambiente na Amazônia Central. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 3, p. 947–959, 2017.

MENDES, M. M. S.; DE LACERDA, C. F.; CAVALCANTE, A. C. R.; FERNANDES, F. É. P.; OLIVEIRA, T. S. Desenvolvimento do milho sob influência de árvores de pau-branco em sistema agrossilvipastoril. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 48, n. 10, p. 1342–1350, 2013.

MORAES, I. S.; LIMA, A. M. M.; ADAMI, M.; ANDRADE, M. T. V. S. Canopy opening monitoring by hemispherical photographs with NDVI and LSMM, in forest concession area: Mamuru-Arapiuns/PA. **Revista Brasileira de Cartografia**, v. 68, n. 7, p. 1303–1315, 2016.

MOURA, A.; NOGUEIRA, R.; SILVA, J.; LIMA, T. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciencia Florestal**, v. 26, n. 2, p. 345–354, 2016.

MULLER-LANDAU, H. C.; VISSER, M. D. How do lianas and vines influence competitive differences and niche differences among tree species? Concepts and a case study in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 3, p. 1469–1481, 2019.

NASCIMENTO, J. **Crescimento e assimilação de carbono em plantas jovens de *Attalea funifera* Mart. submetidas ao sombreamento e ao estresse hídrico**, 2009. Universidade Estadual de Santa Cruz.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, v. 82, n. 2, p. 453–469, 2001.

NUNES, J. C.; CAVALCANTE, L. F.; PEREIRA, W. E.; et al. Gas exchange and productivity of yellow passion fruit irrigated with saline water and fertilized with potassium and biofertilizer. **Ciencia e Investigacion Agraria**, v. 44, n. 2, p. 168–183, 2017.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F.; FRIENDLY, M.; et al. vegan: Community Ecology Package. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>>. Acesso em: 11/11/2019.

PALARETI, G.; LEGNANI, C.; COSMI, B.; et al. Comparison between different D-Dimer cutoff values to assess the individual risk of recurrent venous thromboembolism: Analysis of results obtained in the DULCIS study. **International Journal of Laboratory Hematology**, v. 38, n. 1, p. 42–49, 2016.

PAN, Y.; BIRDSEY, R. A.; FANG, J.; et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 988–993, 2011.

PELOSO, A. F.; TATAGIBA, S. D.; DOS REIS, E. F.; PEZZOPANE, J. E. M.; MARAL, J. F. T. Limitações fotossintéticas em folhas de cafeeiro Arábica promovidas pelo déficit hídrico. **Coffee Science**, v. 12, n. 3, p. 389–399, 2017.

PERBONI, A. T.; MARTINAZZO, E. G.; SILVA, D. M.; BACARIN, M. A. Baixas temperaturas sobre a fluorescência da clorofila a em plantas de diferentes híbridos de canola. **Ciencia Rural**, v. 45, n. 2, p. 215–222, 2015.

PETTER, G.; WAGNER, K.; WANEK, W.; et al. Functional leaf traits of vascular epiphytes: Vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals. **Functional Ecology**, v. 30, n. 2, p. 188–198, 2016.

PILAU, F. G.; ANGELOCCI, L. R. Leaf area and solar radiation interception by orange tree top. **Bragantia**, v. 74, n. 4, p. 476–482, 2015.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565–588, 2009.

PRADO JÚNIOR, J.; SCHIAVINI, I.; VALE, V.; et al. Functional leaf traits of understory species: strategies to different disturbance severities. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 2, p. 339–346, 2015.

PROTÁSIO, T. P.; TONOLI, G. H. D.; GUIMARÃES, M.; et al. Correlações canônicas entre as características químicas e energéticas de resíduos lignocelulósicos. **Cerne**, v. 18, n. 3, p. 433–439, 2012.

REBELATTO, D.; LEAL, T. S.; MORAES, C. P. Phenology of two ipê species in urban area of Araras city, São Paulo, Brazil. **REVSBAU**, v. 8, n. 1, p. 1–16, 2011.

REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.

REIS, F.; CAMPOSTRINI, E. Microaspersão de água sobre a copa: um estudo relacionado às trocas gasosas e à eficiência fotoquímica em plantas de mamoeiro. **Revista Brasileira de Agrociência**, v. 17, n. 3, p. 284–295, 2011.

RIBEIRO, J. E. S.; BARBOSA, A. J. S.; LOPES, S. F.; PEREIRA, W. E.; ALBUQUERQUE, M. B. Seasonal variation in gas exchange by plants of *Erythroxylum simonis* plowman. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 2, p. 287–296, 2018.

RIBEIRO, J. E. S.; LEITE, A. P.; NÓBREGA, J. S.; et al. Temperatures and substrates for germination and vigor of *Erythroxylum pauferrense* Plowman seeds. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 41, n. 1, p. 1–7, 2019.

RODY, Y. P.; RIBEIRO, A.; PEZZOPANE, J. E. M.; et al. Estimates of the leaf area index (LAI) using LAI-2000 and hemispherical photos in Eucalyptus plantations. **Ciência Florestal**, v. 24, n. 4, p. 923–932, 2014.

ROSADO, B. H. P.; MATTOS, E. A. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 741–752, 2007.

ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v. 20, n. 2, p. 207–216, 2006.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; EUZÉBIO, V. L. M.; KODAMA, F. M.; KISSMANN, C. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, n. 4, p. 655–662, 2011.

SHARMA, A.; JOSE, S.; BOHN, K. K.; ANDREU, M. G. Effects of reproduction methods and overstory species composition on understory light availability in longleaf pine-slash pine ecosystems. **Forest Ecology and Management**, v. 284, p. 23–33, 2012.

SHARMA, A.; BOHN, K. K.; MCKEITHEN, J.; SINGH, A. Effects of conversion harvests on light regimes in a southern pine ecosystem in transition from intensively managed plantations to uneven-aged stands. **Forest Ecology and Management**, v. 432, n. September 2018, p. 140–149, 2019.

SILVA, M. C.; QUEIROZ, J. E. R.; ARAÚJO, K. D.; PAZERA-JÚNIOR, E. Rascunhos ambientais da Reserva Ecológica Estadual da Mata do Pau-Ferro, Areia - PB. **Geografia**, v. 15, n. 1, p. 51–63, 2006.

SILVA, L. A.; BRITO, M. E. B.; SÁ, F. V. S.; et al. Mecanismos fisiológicos em híbridos de citros sob estresse salino em cultivo hidropônico. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 18, n. suppl, p. 1–7, 2014.

SILVA, F. G.; DUTRA, W. F.; DUTRA, A. F.; et al. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of eggplant grown under different irrigation depths. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 19, n. 10, p. 946–952, 2015.

SLAVIK, B. **Methods of studying plant water relations**. Berlin: Springer-Verlag, 1974.

SMITH, W. K.; FOX, A. M.; MACBEAN, N.; MOORE, D. J. P.; PARAZOO, N. C. Constraining estimates of terrestrial carbon uptake: new opportunities using long-term satellite observations and data assimilation. **New Phytologist**, v. 225, n. 1, p. 105–112, 2020.

SOUZA, R. R.; CAVALCANTE, M. Z. B.; SILVA, E. M.; et al. Alterações morfofisiológicas e crescimento de helicônias em função de diferentes ambientes de sombreamento. **Comunicata Scientiae**, v. 7, n. 2, p. 214–222, 2016.

SOUZA, J. T. A.; RIBEIRO, J. E. S.; RAMOS, J.; et al. Rendimento quântico e eficiência de uso da água de genótipos de palma forrageira no Semiárido brasileiro. **Archivos De Zootecnia**, v. 54, n. 262, p. 283–288, 2019.

SUASSUNA, J. F.; MELO, A. S.; COSTA, F. S.; et al. Eficiência fotoquímica e produtividade de frutos de meloeiro cultivado sob diferentes lâminas de irrigação. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 32, n. 4, p. 1251–1262, 2011.

SUGANUMA, M. S.; TOREZAN, J. M. D.; CAVALHEIRO, A. L.; VANZELA, A. L. L.; BENATO, T. Comparando metodologias para avaliar a cobertura do dossel e a luminosidade no sub-bosque de um reflorestamento e uma floresta madura. **Revista Arvore**, v. 32, n. 2, p. 377–385, 2008.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6º ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TATAGIBA, S. D.; NEVES, F. W.; BITTI, A. L. F. E.; RODRIGUES, F. A. Changes in gas exchange and antioxidant metabolism on rice leaves infected by *Monographella albescens*. **Tropical Plant Pathology**, v. 41, n. 1, p. 33–41, 2016.

TERAMOTO, M.; LIANG, N.; ZENG, J.; SAIGUSA, N.; TAKAHASHI, Y. Long-term chamber measurements reveal strong impacts of soil temperature on seasonal and inter-annual variation in understory CO₂ fluxes in a Japanese larch (*Larix kaempferi* Sarg.) forest. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 247, n. 3, p. 194–206, 2017.

TYMEN, B.; VINCENT, G.; COURTOIS, E. A.; et al. Quantifying micro-environmental variation in tropical rainforest understory at landscape scale by combining airborne LiDAR scanning and a sensor network. **Annals of Forest Science**, v. 74, n. 2, p. 1–13, 2017.

VIEIRA, G. H. S.; MANTOVANI, E. C.; SEDIYAMA, G. C.; DELAZARI, F. T. Indicadores morfo-fisiológicos do estresse hídrico para a cultura da cana-de-açúcar em função de lâminas de irrigação. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 3, p. 65–75, 2014.

VILLAR, R.; MERINO, J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. **New Phytologist**, v. 151, n. 1, p. 213–226, 2001.

VOLAIRE, F. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. **Global Change Biology**, v. 24, p. 2929–2938, 2018.

WHITFORD, K. R.; COLQUHOUN, I. J.; LANG, A. R. G.; HARPER, B. M. Measuring leaf area index in a sparse eucalypt forest: a comparison of estimates from direct measurement, hemispherical photography, sunlight transmittance and allometric regression. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 74, n. 3–4, p. 237–249, 1995.

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, n. 4, p. 486–493, 1991.

ZHANG, Y. J.; SACK, L.; CAO, K. F.; WEI, X. M.; LI, N. Speed versus endurance tradeoff in plants: Leaves with higher photosynthetic rates show stronger seasonal declines. **Scientific Reports**, v. 7, n. August 2016, p. 1–9, 2017.

ZHANG, G.; ZHAO, W.; ZHOU, H.; YANG, Q.; WANG, X. Extreme drought stress shifts net facilitation to neutral interactions between shrubs and sub-canopy plants in an arid desert. **Oikos**, v. 127, n. 3, p. 381–391, 2018.

ZHAO, K.; LI, F.; ZHANG, F. Salt tolerance mechanism of different halophytes. **Halophytes in China**. p.27–73, 2013. Beijing: Science Press.

ARTIGO II

ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS DE MUDAS DE *Erythroxylum paufferense* Plowman SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO

RESUMO

O desenvolvimento de espécies florestais é influenciado diretamente pela irradiância, podendo ocasionar modificações nos atributos relacionados ao crescimento e fisiologia das plantas. Objetivou-se com esta pesquisa avaliar aspectos morfofisiológicos de mudas de *E. paufferense* submetidas a diferentes níveis de sombreamento. O experimento foi conduzido em casa de vegetação em delineamento inteiramente casualizado, com cinco tratamentos (0%, 30%, 50%, 70% e 90% de sombreamento) e oito repetições. Avaliaram-se características de crescimento, atributos morfofuncionais, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila. Os dados foram submetidos à análise de variância e de regressão polinomial. Em relação aos demais tratamentos, as plantas submetidas aos sombreamentos entre 30% e 50% apresentaram maior altura de plantas, diâmetro do caule, taxa de crescimento absoluto da altura, massa seca de folhas, massa seca de caules, massa seca total, índice de qualidade de Dickson, área foliar e índice de área foliar, bem como, assimilação líquida de CO₂, condutância estomática, transpiração, eficiência instantânea do uso da água, clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total. Os resultados evidenciaram que o sombreamento entre os níveis de 30% e 50% é o mais recomendado para produção de mudas de *E. paufferense*.

Palavras-chave: Guarda-orvalho. Irradiância. Estresse abiótico. Fotossíntese. Erythroxylaceae

ABSTRACT

The development of forest species is directly influenced by irradiance, which can cause changes in the attributes related to plant growth and physiology. The objective of this research was to evaluate morphophysiological aspects of *E. paufferense* seedlings submitted to different levels of shading. The experiment was carried out in a greenhouse in a completely randomized design, with five treatments (0%, 30%, 50%, 70% and 90% shading) and eight replications. Growth characteristics, morphofunctional attributes, gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence and chlorophyll indices were evaluated. The data were subjected to analysis of variance and polynomial regression. In relation to the other treatments, the plants subjected to shading between 30% and 50% showed higher plant height, stem diameter, absolute height growth rate, leaf dry mass, stem dry mass, total dry mass, index of Dickson quality, leaf area and leaf area index, as well as net CO₂ assimilation, stomatal conductance, transpiration, instant water use efficiency, chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total chlorophyll. The results showed that the shading between the levels of 30% and 50% is the most recommended for the production of *E. paufferense* seedlings.

Keywords: Guarda-orvalho. Irradiance. Abiotic stress. Photosynthesis. Erythroxylaceae.

3.1 INTRODUÇÃO

Conhecida popularmente como guarda-orvalho, *Erythroxylum pauferrense* Plowman é uma espécie de arbusto ou árvoreta de sub-bosque, pertencente à família Erythroxylaceae, com altura variando de 1,5 a 4,0 m (LOIOLA et al., 2007). Endêmica da região Nordeste do Brasil, sua distribuição é restrita apenas ao estado da Paraíba, no município de Areia, de onde procede o espécime tipo (LOIOLA et al., 2007). Encontra-se na Lista Vermelha da Flora do Brasil na categoria “EN” listada como “em perigo de extinção” (CNCFLORA, 2019). Esse fato acontece em função da redução do seu habitat ocasionada pelo desmatamento, atingindo pequenas subpopulações existentes, de forma a acarretar um declínio contínuo no número de indivíduos adultos, tornando-a uma espécie rara. Essa espécie ocorre no interior de fragmentos isolados de matas úmidas, conhecidas como “Brejos de Altitude”, localizadas em remanescentes florestais da Mata Atlântica (LOIOLA et al., 2007). Possui grande importância ecológica, principalmente na conservação dos recursos genéticos das regiões e na alimentação da fauna local, por meio do consumo do fruto, atuando de forma favorável na dispersão de sementes em áreas perturbadas, como os Brejos de Altitude (RIBEIRO et al., 2019).

As espécies florestais de sub-bosque são influenciadas por diversos fatores abióticos, como a luminosidade, temperatura e disponibilidade hídrica. Desvios inadequados e oscilações de um desses fatores podem prejudicar o desenvolvimento das plantas, reduzindo seu vigor e limitando seu crescimento (SANTOS et al., 2014). Dentre estes, a luminosidade é um dos principais fatores que interferem no desenvolvimento das plantas e nos mais variados processos fisiológicos e morfológicos, tendo importância fundamental na regulação da produção primária, de forma a contribuir efetivamente para o crescimento vegetal, proporcionando alterações na altura de plantas, área foliar, estrutura dos cloroplastos e na quantidade de clorofila *a*, *b* e total (LIMA et al., 2010; FELSEMBURGH et al., 2016; SOUSA et al., 2016; COSTA et al., 2018). Além disso, as alterações nos níveis de irradiância promovem efeitos diretos sobre a fotossíntese, influenciando na eficiência da absorção e transferência de energia no aparato fotossintético (SOUZA et al., 2011), bem como alterações nas trocas gasosas, a exemplo da assimilação líquida de CO₂, transpiração e abertura estomática (SESMA et al., 2009; SOUSA et al., 2016; FIGUEIREDO et al., 2019; RIBEIRO et al., 2020).

A disponibilidade de luz não está associada apenas ao fornecimento de energia para o processo fotossintético, mas também em promover sinais responsáveis por regular o desenvolvimento através de receptores de luz sensíveis às intensidades, qualidade espectral e

estado de polarização (ALBUQUERQUE et al., 2015). Para Lima et al. (2008), uma ótima adaptação de uma espécie em diferentes condições de luz está associada a maior eficácia e rapidez com que os padrões da produção de biomassa e desenvolvimento fisiológico são ajustados. Segundo Scalon et al. (2003), espécies florestais apresentam diferentes comportamentos em respostas às intensidades luminosas. Outros pesquisadores, confirmaram tais efeitos entre os níveis de luminosidade no desenvolvimento de espécies florestais, a exemplo de *Azadirachta indica* A. Juss (AZEVEDO et al., 2015), *Bertholletia excelsa* Blonp. (ALBUQUERQUE et al., 2015), *Curatella americana* L. (DALMOLIN et al., 2015), *Copaifera langsdorffii* Desf. (DUTRA et al., 2015), *Calophyllum brasiliense* Cambess. (NERY et al., 2016), *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f ex S. Moore) (PINTO et al., 2016), *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose. e *Handroanthus ochraceus* (Vahl) S.O. Grose. (SABINO et al., 2016), *Hymenaea courbaril* var. *Stilbocarpa* (PAGLIARINI et al., 2017), *Butia capitata* (Mart.) Becc. (COSTA et al., 2018), *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. (FERNANDES et al., 2018), *Tachigali vulgaris* L.G. Silva e H.C. Lima (SOUZA et al., 2019) e *Ceiba glaziovii* (Kuntze) K. Schum. (RIBEIRO et al., 2020)

Diante da importância de *E. paufferrense* e a ausência de referências na literatura, são necessários estudos que busquem avaliar a adaptação, desenvolvimento e propagação da espécie em diferentes condições ambientais, de forma a otimizar técnicas de manejo para a produção de mudas, bem como inferir sobre a tolerância da espécie a diferentes regimes de luz, podendo explicar a dinâmica da espécie no sub-bosque. Dessa forma, o objetivo do presente estudo foi avaliar aspectos morfofisiológicos em plantas jovens de *E. paufferrense* submetidas a diferentes níveis de sombreamento.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido de maio a dezembro de 2018 em casa de vegetação pertencente ao Laboratório de Ecologia Vegetal, do Departamento de Fitotecnia e Ciências Ambientais, do Centro de Ciências Agrárias, da Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, Paraíba, Brasil. Durante a condução do experimento a temperatura média e umidade relativa do ar foram de 28,3 °C e 54,5%, respectivamente. As medições foram realizadas por meio de um termo-higrômetro digital portátil (Minipa, modelo MT-241A).

As sementes de *E. paufferrense* foram coletadas em matrizes localizadas no Parque Ecológico Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. Antes

da sementeira, retirou-se a polpa dos frutos e as sementes foram colocadas em água corrente por cinco minutos. Para a sementeira utilizaram-se vasos plásticos com capacidade para 5 dm³, e substrato composto por solo coletado (20 cm de profundidade) no local de origem das plantas e vermiculita (3:1), com os atributos químicos apresentados na Tabela 1.

Tabela 1 - Atributos químicos do substrato utilizado no experimento.

	P	K ⁺	Na ⁺	H ⁺ + Al ⁺³	Al ⁺³	Ca ⁺²	Mg ⁺²	SB	CTC	V	M.O.
pH (H ₂ O)	mg dm ⁻³		cmol _c dm ⁻³							%	g kg ⁻¹
5,2	33,0	32,31	0,10	8,09	0,40	2,00	1,50	3,68	11,77	31,26	34,97

SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca de cátions; V: saturação por bases; M.O.: matéria orgânica.

Foram colocadas cinco sementes por vaso e realizou-se o desbaste aos 30 dias após a emergência (DAE) selecionando os indivíduos uniformes, com média de 5 cm de altura. Em seguida as plantas foram transferidas para os níveis de sombreamento (tratamentos), sendo iniciadas as avaliações aos 60 dias após a emergência (DAE). Os níveis de sombreamento, foram determinados a partir de um luxímetro digital (Minipa, modelo MLM-1011), calculando-se a irradiância no interior das telas sombreadas em comparação proporcional a condição a pleno sol (0% de sombra) (FIGUEIREDO et al., 2019). Durante o período experimental a irrigação das plantas ocorreu diariamente por meio do método gravimétrico direto, com a pesagem e rodízio dos vasos, mantendo-se a capacidade de vaso em 80%, de acordo com Souza et al. (2000).

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com cinco tratamentos (0%, 30%, 50%, 70% e 90% de sombreamento) e oito repetições (uma planta por repetição).

Para as análises de crescimento, avaliou-se a altura de plantas (cm), diâmetro do caule (mm) e número de folhas aos 60, 90, 120, 150, 180 e 210 dias após a emergência (DAE). Para a determinação das taxas de crescimento absoluto e relativo para a altura de plantas (Eq. 1 e 2) e diâmetro do caule (Eq. 3 e 4), utilizou-se a metodologia proposta por Benincasa (2003):

$$TCAAP = \frac{(AP2 - AP1)}{(t2 - t1)} \quad \text{Eq. (1)}$$

$$TCRAP = \frac{(\ln AP2 - \ln AP1)}{(t2 - t1)} \quad \text{Eq. (2)}$$

Em que: TCAAP = taxa de crescimento absoluto da altura de plantas (cm dia⁻¹), AP1 = altura de plantas (cm) no tempo t1, AP2 = altura de plantas (cm) no tempo t2, TCRAP = Taxa de crescimento relativo da altura de plantas (cm cm⁻¹ dia⁻¹), ln = logaritmo natural.

$$TCADC = \frac{(DC2-DC1)}{(t2-t1)} \quad \text{Eq. (3)}$$

$$TCRDC = \frac{(\ln DC2 - \ln DC1)}{(t2-t1)} \quad \text{Eq. (4)}$$

Em que: TCRDC = taxa de crescimento absoluto do diâmetro do caule (mm dia⁻¹), DC1 = diâmetro do caule (mm) no tempo t1, DC2 = diâmetro do caule (mm) no tempo t2, TCRDC = Taxa de crescimento relativo do diâmetro do caule (mm mm⁻¹ dia⁻¹), ln = logaritmo natural.

Aos 210 dias após a emergência (final do experimento), as plantas foram colhidas e divididas em folhas, caules e raízes. As raízes foram lavadas em água corrente para limpeza e remoção dos resíduos e assim, determinou-se o comprimento da raiz principal (CRP) (cm), com régua milimetrada. O volume do sistema radicular (VSR) foi determinado a partir do deslocamento da coluna de água em proveta graduada, inserindo as raízes após a lavagem, em um determinado volume de água (50 mL). A partir da diferença, obteve-se a resposta direta do volume do sistema radicular, por meio da equivalência de unidades (1 mL = 1 cm³), conforme a metodologia proposta por Basso (1999).

As folhas, caules e raízes foram armazenados em papel Kraft e colocados em estufa com circulação a 65 °C durante um período de 72 horas. Posteriormente, foi medido a massa seca das folhas (MSF), caules (MSC), raízes (MSR) e massa seca total (MST), sendo os resultados expressos em g por planta.

Calculou-se a relação entre a massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR). Além disso, o índice de qualidade de Dickson (IQD) foi determinado em função da massa seca total (MST), relação da massa seca da parte aérea com a massa seca de raízes (MSPA/MSR) e a relação da altura de plantas com o diâmetro do caule (AP/DC), empregando-se a equação de acordo com Dickson et al. (1960):

$$IQD = [MST/((MSPA/MSR) + (AP/DC))] \quad \text{Eq. (5)}$$

Para mensuração da área foliar (cm²), coletaram-se as folhas de cada planta e em seguida foram digitalizadas em scanner de mesa (Canon modelo P-215II), sendo as imagens processadas e analisadas pelo Software *ImageJ*®, determinando a área foliar. A partir dos dados de área foliar calculou-se a área foliar específica (cm² g⁻¹), razão de área foliar (cm² g⁻¹) e peso específico de folha (g cm⁻²), de acordo com Benincasa (2003).

Para análise dos atributos morfofuncionais das folhas, coletou-se 10 discos foliares por indivíduo com diâmetro de 1 cm². Os discos foram hidratados com água destilada, em placas de Petri fechadas, durante um período de 24 horas, atingindo a máxima saturação hídrica (turgidez dos tecidos) (ROSADO; MATTOS, 2007). Após o período de hidratação, mediu-se

a espessura da lâmina foliar (ESP) (mm) por meio de um paquímetro digital ($\pm 0,01$ mm), e a massa túrgida com o auxílio de uma balança digital (0,0001g) (ROSADO; MATTOS, 2007). Os discos túrgidos foram armazenados em papel Kraft e colocados para secagem em estufa com circulação forçada de ar a 65 °C por 72 horas, para determinação da massa seca. Com os resultados, foram calculados a massa de folha por unidade de área (MFA) (g m^{-2}) que é a razão entre a massa seca e a área do disco (POORTER et al., 2009) e a suculência (SUC) (g m^{-2}) que é calculada a partir da diferença entre a massa túrgida e massa seca dividida pela área do disco (KLUGE; TING, 1978). A densidade (DEN) (mg mm^{-3}) foi calculada utilizando a fórmula: $\text{DEN} = \text{MFA} / \text{ESP}$ (WITKOWSKI; LAMONT, 1991).

Para as análises de trocas gasosas, mensurou-se aos 210 DAE, a assimilação líquida de CO_2 (A) ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (gs) ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração (E) ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 (Ci) ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) e temperatura foliar (°C). Posteriormente, a partir desses dados calculou-se a eficiência instantânea do uso da água (EUA: A/E) [$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})/(\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1})$], eficiência intrínseca do uso da água (EiUA: A/gs) [$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})/(\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$] e eficiência instantânea de carboxilação (EiC: A/Ci) [$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})/(\mu\text{mol mol}^{-1})$] (MACHADO et al., 2005; BRITO et al., 2012). Utilizou-se uma câmara foliar (6 cm^2) acoplada de um sensor de irradiância natural, com valores de umidade do ar entre 50-60%, fluxo de ar de 300 $\mu\text{mol s}^{-1}$ e CO_2 atmosférico de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. As análises foram feitas em folhas não destacadas, saudáveis e completamente expandidas no terço médio das plantas em dia com condições totais de luminosidade solar (nebulosidade zero) entre as 11:00 e 12:00 horas. As medições foram realizadas por meio de um analisador portátil de gás carbônico por infravermelho (IRGA) (Licor, modelo LI-6400XT).

Para a fluorescência da clorofila *a*, foram avaliados a fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável ($F_m - F_0$), rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) e a razão F_v/F_0 aos 210 DAE. Para realização das medições utilizou-se folhas saudáveis no terço médio das plantas, sendo adaptadas ao escuro por meio de cliques foliares durante um período de 30 minutos. Para realização das análises utilizou-se um fluorímetro modulado portátil (Sciences Inc.- modelo OS-30p, Hudson, USA).

Para a quantificação do índice de clorofila *a*, *b*, total e razão *a/b* aos 210 DAE, utilizou-se um clorofilômetro portátil (ClorfiLOG[®], modelo CFL 1030), em quatro folhas do terço médio das plantas, obtendo-se uma média, sendo os resultados expressos em ICF (Índice de Clorofila Falker[®]).

Os dados foram submetidos a análise de variância e nos casos de significância realizou-se uma análise de regressão polinomial. Para realização das análises estatísticas foi utilizando o *SAS University* (CODY, 2015).

3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os níveis de sombreamento influenciaram significativamente a altura de plantas, diâmetro do caule, número de folhas e a taxa de crescimento absoluto da altura de plantas, apresentando respostas quadráticas em função da época de avaliação (Figura 1). Aos 150 dias após a emergência (DAE) a altura de plantas, diâmetro do caule e número de folhas apresentaram diferenças, com os maiores valores observados nos níveis sombreados, se mantendo nas seguintes épocas até o fim do experimento (210 DAE), com os maiores valores registrados no sombreamento de 30% (Figura 1).

Como observado no presente estudo, pode-se constatar que existe uma tendência vertical no crescimento de plantas sob diferentes condições de sombreamentos (KISSMANN et al., 2013; NERY et al., 2016; PINTO et al., 2016), em que a luminosidade intermediária (30% e 50 % de sombreamento) proporcionou maior altura de plantas, diâmetro do caule e número de folhas (Figura 1A, 1B e 1C). As plantas que apresentaram maior crescimento da parte aérea (altura e diâmetro do caule) também registraram o maior número de folhas por planta, corroborando com Henrique et al. (2011) e Albuquerque et al. (2015). Estes autores afirmaram que plantas com maior crescimento da parte aérea proporcionam melhorias na captação da radiação fotossinteticamente ativa, de forma a influenciar diretamente no vigor dos indivíduos.

Corroborando com os resultados do presente estudo, Almeida et al. (2005) constataram que o sombreamento de 30% aumentou à altura de plantas de *Jacaranda puberula* Cham.. Dutra et al. (2015) avaliando mudas de *Trema micranta* (L.) Blume. constataram maior diâmetro do caule nos níveis intermediários de sombreamento (30% e 50%); e o maior número de folhas em condições intermediárias de sombra (30% e 50%) também foram registradas em outras espécies florestais, como *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) K.Schum. (SILVA et al., 2007), *Simarouba amara* Aubl. (AZEVEDO et al., 2010) e *Copaifera langsdorffii* Desf. (REIS et al., 2016).

Em relação as taxas de crescimento, houve efeito significativo apenas na taxa de crescimento absoluto da altura de plantas (TCAAP) (cm dia^{-1}) em função do período de avaliação (Figura 1D). Esse comportamento observado corrobora com os resultados obtidos

para altura de plantas, com aumentos significativos no nível de 30% de sombreamento, indicando que a TCAAP tende a aumentar na medida em que a planta cresce. Segundo Benincasa (2003) a taxa de crescimento absoluto é um índice de grande importância utilizado para se ter ideia da velocidade de crescimento da planta ao longo do período experimental.

Dantas et al. (2009) verificaram que os níveis de sombreamento influenciaram na taxa de crescimento absoluto em mudas de *Caesalpinia pyramidalis* Tul, em que as plantas submetidas as condições de maior luminosidade apresentaram crescimento lento possivelmente em razão das baixas taxas metabólicas. Pinto et al. (2016) avaliando sombreamentos em mudas de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. também não encontraram efeito significativo na taxa de crescimento relativo para altura e diâmetro do caule.

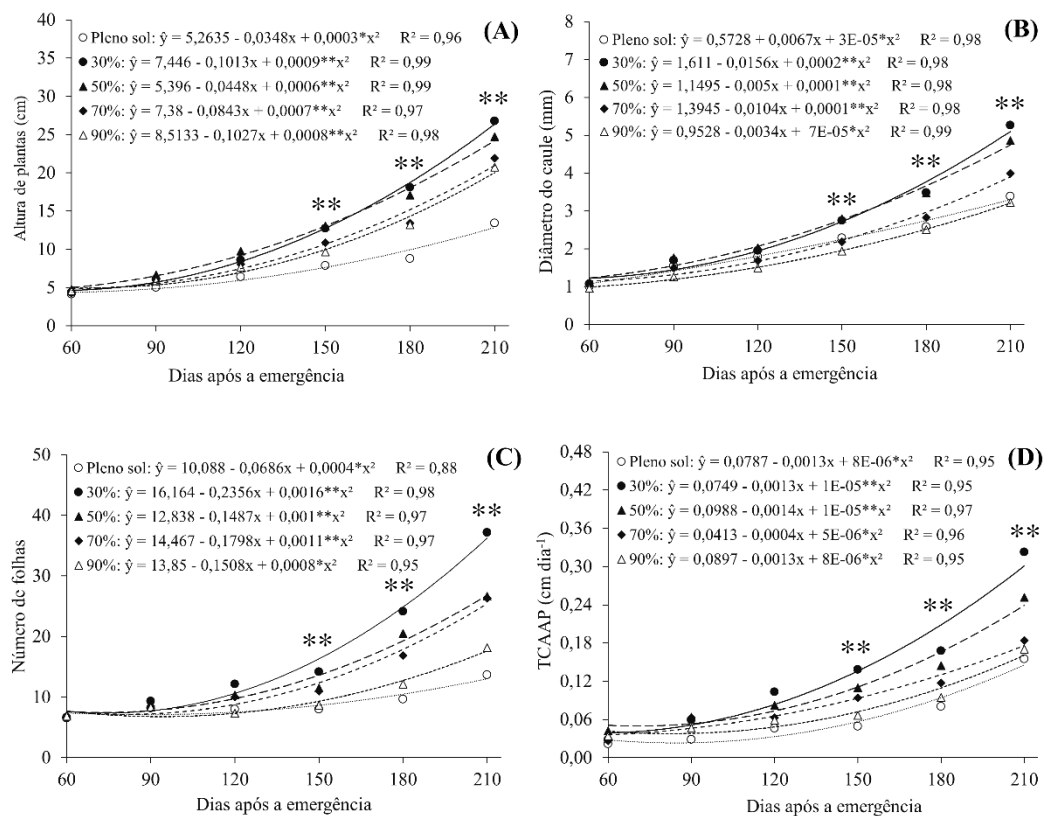


Figura 1 - Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C) e taxa de crescimento absoluto da altura (D) em plantas de *E. paufferrense* em função do tempo de avaliação nos níveis de sombreamento. ** Significância a 1% pelo teste F.

As plantas apresentaram respostas significativas aos níveis de sombreamento em relação a massa seca das folhas (MSF), caules (MSC), raízes (MSR) e total (MST) (Figura 2). A máxima produtividade de MSF e MSC ocorreu em 38% e 41% de sombreamento e a MSR nas condições de 40%. A MST apresentou tendência semelhante, com os maiores valores registrados no nível de 44% de sombreamento. Neste experimento, as mudas de *E. paufferrense* submetidas a ambientes semelhantes a clareiras (sem extremidade de luz e sombra), possuem características que indicam o sucesso do plantio nessas condições ambientais de luz intermediária. Os tratamentos a pleno sol (0%) e 90% de sombreamento apresentaram os mínimos valores de produção da matéria seca para todas as variáveis observadas. Este fato mostra que a mínima e máxima quantidade de luz testada (0% e 90%) podem afetar negativamente na produção de fotoassimilados pelas plantas, causando menor desempenho do aparato fotossintético (REIS et al., 2015). A alta irradiância ao longo de um certo tempo pode prejudicar as plantas, de forma a ocasionar maior absorção de fótons e menor assimilação, podendo assim ocasionar a fotoinibição ou morte da planta (LARCHER, 2006; TAIZ et al., 2017). Por outro lado, a baixa irradiância proporciona quantidades inadequadas de energia para as plantas, limitando também o desempenho fotossintético durante a fase fotoquímica (TAIZ et al., 2017).

A maior produção de matéria seca das plantas nos níveis intermediários de luminosidade, foi registrada em outras espécies, como *Hymenaea parvifolia* Huber. (SILVA-SILVA et al., 2007), *Handroanthus heptaphylla* (Vell.) Tol. (SIEBENEICHLER et al., 2008) e *Aniba parviflora* Meisn. (FELSEMBURGH et al., 2016).

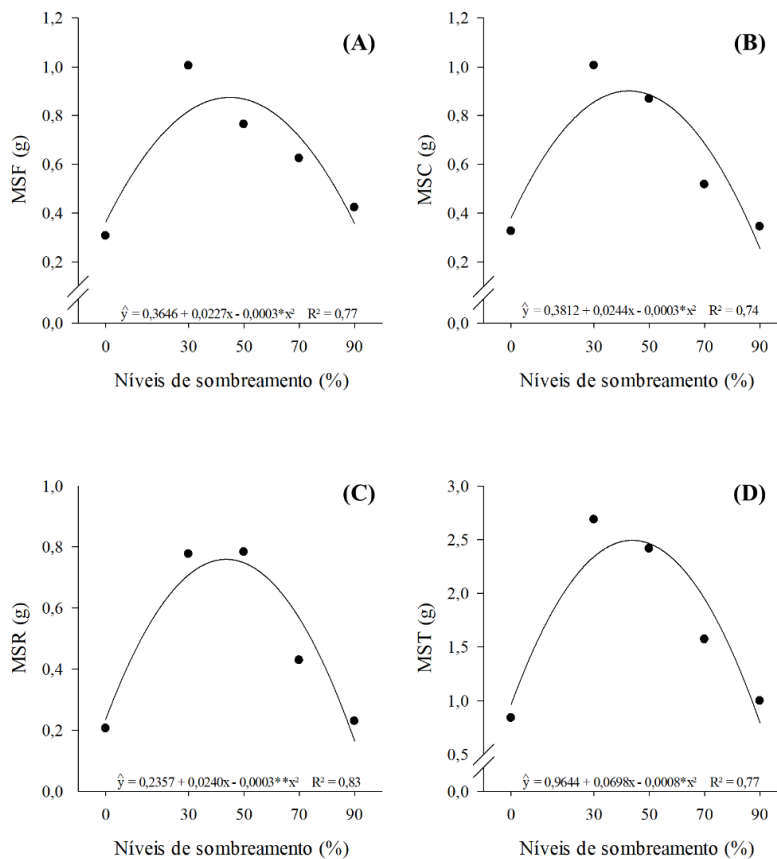


Figura 2 - Massa seca de folhas (MSF) (A), caules (MSC) (B), raízes (MSR) (C) e total (MST) (D) em plantas de *E. paufferrense* em função dos níveis de sombreamento.

Houve efeito significativo para o comprimento da raiz principal e volume do sistema radicular apresentando comportamento linear decrescente, e para relação massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR) e índice de qualidade de Dickson (IQD) em relação os diferentes níveis de sombreamentos (Figura 3A, 3B, 3C e 3D). Em relação ao comprimento da raiz principal, houve incremento de 39% entre o menor e maior valor registrado, sendo os valores superiores observados nas condições a pleno sol (0% de sombreamento) (Figura 3A). Seguindo a mesma tendência, o volume do sistema radicular apresentou maiores valores (5,3 cm³) nas condições de máxima luminosidade (pleno sol) e os menores valores (1,3 cm³) foram observados no maior sombreamento (90%) (Figura 3B).

Analisando em conjunto o comprimento da raiz primária e volume do sistema radicular, constatou-se que as plantas de *E. paufferrense* nas condições experimentais com a máxima luminosidade (0% de sombreamento) priorizaram uma maior expansão do volume de solo a ser explorado pela raiz (profundidade e volume) em detrimento do crescimento da parte aérea. Esse comportamento das raízes pode estar relacionado ao fato de que as plantas perdem

mais água por evapotranspiração quando submetidas as maiores condições luminosas (pleno sol), o que ocasiona uma menor disponibilidade hídrica para as raízes, induzindo como resposta da planta uma maior translocação de fotoassimilados para o sistema radicular, de forma a atuar diretamente no crescimento das raízes e conseqüentemente na absorção de água nas camadas mais densas do solo (KERBAUY, 2012; MOTA et al., 2013; CASTRO et al., 2014; TAIZ et al., 2017). Comportamento diverso foi verificado por Lenhard et al. (2013) quando avaliando o crescimento das raízes de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. não encontraram diferenças significativas para esta variável entre os níveis de sombreamento testados.

A relação entre massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR) apresentou comportamento crescente até o nível de 50% de sombreamento, com uma redução de 21% até o nível de 90% (Figura 3C). Essa diferença nos diferentes níveis de sombreamentos entre a massa seca da parte aérea/raiz, mostra que as plantas de *E. pauferrense* apresentam diferentes padrões de distribuição entre essas variáveis, dependendo diretamente dos níveis de sombreamentos aplicados (VALADÃO et al., 2014).

Avaliando a qualidade das mudas de *E. pauferrense*, observou-se a partir do índice de qualidade de Dickson (IQD), que o nível de sombreamento a 49% apresentou o melhor resultado, o que pode estar relacionado ao fato dessas condições serem semelhantes às encontradas no ambiente natural da espécie, sendo a mais adequada para esse padrão de crescimento (VALADÃO et al., 2014). No presente estudo, os valores do IQD variaram entre o maior e menor nível de sombreamento, sendo os tratamentos de 0%, 70% e 90% não recomendados para a produção de mudas de *E. pauferrense*, visto que apresentaram valores inferiores a 0,20, sendo o valor mínimo recomendado para determinar mudas de boa qualidade (HUNT, 1990).

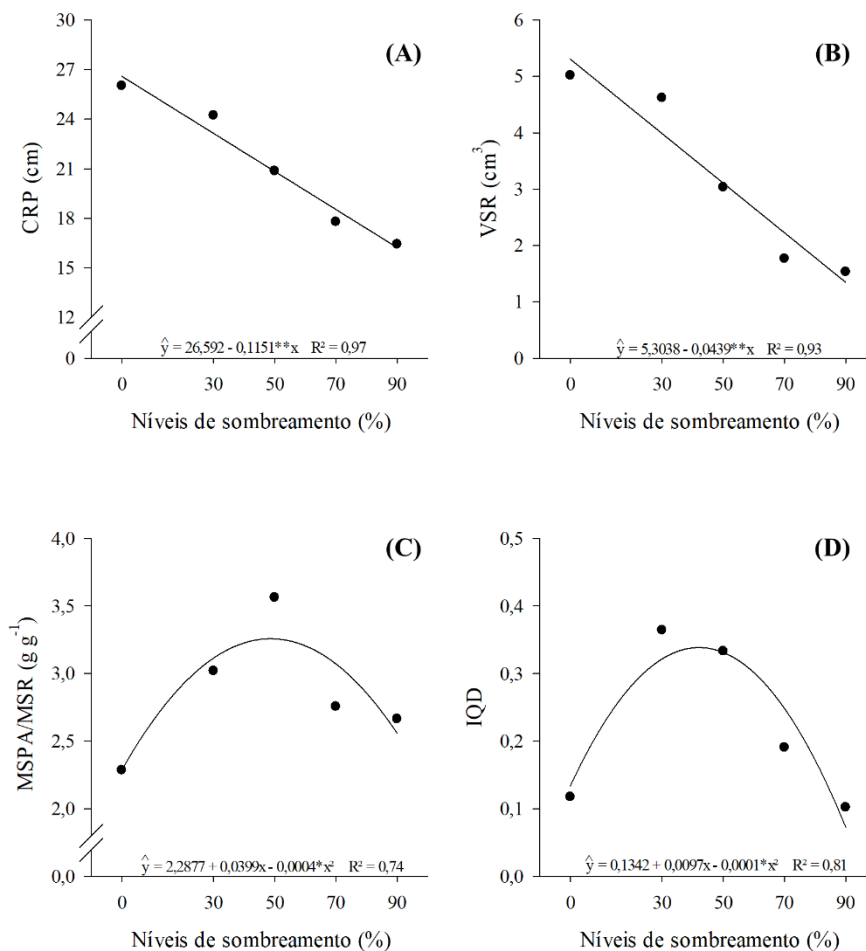


Figura 3 - Comprimento da raiz principal (A), volume do sistema radicular (B), relação massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR) (C) e índice de qualidade de Dickson (IQD) (D) em plantas de *E. pauferrense* em função dos níveis de sombreamento.

Com relação a área foliar (AF) as plantas apresentaram diferentes respostas em função dos níveis de sombreamento, em que o nível de 49% proporcionou os maiores valores para este parâmetro, com incremento de 60,4% (Figura 4A). Esse aumento da área foliar em ambientes sombreados pode estar associado a um mecanismo de aclimatação das plantas, permitindo um maior investimento da sua biomassa no crescimento das folhas, de forma a induzir modificações morfofisiológicas em baixos níveis de radiação, proporcionando maior eficiência no processo fotossintético (LACERDA et al., 2010; LENHARD et al., 2013; PACHECO et al., 2013; ALMEIDA et al., 2015). Resultados semelhantes foram encontrados por Azevedo et al. (2010) e Felseburgh et al. (2016) em mudas de *Simarouba amara* e *Aniba parviflora*, em que os maiores valores foram registrados em níveis intermediários de luminosidade.

Para a área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e peso específico de folhas (PEF) não houve diferenças significativas entre os níveis de sombreamentos, cujos valores médios foram $251,44 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, $94,66 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ e $0,0041 \text{ g cm}^{-2}$, respectivamente.

A massa de folha por unidade de área (MFA) (g m^{-2}) e a espessura da lâmina foliar (mm) reduziram com o aumento dos níveis de sombreamento (Figura 4B e 4C). As plantas expostas ao sol (0% de sombreamento) apresentaram resultados superiores em comparação aos níveis sombreados, com valores de $328,56 \text{ g m}^{-2}$ e $0,1351 \text{ mm}$, respectivamente (Figura 4B e 4C).

Segundo Niinemets (2001), folhas de maior espessura geralmente são encontradas em ambientes com alta intensidade luminosa, conforme observado no presente estudo. Este mesmo autor afirma que a MFA se correlaciona positivamente com a espessura da lâmina foliar, e negativamente com a densidade. Outros estudos afirmaram que altos valores de MFA é típico de plantas que apresentam crescimento lento ou tolerantes a estresses, e valores baixos desta variável são encontrados em plantas de crescimento mais acelerado (ADLER et al., 2014; REICH, 2014; DIAZ et al., 2016; KUNSTLER et al., 2016).

A suculência (SUC) e densidade (DEN) não foram influenciadas pelos níveis de sombreamentos, com valores médios de $408,43 \text{ g m}^{-2}$ e $0,2255 \text{ mg mm}^{-3}$, respectivamente.

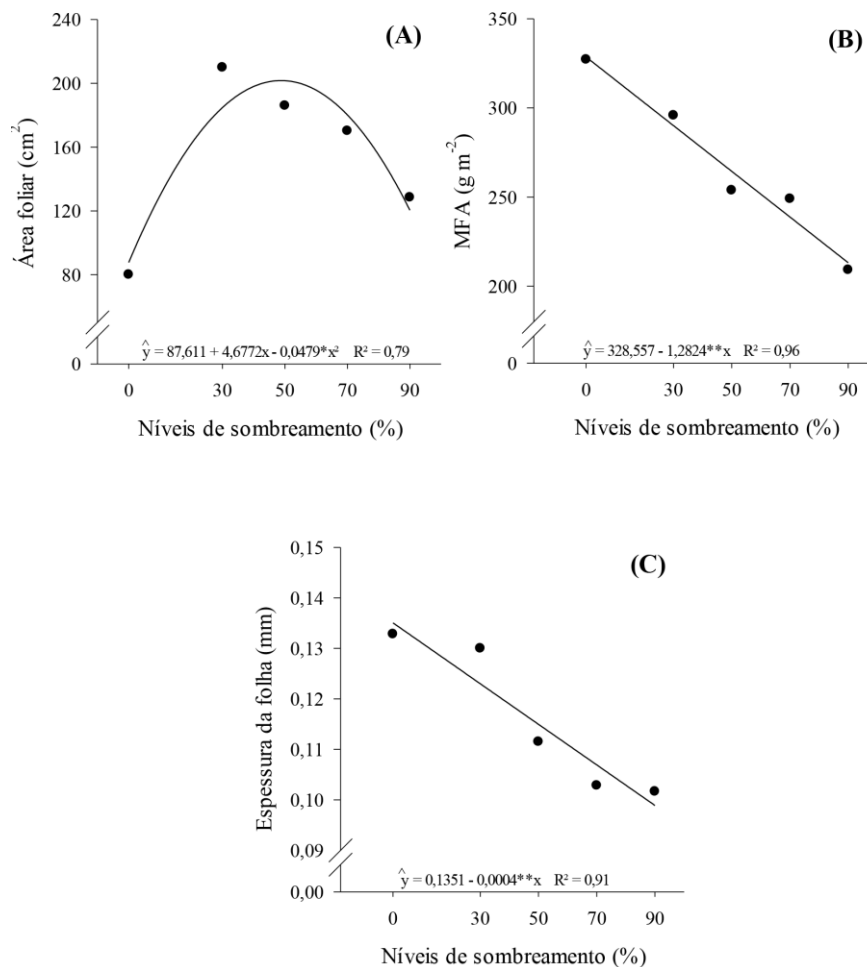


Figura 4 - Área foliar (AF) (A), massa de folha por unidade de área (MFA) (B) e espessura da lâmina foliar (C) em plantas de *E. paufferrense* em função dos níveis de sombreamento.

As variáveis de trocas gasosas, exceto a temperatura foliar, apresentaram alterações significativas em função dos níveis de sombreamento (Figura 5 e 6). Os valores da assimilação líquida de CO₂ (A) e condutância estomática (gs) se comportaram de forma semelhante aos níveis de sombreamento, com valores superiores nas condições de 51% e 40% de sombra, decrescendo 56,7% nos valores de A (Figura 5A) e 40,0% em gs (Figura 5B), em relação ao ambiente com a máxima luminosidade (pleno sol). Os baixos valores destas variáveis foram registrados nos níveis extremos de luz (0%) e sombra (90%) (Figura 5A e 5B).

Pode-se observar resultados semelhantes entre A e gs, com os maiores valores registrados nas condições intermediárias de sombreamento (51% e 41%, respectivamente), confirmando uma forte relação entre essas variáveis (DIAS; MARENCO, 2007). Possivelmente, as condições sombreadas de 30% e 50% proporcionaram uma maior entrada de CO₂ nas folhas, atuando de forma direta sobre os processos no aparelho fotossintético das

plantas (BAROLI et al., 2008). As condições de maior irradiância e excessivo sombreamento possivelmente induziram ao fechamento estomático, de forma a ocasionar danos no aparelho fotossintético e alterações anatômicas que diminuem a fotossíntese das plantas (COELHO et al., 2010; BALIZA et al., 2012; ALMEIDA et al., 2018).

A transpiração (E) das plantas de *E. paufferrense* seguiram a mesma tendência da A e gs, apresentando resposta quadrática em relação aos níveis de sombreamento (Figura 5C). As plantas submetidas a pleno sol apresentaram os menores valores, reduzindo 39,1% em relação ao sombreamento de 42%, em que foram registrados os maiores valores (Figura 5C). Em decorrência da maior intensidade luminosa, as plantas utilizam-se de um mecanismo de defesa para evitar uma maior perda de água, limitando a abertura estomática, e consequentemente reduzindo a taxa transpiratória (CASTRO et al., 2009; LIMA et al., 2016).

A concentração interna de CO₂ apresentou comportamento semelhante as demais variáveis, em função do aumento dos níveis de sombreamento (Figura 5D). As plantas submetidas a 40% de sombra apresentaram os melhores resultados, com um incremento de 16,9% em relação aos indivíduos submetidos a pleno sol (Figura 5D). A redução da Ci nas condições a pleno sol (0% de sombra) reflete na redução da taxa fotossintética, fato este que pode ter acontecido devido a uma resistência à difusão de CO₂ nas folhas (LORETO et al., 2003; DIAS; MARENCO, 2007; SILVA et al., 2013). Segundo Dalastra et al. (2014), plantas submetidas a condições ideais apresentam alta concentração e assimilação de CO₂, sendo que uma menor concentração pode acarretar na limitação na taxa de fotossíntese.

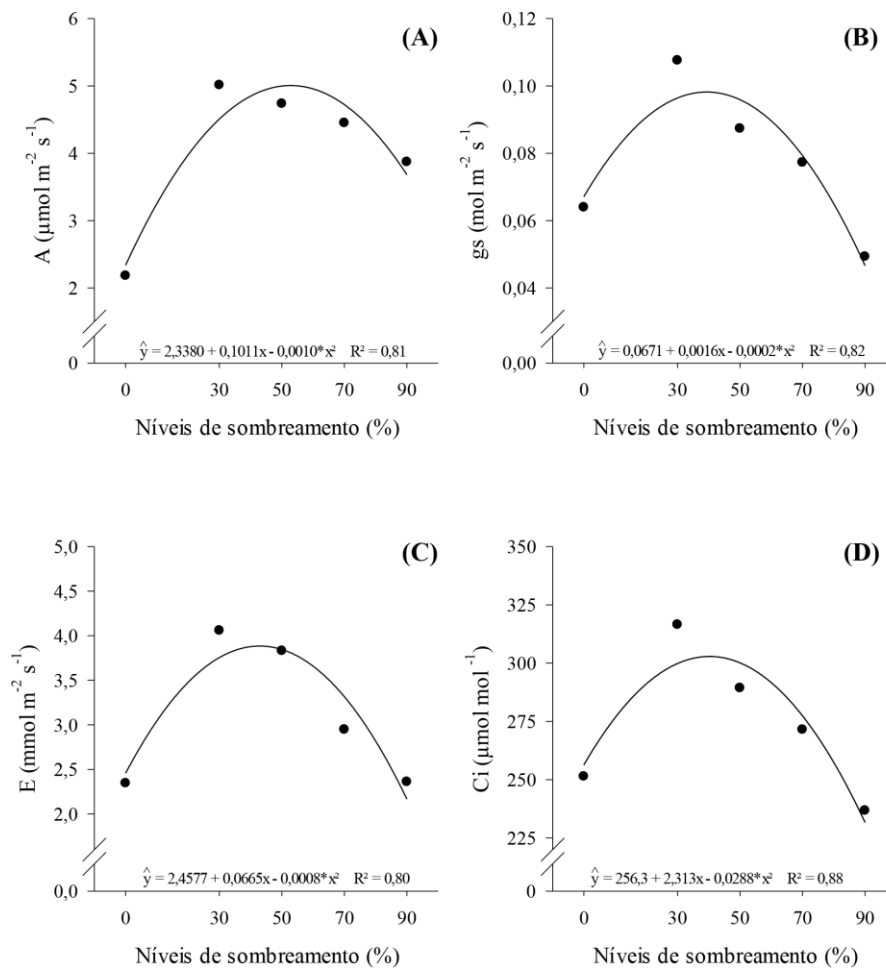


Figura 5 - Assimilação líquida de CO₂ (A) (A), condutância estomática (gs) (B), transpiração (E) (C) e concentração interna de CO₂ (Ci) (D) em plantas de *E. paufferrense* em função dos níveis de sombreamento.

A eficiência instantânea do uso da água (EUA: A/E) apresentou efeito quadrático entre os níveis de sombreamento, e os melhores resultados foram encontrados nas condições de 61% de sombreamento (Figura 6A). Esta variável é mensurada a partir da relação entre a assimilação líquida de CO₂ e transpiração, de forma a relacionar a quantidade de carbono que a planta ganha, por unidade de água perdida (JAIMEZ et al., 2005).

Para Shimazaki et al. (2007) a assimilação de CO₂ pelas plantas ocasiona a perda de água, e a diminuição desta perda reduz a entrada de CO₂. Dessa forma, a redução na EUA de 47,4% nas plantas a pleno sol em relação ao sombreamento de 61%, pode estar relacionada a reduções observadas na assimilação líquida de CO₂ e transpiração em plantas de *E. paufferrense* submetidas nas mesmas condições de luminosidade.

Com relação a eficiência intrínseca do uso da água (EiUA: A/g_s), houve respostas significativas entre os diferentes níveis de sombreamento, que resultou em aumentos

consideráveis até o nível de 54%, sendo registrado os maiores valores, com um incremento de 53,4% em relação as plantas nas condições a pleno sol (Figura 6B). Esse aumento constatado a partir do aumento dos níveis sombreados, ocorreram em função do comportamento observado em A e g_s , indicando que altos valores destas variáveis proporcionam um aumento na E_iUA , conforme Battie-Laclau et al. (2016) e Wieser et al. (2018).

A eficiência instantânea de carboxilação ($E_iC: A/C_i$) apresentou comportamento semelhante a E_iUA com respostas quadráticas em relação aos níveis de sombreamento (Figura 6C). Os maiores valores foram observados no sombreamento de 50% com um incremento de 68,5% em relação as plantas submetidas a pleno sol (Figura 6C). Segundo Ferraz et al. (2012), este parâmetro permite avaliar fatores não estomáticos que atuam na taxa fotossintética das plantas.

Diante do comportamento da E_iC entre os níveis de sombreamento, observou-se que além dos fatores estomáticos, como por exemplo EUA e E_iUA , fatores não estomáticos também foram afetados pelas condições máxima de luminosidade, de forma a ocasionar limitações, como a ausência de ATP e NADPH proveniente da cadeia transportadora de elétrons do fotossistema II (PSII) (SILVA et al., 2015).

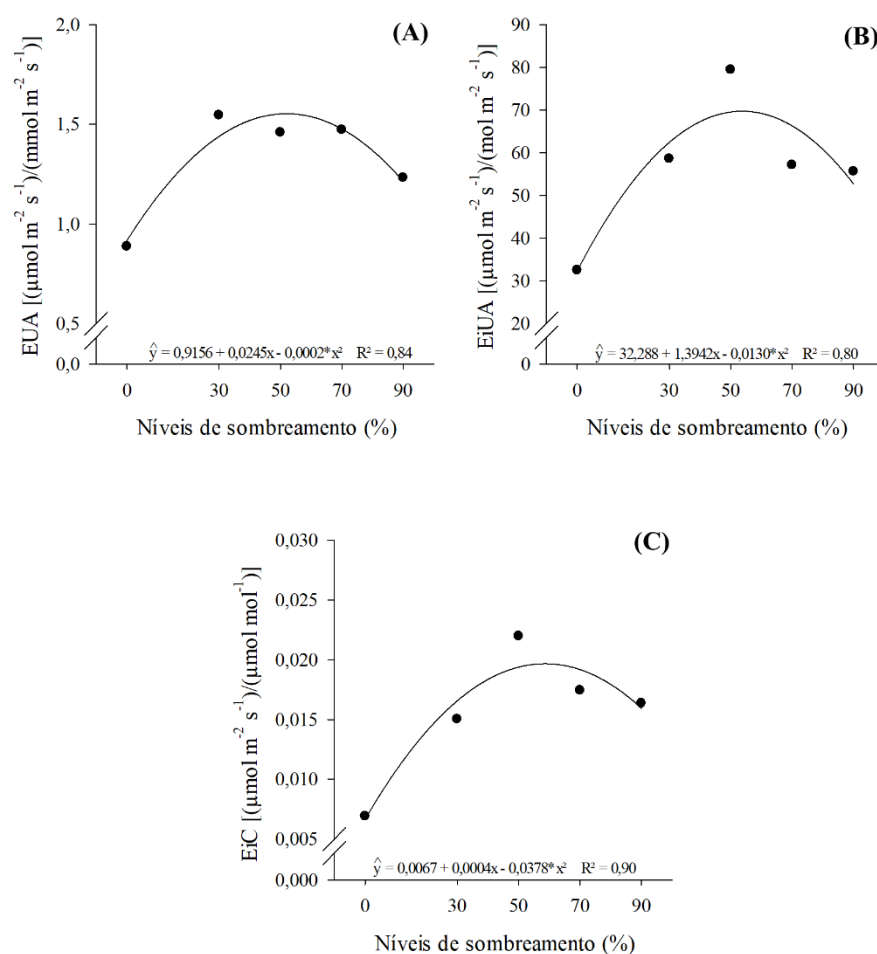


Figura 6 - Eficiência instantânea do uso da água (EUA) (A), eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) (B) e eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (C) em plantas de *E. paufferrense* em função dos níveis de sombreamento.

Em relação as variáveis da fluorescência da clorofila *a* não houve influência dos percentuais de sombreamento. A fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável ($F_m - F_0$), rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) e a razão F_v/F_0 apresentaram valores médios de 97,8; 340,5; 242,7; 0,70; e 2,54 elétrons quantum⁻¹, respectivamente.

Para os índices de clorofila *a*, *b* e total houve efeito significativo dos níveis de sombreamento (Figura 7A, 7B e 7C), exceto para a razão *a/b*. Os maiores valores dos teores de clorofila *a*, *b* e total foram constatados no sombreamento de 57, 56 e 57% com incremento de 31, 48 e 35%, respectivamente, em relação as plantas submetidas a pleno sol (Figura 7A, 7B e 7C). Esses acréscimos nos índices de clorofila (*a*, *b* e total) podem ser explicados pelo fato de que plantas sombreadas a aproximadamente 50% tendem a sintetizar uma maior quantidade de clorofila por centro de reação, folhas mais espessas e maior área foliar,

provavelmente a partir de um mecanismo de adaptação, favorecendo a captação de luz (NERY et al., 2016; TAIZ et al., 2017). Avaliando o crescimento e desenvolvimento de mudas de *Pothomorphe umbellata* (L.) Miquel., Marchese et al. (2008) encontraram resultados semelhantes ao do presente estudo, com os maiores índices de clorofila observados nas condições de 30% de sombreamento. Por outro lado, Freitas (2016) avaliando mudas de *Cybistax antisyphilitica* Mart. observou que os maiores teores de clorofila foram registrados em plantas expostas em ambiente a pleno sol.

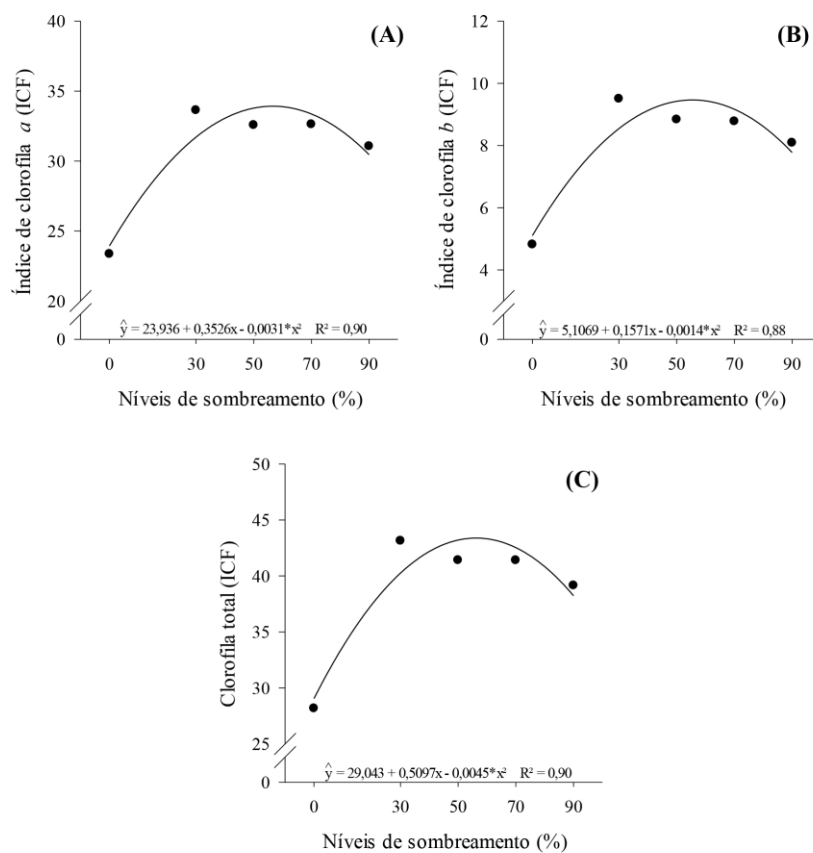


Figura 7 - Índices de clorofila *a* (A), *b* (B) e total (C) em plantas de *E. paufferrense* em função dos níveis de sombreamento.

3.4 CONCLUSÕES

Os níveis de 30% a 50% de sombreamento são os mais recomendados para produção de mudas de *E. paufferrense* em ambiente sombreado, com maior efeito significativo na maioria das características morfofisiológicas avaliadas;

Os níveis de 0% e 90% de sombra não são recomendados para a produção de mudas de *E. paufferrense*, apresentando menor desempenho e maiores condições de estresses para as plantas;

Dessa forma, podemos indicar o uso dessa espécie para recomposição do sub-bosque em áreas perturbadas nos Brejos de Altitude e a produção de mudas em larga escala entre os níveis de 30% e 50% de sombreamento.

3.5 REFERÊNCIAS

ADLER, P. B.; SALGUERO-GÓMEZ, R.; COMPAGNONI, A.; et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 2, p. 740–745, 2014.

ALBUQUERQUE, T. C. S.; EVANGELISTA, T. C.; ALBUQUERQUE NETO, A. A. R. Níveis de sombreamento no crescimento de mudas de castanheira do Brasil. **Revista Agro@Mambiente on-Line**, v. 9, n. 4, p. 440–445, 2016.

ALMEIDA, E. I. B.; MEDEIROS CORRÊA, M. C.; MESQUITA, R. O.; et al. Growth and gas exchanges of red pitaya under different shading conditions. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 13, n. 3, p. 1–8, 2018.

ALMEIDA, J. C. C.; ROCHA, N. S.; NEPOMUCENO, D. D. D.; et al. Composição mineral de leguminosas forrageiras cultivadas sob diferentes níveis de sombreamento. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 36, n. 1, p. 367–376, 2015.

ALMEIDA, L.; MAIA, N.; ORTEGA, A.; ANGELO, A. Crescimento de mudas de *Jacaranda puberula* Cham. em viveiro submetidas a diferentes níveis de luminosidade. **Ciência Florestal**, v. 15, n. 3, p. 323–329, 2005.

AZEVEDO, I. M. G.; ALENCAR, R. M.; BARBOSA, A. P.; ALMEIDA, N. O. Estudo do crescimento e qualidade de mudas de marupá (*Simarouba amara* Aubl.) em viveiro. **Acta Amazonica**, v. 40, n. 1, p. 157–164, 2010.

AZEVEDO, G. T. O. S.; NOVAES, A. B.; AZEVEDO, G. B.; SILVA, H. F. Desenvolvimento de mudas de nim Indiano sob diferentes níveis de sombreamento. **Floresta e Ambiente**, v. 22, n. 2, p. 249–255, 2015.

BALIZA, D. P.; CUNHA, R. L.; CASTRO, E. M.; et al. Trocas gasosas e características estruturais adaptativas de cafeeiros cultivados em diferentes níveis de radiação. **Coffee Science**, v. 7, n. 3, p. 250–258, 2012.

BAROLI, I.; PRICE, G. D.; BADGER, M. R.; VON CAEMMERER, S. The contribution of photosynthesis to the red light response of stomatal conductance. **Plant Physiology**, v. 146, n. 2, p. 737–747, 2008.

BASSO, S. **Caracterização morfológica e fixação biológica de nitrogênio de espécies de *Adesmia DC e Lotus L.***, 1999. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

BATTIE-LACLAU, P.; DELGADO-ROJAS, J. S.; CHRISTINA, M.; et al. Potassium fertilization increases water-use efficiency for stem biomass production without affecting intrinsic water-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 364, p. 77–89, 2016.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. Jaboticabal: FUNEP, 2003.

BRITO, M. E. B.; SOARES, L. A. D. A.; FERNANDES, P. D.; et al. Comportamento fisiológico de combinações copa/porta-enxerto de citros sob estresse hídrico. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 7, n. Supl, p. 857–865, 2012.

CASTRO, E.; PEREIRA, F.; PAIVA, R. **Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos**. Lavras: UFLA, 2009.

CNCFLORA. *Erythroxylum paufferrense*. Disponível em: <[http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Erythroxylum paufferrense](http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Erythroxylum%20paufferrense)>. Acesso em: 15/11/2019.

CODY, R. **An Introduction to SAS University Edition**. Cary: SAS Institute, 2015.

COELHO, R. A.; MATSUMOTO, S. N.; LEMOS, C. L.; SOUZA, F. A. Nível de sombreamento, umidade do solo e morfologia do cafeeiro em sistemas agroflorestais. **Revista Ceres**, v. 57, n. 1, p. 95–102, 2010.

COSTA, I. J. S.; COSTA, B. N. S.; ASSIS, F. A.; et al. Growth and physiology of jelly palm (*Butia capitata*) grown under colored shade nets. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 40, n. 1, p. 1–8, 2018.

DALASTRA, G. M.; MORAES ECHER, M.; GUIMARÃES, V. F.; HACHMANN, T. L.; INAGAKI, A. M. Trocas gasosas e produtividade de três cultivares de meloeiro conduzidas com um e dois frutos por planta. **Bragantia**, v. 73, n. 4, p. 365–371, 2014.

DALMOLIN, Â. C.; THOMAS, S. E. D. O.; CRISTINA, B.; EUGENIA, C.; ORTÍZ, R. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 13, n. 1, p. 41–48, 2015.

DANTAS, B. F.; LOPES, A. P.; SILVA, F. F. S.; et al. Taxas de crescimento de mudas de catingueira submetidas a diferentes substratos e sombreamentos. **Revista Arvore**, v. 33, n. 3, p. 413–423, 2009.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 3, p. 305–311, 2007.

DÍAZ, S.; KATTGE, J.; CORNELISSEN, J. H. C.; et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167–171, 2016.

DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10–13, 1960.

DUTRA, T. R.; GRAZZIOTTI, P. H.; SANTANA, R. C.; MASSAD, M. D. Qualidade de mudas copaíba produzidas em diferentes substratos e níveis de sombreamento. **Floresta**, v. 45, n. 3, p. 635–644, 2015.

FELSEMBURGH, C. A. A.; SANTOS, K. J.; CAMARGO, P. B.; CARMO, J. B.; TRIBUZY, E. S. Respostas ecofisiológicas de *Aniba parviflora* ao sombreamento. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 36, n. 87, p. 201, 2016.

FERNANDES, H.; SANTANA, T.; CABRAL, K.; ERASMO, E.; SOUZA, P. Avaliação dos diferentes níveis de sombreamento na germinação de sementes de *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. **Biodiversidade**, v. 17, n. 3, p. 62–70, 2018.

FERRAZ, R.; MELO, A.; SUASSUNA, J.; et al. Gas exchange and photosynthetic efficiency in common bean ecotypes grown in a semiarid environment. **Agricultural Research in the Tropics**, v. 42, n. 2, p. 181–188, 2012.

FIGUEIREDO, F. R. A.; RIBEIRO, J. E. S.; COELHO, E. S.; NÓBREGA, J. S.; ALBUQUERQUE, M. B. Growth and chlorophyll indices in seedlings of *Calotropis procera*

(Aiton) W. T. Aiton submitted to different levels of shading. **Revista Agro@Mambiente on-Line**, v. 13, p. 164, 2019.

FREITAS, F. **Respostas ecofisiológicas de *Cybistax antisyphilitica* Mart. (Ipê verde) em função das alterações na intensidade de luz**, 2016. Universidade Federal de Uberlândia.

HENRIQUE, P. C.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; LIVRAMENTO, D. E. Aspectos fisiológicos do desenvolvimento de mudas de café cultivadas sob telas de diferentes colorações. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 5, p. 458–465, 2011.

HUNT, G. Effect of styroblock design and cooper treatment on morphology of conifer seedlings. **Target seedling symposium, meeting of the western forest nursery associations, general technical report RM-200**. p.218–222, 1990. Roseburg: Proceedings... Collins: United States Department of Agriculture.

JAIMEZ, R. E.; RADA, F.; GARCÍA-NÚÑEZ, C.; AZÓCAR, A. Seasonal variations in leaf gas exchange of plantain cv. Hartón (*Musa AAB*) under different soil water conditions in a humid tropical region. **Scientia Horticulturae**, v. 104, n. 1, p. 79–89, 2005.

KERBAUY, G. **Fisiologia vegetal**. 2^o ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2012.

KISSMANN, C.; SCALON, S. P. Q.; TEODÓSIO, T. K. C. Condicionamento das sementes e sombreamento na emergência e no crescimento de plantas de *Bixa orellana* L. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 36, n. 1, p. 48–56, 2013.

KLUGE, M.; TING, I. **Crassulacean acid metabolism: Analysis of an ecological adaptation**. Berlin: Springer-Verlag, 1978.

KUNSTLER, G.; FALSTER, D.; COOMES, D. A.; et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204–207, 2016.

LACERDA, C. F.; CARVALHO, C. M.; VIEIRA, M. R.; et al. Análise de crescimento de milho e feijão sob diferentes condições de sombreamento. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 5, n. 1, p. 18–24, 2010. LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2006.

LENHARD, N. R.; NETO, V. B. P.; SCALON, S. P. Q.; ALVARENGA, A. A. Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, n. 2, p. 178–186, 2013.

LIMA, A. L. S.; ZANELLA, F.; CASTRO, L. D. M. Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Amazonica**, v. 40, n. 1, p. 43–48, 2010.

LIMA, R. E. M.; FARIAS, F. C.; BEZERRA, M. A.; BEZERRA, F. C. Biometric and physiological parameters of *Heliconia bihai* grown in coastal region under different levels of solar radiation. **Ornamental Horticulture**, v. 22, n. 1, p. 50–57, 2016.

LOIOLA, M. I. B.; AGRA, M. D. F.; BARACHO, G. S.; QUEIROZ, R. T. Flora da Paraíba, Brasil: Erythroxylaceae Kunth. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 2, p. 473–487, 2007.

LORETO, F.; CENTRITTO, M.; CHARTZOULAKIS, K. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 4, p. 595–601, 2003.

MACHADO, E. C.; SCHMIDT, P. T.; MEDINA, C. L.; RIBEIRO, E. R. V. Photosynthetic responses of three citrus species to environmental factors. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 40, n. 12, p. 1161–1170, 2005.

MARCHESE, J. A.; MATTANA, R. S.; MING, L. C.; et al. Irradiance stress responses of gas exchange and antioxidant enzyme contents in pariparoba [*Pothomorphe umbellata* (L.) Miq.] plants. **Photosynthetica**, v. 46, n. 4, p. 501–505, 2008.

MOTA, L. H. S.; SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M. Efeito do condicionamento osmótico e sombreamento na germinação e no crescimento inicial das mudas de angico (*Anadenanthera falcata* Benth. Speg.). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 15, n. SUPPL. 1, p. 655–663, 2014.

NERY, F. C.; PRUDENTE, D. D. O.; ALVARENGA, A. A.; PAIVA, R.; NERY, C. Desenvolvimento de mudas de guanandi (*Calophyllum brasiliense* Cambess.) sob diferentes condições de sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 14, n. 3, p. 187–192, 2016.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, v. 82, n. 2, p. 453–469, 2001.

PACHECO, F. V.; PEREIRA, C. R.; SILVA, R. L.; ALVARENGA, I. C. A. Crescimento inicial de *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex. Benth. (Fabaceae) e *Chorisia speciosa* A.St.-

Hil (Malvaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Arvore**, v. 37, n. 5, p. 945–953, 2013.

PAGLIARINI, M.; MOREIRA, E.; NASSER, F.; MENDONÇA, V.; CASTILHO, R. Níveis de sombreamento no desenvolvimento de mudas de *Hymenaea courbaril* var. *Stilbocarpa*. **Cultura Agronômica**, v. 26, n. 3, p. 330–346, 2017.

PINTO, J. R. S.; DOMBROSKI, J. L. D.; FREITAS, R. M. O.; SOUZA, G. O.; SANTOS JUNIOR, J. H. Crescimento e índices fisiológicos de *Tabebuia aurea*, sob sombreamento no semiárido. **Floresta**, v. 46, n. 4, p. 465–472, 2017.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565–588, 2009.

REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.

REIS, S. M.; MORANDI, P. S.; OLIVEIRA, B.; et al. Influência do sombreamento no desenvolvimento inicial e eficiência no uso de nutrientes de *Dilodendron bipinnatum* Radkl (Sapindaceae). **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v. 43, n. 107, p. 581–590, 2015.

REIS, S.; MARIMON-JÚNIOR, B.; MORANDI, P.; et al. Desenvolvimento inicial e qualidade de mudas de *Copaifera langsdorffii* Desf. sob diferentes níveis de sombreamento. **Ciencia Florestal**, v. 26, n. 1, p. 11–20, 2016.

RIBEIRO, J. E. S.; LEITE, A. P.; NÓBREGA, J. S.; et al. Temperatures and substrates for germination and vigor of *Erythroxylum pauferrense* Plowman seeds. **Acta Scientiarum - Biological Sciences**, v. 41, n. 1, p. 1–7, 2019.

RIBEIRO, J. E. S.; FIGUEIREDO, F. R. A.; COELHO, E. S.; NÓBREGA, J. S.; ALBUQUERQUE, M. B. Ecophysiology of *Ceiba glaziovii* (Kuntze) K. Schum. Submitted to Shading. **Journal of Agricultural Studies**, v. 8, n. 2, p. 182, 2020.

ROSADO, B. H. P.; MATTOS, E. A. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 741–752, 2007.

SABINO, M.; KORPAN, C.; FERNEDA, B. G.; SILVA, A. C. Crescimento de mudas de ipês em diferentes telas de sombreamento. **Nativa**, v. 4, n. 2, p. 61–65, 2016.

SANTOS, U. F.; XIMENES, F. S.; LUZ, P. B.; SEABRA, S.; PAIVA SOBRINHO, S. Níveis de sombreamento na produção de mudas de pau-de-balsa (*Ochroma pyramidale*). **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, p. 129–136, 2014.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; RIGONI, M. R.; SCALON FILHO, H. Crescimento inicial de mudas de *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns sob condição de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 27, n. 6, p. 753–758, 2003.

SESMA, R. B.; DEMUNER, V. G.; HEBLING, S. A. Efeito de diferentes níveis de sombreamento sobre o crescimento inicial de *Jatropha curcas* L. em casa de vegetação 5. **Natureza on line**, v. 7, n. 1, p. 31–36, 2009.

SHIMAZAKI, K.; DOI, M.; ASSMANN, S. M.; KINOSHITA, T. Light regulation of stomatal movement. **Annual Review of Plant Biology**, v. 58, n. 1, p. 219–247, 2007.

SIEBENEICHLER, S. C.; FREITAS, G. A.; SILVA, R. R.; ADORIAN, G. C.; CAPELLARI, D. Características morfofisiológicas em plantas de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Tol. em condições de luminosidade. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 3, p. 467–472, 2008.

SILVA, R. R.; FREITAS, G. A.; SIEBENEICHLER, S. C.; MATA, J. F.; CHAGAS, J. R. Desenvolvimento inicial de plântulas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum. sob influência de sombreamento. **Acta Amazonica**, v. 37, n. 3, p. 365–369, 2007.

SILVA, A. R. A.; BEZERRA, F. M. L.; DE LACERDA, C. F.; FILHO, J. V. P.; FREITAS, C. A. S. Trocas gasosas em plantas de girassol submetidas à deficiência hídrica em diferentes estádios fenológicos. **Revista Ciencia Agronomica**, v. 44, n. 1, p. 86–93, 2013.

SILVA, F. G.; DUTRA, W. F.; DUTRA, A. F.; et al. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of eggplant grown under different irrigation depths. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 19, n. 10, p. 946–952, 2015.

SILVA-SILVA, B. M. D.; LIMA, J. D.; DANTAS, V. A. V.; MORAES, W. D. S.; SABONARO, D. Z. Effect of light intensity on *Hymenaea parvifolia* Huber seedling growth. **Revista Arvore**, v. 31, n. 6, p. 1019–1026, 2007.

SOUSA, J. R. M.; GHEYI, H. R.; BRITO, M. E. B.; XAVIER, D. A.; FURTADO, G. D. F. Impact of saline conditions and nitrogen fertilization on citrus production and gas exchanges. **Revista Caatinga**, v. 29, n. 2, p. 415–424, 2016.

SOUZA, C. C.; OLIVEIRA, F. A.; SILVA, I. F.; AMORIM NETO, M. S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, n. 3, p. 338–342, 2000.

SOUZA, G.; CASTRO, E.; SOARES, A.; SANTOS, A.; ALVES, E. Teores de pigmentos fotossintéticos, taxa de fotossíntese e estrutura de cloroplastos de plantas jovens de *Mikania laevigata* Schultz Bip. ex Baker cultivadas sob malhas coloridas. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 32, p. 1843–1854, 2011.

SOUZA, J. C.; PEDROZO, C. Â.; SILVA, K.; OLIVEIRA, V. X. A.; ALENCAR, A. M. S. Ambientes para a produção de mudas e nodulação por rizóbios em *Tachigali vulgaris*. **Ciência Florestal**, v. 29, n. 1, p. 116, 2019.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6º ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

VALADÃO, M. B. X.; MARIMON JUNIOR, B. H.; MORANDI, P. S.; et al. Initial development and biomass partitioning of *Physocalymma scaberrimum* Pohl (Lythraceae) under different shading levels. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v. 42, n. 101, p. 129–139, 2014.

WIESER, G.; OBERHUBER, W.; WALDBOTH, B.; et al. Long-term trends in leaf level gas exchange mirror tree-ring derived intrinsic water-use efficiency of *Pinus cembra* at treeline during the last century. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 248, n. April 2017, p. 251–258, 2018.

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, n. 4, p. 486–493, 1991.

ARTIGO III

CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS EM PLANTAS DE *Erythroxylum paufferense* Plowman SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO

RESUMO

Diversos fatores abióticos, como o déficit hídrico, afetam de forma negativa o desenvolvimento de espécies florestais encontradas no sub-bosque. Com isso, objetivou-se nesta pesquisa avaliar características morfofisiológicas em plantas de *E. paufferense* submetidas a regimes hídricos. O experimento foi desenvolvido em casa de vegetação pertencente a Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, Paraíba, Brasil. O delineamento experimental foi em blocos casualizados, com cinco tratamentos hídricos [100, 80, 60, 40 e 20% da capacidade de pote (CP)] e quatro repetições. Foram avaliados atributos de crescimento, aspectos morfofuncionais, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila. Os dados foram submetidos a análise de variância e nos casos de significância, realizaram-se análises de regressão polinomial. As plantas de *E. paufferense* submetidas ao nível hídrico de 80% da CP, apresentaram maior desenvolvimento e desempenho morfofisiológico, enquanto que no regime de maior estresse hídrico (20% da CP) os parâmetros avaliados foram reduzidos de forma significativa. Assim, o regime hídrico de 80% da CP é o mais recomendado para produção de mudas de *E. paufferense*.

Palavras-chave: Crescimento. Trocas gasosas. Déficit hídrico. Erythroxylaceae.

ABSTRACT

Several abiotic factors, such as water deficit, negatively affect the development of forest species found in the understory. Thus, the objective of this research was to evaluate morphophysiological characteristics in *E. pauferrense* plants submitted to water regimes. The experiment was carried out in a greenhouse belonging to the Federal University of Paraíba, Campus II, Areia, Paraíba, Brazil. The experimental design was in randomized blocks, with five water treatments [100, 80, 60, 40 and 20% of the pot capacity (CP)] and four repetitions. Growth attributes, morphofunctional aspects, gas exchange, chlorophyll a fluorescence and chlorophyll indices were evaluated. The data were subjected to analysis of variance and in cases of significance, polynomial regression analyzes were performed. The *E. pauferrense* plants submitted to a water level of 80% of the CP, showed greater development and morphophysiological performance, while in the regime of greater water stress (20% of the CP) the parameters evaluated were significantly reduced. Thus, the water regime of 80% of CP is the most recommended for the production of *E. pauferrense* seedlings.

Keywords: Growth. Gas exchange. Water deficit. Erythroxylaceae.

4.1 INTRODUÇÃO

O crescimento, desenvolvimento e ecofisiologia de espécies de sub-bosque variam de acordo com as condições climáticas e ecológicas presentes nos ecossistemas (KIMBALL et al., 2016; RAHMAN et al., 2019). Diante da variação sazonal em ecossistemas naturais, as plantas do sub-bosque são influenciadas diretamente por estresses abióticos, principalmente pela alta irradiância, temperatura elevada e déficit hídrico (HAZRATI et al., 2016; SUN et al., 2017; SÁEZ et al., 2018). Dentre estes, o déficit hídrico é um dos fatores abióticos que mais afetam a produtividade nos ecossistemas, ocasionando distúrbios no crescimento e desenvolvimento das plantas em diferentes fases ou estádios (ANJUM et al., 2011; GUAN et al., 2014; HU e XIONG 2014; CHEN et al., 2016).

Em decorrência do estresse hídrico, as plantas respondem por meio de diversos mecanismos e processos adaptativos, provenientes de respostas fisiológicas, anatômicas e morfológicas em função da necessidade de adaptação ao ambiente (JONG e LEYSER, 2012; AZERÊDO et al., 2016).

Dentre os efeitos causados pela deficiência hídrica em espécies florestais, estão a redução do crescimento, associado a uma menor área foliar, baixa produção de massa seca, redução da parte aérea e aumento da abscisão foliar (FERRARI et al., 2015; SILVA et al., 2015; ROCHA et al., 2016; KUROMORI et al., 2018). Tais mudanças também são observadas em outros aspectos fisiológicos, como reduções na assimilação líquida de CO₂, transpiração, condutância estomática, eficiência do uso da água, teor relativo de água, rendimento quântico potencial do fotossistema II (WHYTE et al., 2011; PŠIDOVÁ et al., 2015; RIBEIRO et al., 2018; WU et al., 2018), aumentos na concentração interna de carbono, espessura e succulência das folhas (ROSADO E MATTOS, 2007; FERNANDES et al., 2015; PETTER et al., 2016; CAPARROTTA et al., 2019).

Dentre as espécies de sub-bosque, *Erythroxylum paufferrense* Plowman (Erythroxylaceae) é uma espécie de arbusto ou arvoreta, com altura entre 1,5 e 4,0m (LOIOLA et al., 2007). Endêmica da região Nordeste do Brasil, a espécie é restrita ao estado da Paraíba, com o espécime tipo encontrado no município de Areia, no Agreste Paraibano. De acordo com a Lista Vermelha da Flora do Brasil, encontra-se na categoria “EN - em perigo de extinção” (CNCFLORA, 2019), devido a alteração e redução do seu habitat em função do desmatamento, de forma a ocasionar declínios significativos em indivíduos nas pequenas subpopulações existentes.

A espécie é encontrada em sub-bosques de remanescentes florestais da Mata Atlântica, especificamente em fragmentos florestais de matas úmidas, denominados de “Brejos de Altitude” (LOIOLA et al., 2007). Apresenta importância ecológica na conservação dos recursos genéticos dessas regiões e o fruto serve de alimento para fauna, principalmente para aves, atuando de forma direta na dispersão de sementes em regiões perturbadas, como os Brejos de Altitude (RIBEIRO et al., 2019a).

Diante da importância de *E. paufferrense*, estudos são fundamentais para buscar entender o comportamento morfofisiológico da espécie em diferentes condições hídricas, considerando que a disponibilidade de água influencia diretamente no processo fotossintético e na produção de carboidratos, os quais são utilizados no crescimento e desenvolvimento das plantas. Tais estudos podem contribuir para a conservação desta espécie no ambiente natural. Portanto, o objetivo desta pesquisa foi avaliar características morfofisiológicas em plantas de *E. paufferrense* submetidas a diferentes regimes hídricos.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado de fevereiro a agosto de 2019 em casa de vegetação pertencente ao Laboratório de Ecologia Vegetal, do Departamento de Fitotecnia e Ciências Ambientais, do Centro de Ciências Agrárias (CCA), da Universidade Federal da Paraíba (UFPB), Campus II, Areia, estado da Paraíba, Brasil. O local do experimento registrou temperatura média de 29,2 °C e umidade relativa do ar de 52,4%, durante o período do experimento, sendo as medições realizadas com o auxílio de um termo-higrômetro digital portátil (Minipa, modelo MT-241A).

O delineamento experimental foi em blocos casualizados, com cinco tratamentos hídricos: 100% (controle), 80%, 60%, 40% e 20% da CP; e quatro repetições, com duas plantas por parcela experimental, totalizando 40 plantas.

As sementes de *E. paufferrense* foram coletadas em matrizes localizadas no Parque Ecológico Estadual Mata do Pau-Ferro, município de Areia, estado da Paraíba, Brasil. Para o beneficiamento das sementes, retirou-se a polpa dos frutos e as sementes colocadas em água corrente por cinco minutos, efetuando-se o plantio posteriormente. Para o plantio utilizou-se vasos plásticos com capacidade para 5 dm³, contendo solo coletado no local de origem das plantas. A análise de fertilidade do solo foi: pH: 5,42; P: 55,29 mg dm⁻³; K⁺: 216,41 mg dm⁻³; Na⁺: 0,43 cmol_c dm⁻³; H⁺⁺Al⁺³: 4,62 cmol_c dm⁻³; Al⁺³: 0,00 cmol_c dm⁻³; Ca⁺²: 3,50 cmol_c dm⁻³;

Mg⁺²: 3,10 cmol_c dm⁻³; soma de bases: 7,58 cmol_c dm⁻³; capacidade de troca de cátions: 12,20 cmol_c dm⁻³; e matéria orgânica: 61,75 g kg⁻¹.

Utilizou-se na semeadura cinco sementes por vaso e realizou-se o desbaste aos 30 dias após a emergência (DAE) selecionando as mudas uniformes, com 5 cm de comprimento. As plantas foram cultivadas sob 30% de sombreamento, utilizando tela sombrite, com o objetivo de minimizar o estresse ocasionado pela alta irradiância. O solo foi mantido em 100% da capacidade máxima de retenção de água, após drenagem livre por 24h, para posterior aplicação dos tratamentos hídricos, a partir do método gravimétrico proposto por Souza et al. (2000).

Para aclimação das plantas, realizou-se irrigação diária nos vasos mantendo-se 100% da capacidade de pote (CP) por 30 dias. Após esse período iniciou-se a aplicação dos tratamentos. A manutenção dos tratamentos foi realizada a partir de pesagens diárias dos vasos e a reposição da água perdida do substrato, até os vasos atingirem o peso correspondente a cada tratamento, conforme Sousa et al. (2000). Essas medições foram realizadas com balança digital com capacidade para 6kg (modelo Balmak UD).

As análises de crescimento iniciaram-se aos 60 DAE, com avaliações na altura de plantas (cm), diâmetro do caule (mm) e número de folhas aos 60, 90, 120, 150 e 180 DAE. A determinação das taxas de crescimento absoluto e relativo para a altura de plantas (Eq. 1 e 2) e diâmetro do caule (Eq. 3 e 4), foram obtidas conforme a metodologia proposta por Benincasa (2003):

$$TCAAP = \frac{(AP2-AP1)}{(t2-t1)} \quad \text{Eq. (1)}$$

$$TCRAP = \frac{(\ln AP2 - \ln AP1)}{(t2-t1)} \quad \text{Eq. (2)}$$

Em que: TCAAP = taxa de crescimento absoluto da altura de plantas (cm dia⁻¹), AP1 = altura de plantas (cm) no tempo t1, AP2 = altura de plantas (cm) no tempo t2, TCRAP = Taxa de crescimento relativo da altura de plantas (cm cm⁻¹ dia⁻¹), ln = logaritmo natural.

$$TCADC = \frac{(DC2-DC1)}{(t2-t1)} \quad \text{Eq. (3)}$$

$$TCRDC = \frac{(\ln DC2 - \ln DC1)}{(t2-t1)} \quad \text{Eq. (4)}$$

Em que: TCRDC = taxa de crescimento absoluto do diâmetro do caule (mm dia⁻¹), DC1 = diâmetro do caule (mm) no tempo t1, DC2 = diâmetro do caule (mm) no tempo t2, TCRDC = Taxa de crescimento relativo do diâmetro do caule (mm mm⁻¹ dia⁻¹), ln = logaritmo natural.

Ao final do experimento, aos 180 DAE, as plantas foram retiradas dos vasos e realizou-se a separação das folhas, caules e raízes. Em seguida, as raízes foram lavadas em

água corrente para limpeza e remoção dos resíduos e assim, mediu-se o comprimento da raiz principal (CRP) (cm) a partir de uma régua graduada em milímetros. Posteriormente, mensurou-se o volume do sistema radicular (VSR) a partir do deslocamento da coluna de água em proveta graduada, inserindo as raízes em proveta com um volume conhecido de água (50 mL) (Basso, 1999). A partir da diferença observada, obteve-se de forma direta o volume do sistema radicular, por meio da equivalência de unidades ($1 \text{ mL} = 1 \text{ cm}^3$) (Basso, 1999).

A área foliar (cm^2) foi determinada por meio de imagens digitais, em que as folhas de cada planta foram destacadas e digitalizadas com o auxílio de um scanner de mesa (Canon modelo P-215II), sendo as imagens processadas e analisadas pelo Software *ImageJ*®. Posteriormente, a partir dos resultados de área foliar determinou-se a área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$), razão de área foliar ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) e peso específico de folha (g cm^{-2}), de acordo com a metodologia de Benincasa (2003).

As folhas, caules e raízes foram mantidos em papel Kraft e colocados em estufa com circulação forçada de ar a $65 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 72 horas até atingir massa constante. Em seguida, foi medido a massa seca das folhas (MSF), caules (MSC), raízes (MSR) e massa seca total (MST), e os resultados foram expressos em g planta^{-1} .

Para avaliar a qualidade das mudas, calculou-se a relação entre a massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR). Além disso, determinou-se o índice de qualidade de Dickson (IQD) a partir da massa seca total (MST), relação da massa seca da parte aérea e raízes (MSPA/MSR) e a relação da altura de plantas e diâmetro do caule (AP/DC), utilizando-se a equação proposta por Dickson et al. (1960):

$$\text{IQD} = \frac{\text{MST}}{(\text{MSPA/MSR}) + (\text{AP/DC})} \quad \text{Eq. (5)}$$

Os atributos morfofuncionais das folhas foram determinados a partir da coleta de 10 discos foliares (1 cm^2) por planta. Inicialmente, determinou-se a massa fresca (MF) dos discos com o auxílio de uma balança digital ($0,0001 \text{ g}$). Os discos foram mantidos em água destilada, em placas de Petri fechadas, durante um período de 24 horas, até atingir a máxima saturação hídrica (ROSADO; MATTOS, 2007). Em seguida, determinou-se a espessura da folha (ESP) (mm) por meio de um paquímetro digital ($\pm 0,001 \text{ mm}$), e a massa túrgida (MT) medida com o uso de balança digital (ROSADO; MATTOS, 2007). Posteriormente, para determinação da massa seca (MS), os discos foram armazenados em papel Kraft e colocados para secar em estufa com circulação forçada de ar a $65 \text{ }^\circ\text{C}$ por 72 horas. A partir desses dados, foram calculados a massa de folha por unidade de área (MFA) (g m^{-2}) que é a razão entre a massa seca e a área do disco (POORTER et al., 2009) e a suculência (SUC) (g m^{-2}) que é calculada a partir da diferença entre a massa túrgida e massa seca dividida pela área do disco (KLUGE;

TING, 1978). A densidade (DEN) (mg mm^{-3}) foi mensurada utilizando a fórmula: $\text{DEN} = \text{MFA} / \text{ESP}$ (WITKOWSKI; LAMONT, 1991). O conteúdo relativo de água (CRA) foi mensurado conforme a equação proposta por Barrs e Weatherley (1962): $\text{CRA} = [(\text{MF} - \text{MS})/(\text{MT} - \text{MS})] \times 100$.

Para determinar as trocas gasosas, a assimilação líquida de CO_2 (A) ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (gs) ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (E) ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 (Ci) ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) e temperatura da folha ($^{\circ}\text{C}$) foram medidas aos 180 DAE. A partir dessas variáveis, calculou-se a eficiência instantânea do uso da água (EUA: A/E) [$(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})/(\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1})$], eficiência intrínseca do uso da água (EiUA: A/gs) [$(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})/(\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$] e eficiência instantânea de carboxilação (EiC: A/Ci) [$(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})/(\mu\text{mol mol}^{-1})$] (MACHADO et al., 2005; BRITO et al., 2012). As análises foram feitas em folhas saudáveis, não destacadas e completamente expandidas localizadas no terço médio das plantas. As medições foram realizadas em dias com condições totais de luminosidade solar (nebulosidade zero) durante o período das 11 e 12 horas. As medições foram realizadas por meio de um analisador portátil de gás carbônico por infravermelho (IRGA) (Licor, modelo LI-6400XT). O protocolo para as avaliações com o IRGA foi: câmara foliar de 6 cm^2 ; densidade de fótons fotossinteticamente ativos de $1.200\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; umidade relativa do ar entre 50 – 60%; fluxo de ar de $300\ \mu\text{mol s}^{-1}$; e concentração de CO_2 atmosférico de $400\ \mu\text{mol mol}^{-1}$.

A fluorescência da clorofila *a* foi quantificada com o auxílio de um fluorímetro modulado (Licor, modelo LI-6400-40) acoplado ao IRGA. Aos 180 DAE, determinaram-se os seguintes parâmetros de fluorescência da clorofila *a*: fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável (F_v), rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) e a razão F_v/F_0 . As medições foram realizadas em folhas saudáveis no terço médio das plantas, as quais foram adaptadas ao escuro por meio de cliques foliares durante 30 minutos. Essas medições foram realizadas no mesmo período que as análises de trocas gasosas.

A quantificação do índice de clorofila *a*, *b*, total e razão *a/b* aos 180 DAE, foi realizada a partir do método não destrutivo com a utilização do clorofilômetro portátil (ClorfiLOG[®], modelo CFL 1030), em quatro folhas do terço médio das plantas, sendo os dados expressos em ICF (Índice de Clorofila Falker[®]).

Os dados foram submetidos a análise de variância (teste F) ao nível de 5% de probabilidade. Nos casos de significância, realizaram-se análises de regressão polinomial. Para realização das análises foi utilizando o programa estatístico *SAS University* (CODY, 2015).

4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A altura de plantas, diâmetro do caule e número de folhas foram influenciados pelos diferentes tratamentos hídricos (Figura 1A, B, C). A altura de plantas foi influenciada pelos tratamentos hídricos a partir dos 120 DAE até o período final do experimento (180 DAE), com os maiores valores registrados em 80% da CP e os menores nas plantas submetidas ao maior estresse hídrico em 20% da CP (Figura 1A). O diâmetro do caule reduziu com o aumento do estresse hídrico, apresentando diferenças nas diferentes condições hídricas aos 150 e 180 DAE (Figura 1B). Os maiores valores foram registrados nas condições de maior disponibilidade hídrica (100% e 80% da CP), com 5,05 mm e 4,99 mm, respectivamente (Figura 1B).

Os menores valores observados na altura de plantas e diâmetro do caule na maior condição de estresse hídrico, possivelmente ocorreu devido a uma diminuição na turgescência das células antes do fechamento dos estômatos, afetando negativamente o metabolismo e proporcionando a diminuição do crescimento e desenvolvimento das plantas (BASSEGIO et al., 2013; SOUZA et al., 2018).

O número de folhas foi menor durante todo período de estresse, apresentando-se inferior nas condições de 20% da CP, com valores superiores nos regimes hídricos de 80% e 100% da CP, obtendo-se 65,37 e 59,68 folhas por planta aos 180 DAE, respectivamente (Figura 1C). A diminuição do número de folhas está relacionada, possivelmente, a um dos mecanismos de defesa das plantas sob condições de estresse, de forma a ocasionar a aceleração da senescência e aumento da abscisão foliar, limitando a perda de água por transpiração e os processos metabólicos para manutenção dos tecidos (WARREN et al., 2012; LUO et al., 2016; PADILHA et al., 2016; MANSOOR et al., 2019).

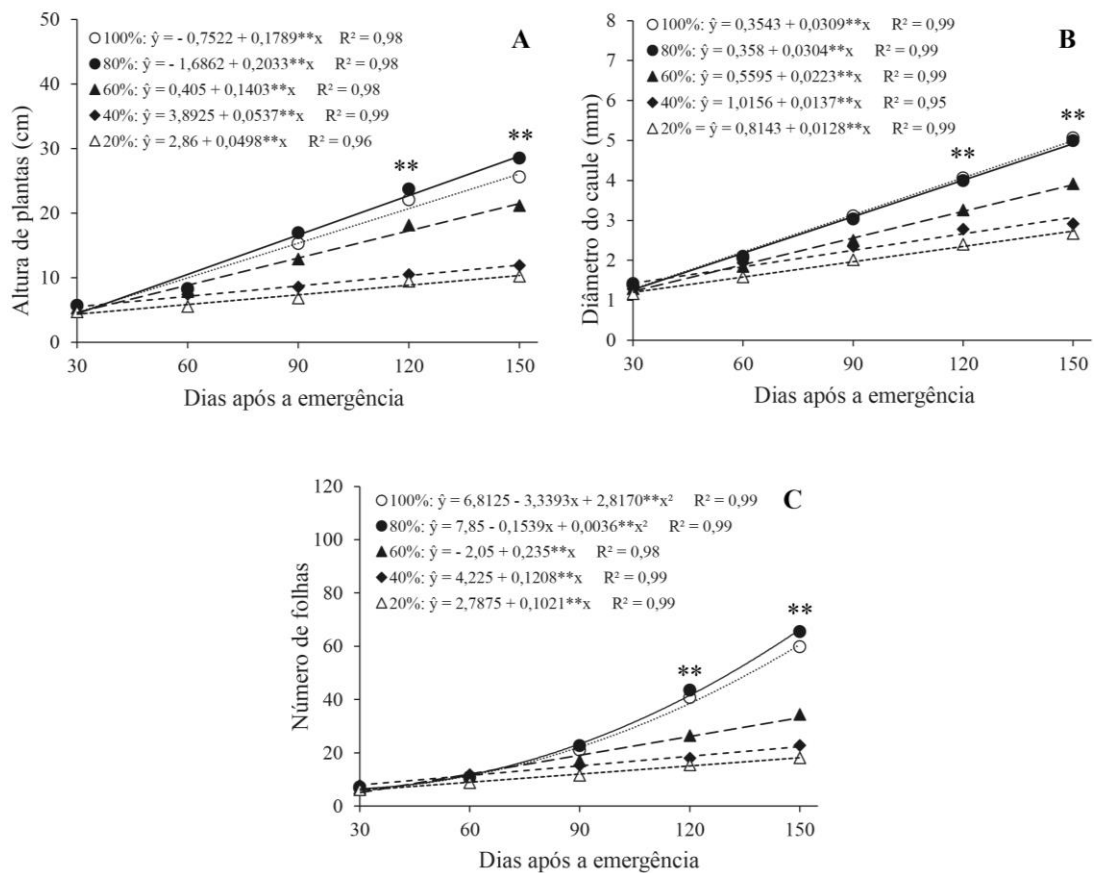


Figura 1 - Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B) e número de folhas (C) em plantas de *E. paufferrense* sob diferentes regimes hídricos em função das épocas de avaliação.

As taxas de crescimento absoluto e relativo para altura de plantas (TCAAP e TCRAP) foram reduzidas com o déficit hídrico (decréscimos de 75,8 e 53,1%, respectivamente), ao comparar-se os maiores e menores valores registrados (Figura 2A e 2B). As taxas de crescimento absoluto e relativo para diâmetro do caule (TCADC e TCRDC) apresentaram comportamentos semelhantes, com os maiores valores registrados nas plantas submetidas a 80% da CP (0,0301 mm dia⁻¹ e 0,0107 mm mm⁻¹ dia⁻¹, respectivamente), diferindo 58,1 e 36,3% entre os maiores e menores valores encontrados nos diferentes regimes hídricos (Figura 2C e 2D).

O comportamento das taxas de crescimento absoluto e relativo para altura de plantas e diâmetro do caule são semelhantes aos valores brutos obtidos de altura e diâmetro, já que houve diminuições significativas nas plantas submetidas ao maior déficit hídrico. Segundo Benincasa (2003) a taxa de crescimento absoluto é um índice que expressa a velocidade média do crescimento da planta durante o período de observação. Embora este índice seja importante em estudos fisiológicos, para alguns pesquisadores torna-se mais interessante

obter a taxa de crescimento relativo, de modo a expressar o aumento do crescimento da planta em um determinado intervalo de tempo, sendo uma função do tamanho inicial (período do início da observação) (BENINCASA, 2003; LIMA et al., 2007).

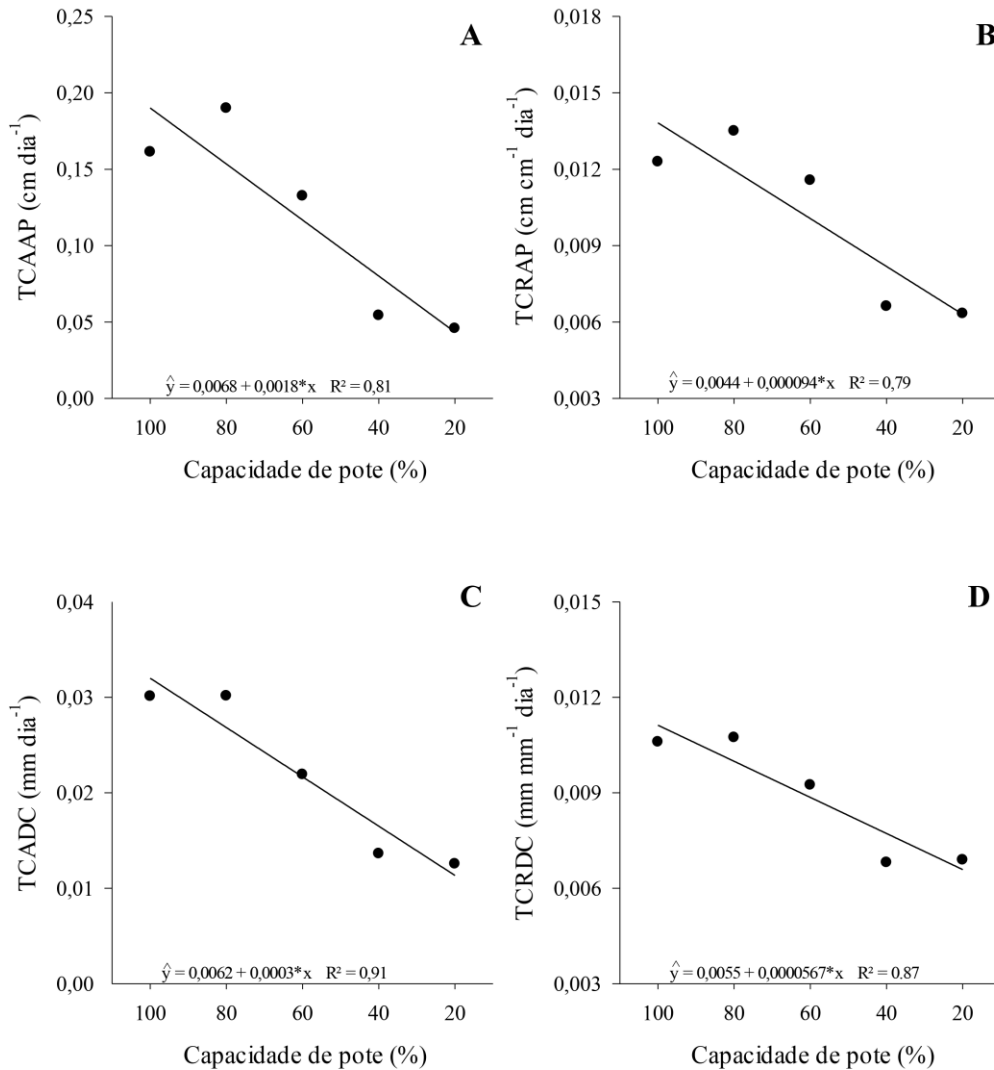


Figura 2 - Taxa de crescimento absoluto da altura (TCAAP) (A), taxa de crescimento relativo da altura (TCRAP) (B), taxa de crescimento absoluto do diâmetro do caule (TCADC) (C), taxa de crescimento relativo do diâmetro do caule (TCRDC) (D) em plantas de *E. paufferrense* sob diferentes regimes hídricos.

Em relação ao comprimento da raiz principal, observa-se redução de 28,5% entre os tratamentos controle (100% da CP) e o de menor regime hídrico (20% da CP) (Figura 3A). O volume do sistema radicular diminuiu significativamente em resposta a disponibilidade hídrica, com os maiores valores registrados nas condições de 80% e 100% da CP (3,55 e 3,45

mL, respectivamente) (Figura 3B). A partir das análises do comprimento da raiz principal e volume do sistema radicular, observa-se que as plantas de *E. paufferrense*, dentro das condições do presente estudo, aprofundou o sistema radicular a partir da raiz principal, porém o elevado estresse hídrico não permitiu gerar um volume de raízes satisfatório, de modo que permitisse explorar um maior volume de solo (ALVES et al., 2017).

A relação entre massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR) foi maior nas condições de 80% da CP, com decréscimo de 55,8% em relação ao tratamento de 40% da CP (Figura 3C). O índice de qualidade de Dickson (IQD), que utiliza os principais parâmetros de crescimento em conjunto, apresentou comportamento semelhante (6,00 em 80% da CP, respectivamente) com um aumento de 61,2% ao comparar-se o maior e menor valor observado nas diferentes condições hídricas (Figura 3D).

De acordo com Taiz et al. (2017) uma menor relação MSPA/MSR sob restrição hídrica pode indicar uma menor capacidade de exploração de água, necessitando de um maior desenvolvimento do sistema radicular para suprir as atividades transpiratórias no processo fotossintético. Da mesma forma que a relação MSPA/MSR, o IQD é considerado como um dos indicativos mais utilizados para avaliar a qualidade e vigor de mudas, de modo que analisa diversos parâmetros de crescimento ao mesmo tempo, assim, o aumento observado no presente estudo pode estar relacionado a maior produção da biomassa seca total.

Segundo Hunt (1990) as plantas que registram IQD mínimo de 0,20 apresentam boa qualidade de mudas. No presente estudo, mudas de qualidade devem ser produzidas no mínimo em 48% da CP, visto que as plantas sob as menores condições hídricas (20% e 40% da CP) apresentaram valores abaixo de 0,20, indicando a falta de qualidade para a produção de mudas de *E. paufferrense* nas condições experimentais.

Em relação a área foliar específica, razão de área foliar e peso específico de folha, não houve efeitos significativos dos tratamentos hídricos, com valores médios de 271,42 cm² g⁻¹, 106,87 cm² g⁻¹ e 0,0106 g cm⁻², respectivamente. O estresse hídrico utilizado foi suficiente para promover alterações significativas na área foliar (AF), em que as plantas submetidas aos tratamentos hídricos de 80% da CP apresentaram maiores AF (438,18 cm²), enquanto que as plantas sob o regime hídrico de 20% da CP apresentaram o menor valor (89,19 cm²) (Figura 3E).

A diminuição da área foliar no menor regime hídrico, possivelmente ocorreu em função de um mecanismo de defesa das plantas de *E. paufferrense*, diminuindo assim a emissão de novas folhas e perda de folhas, auxiliando na tolerância contra o estresse hídrico (ROMERO-MUNAR et al., 2017; OJEDA et al., 2018). Segundo Kerbauy (2012) e Taiz et

al. (2017) esse mecanismo é uma das primeiras respostas das plantas a baixas condições hídricas.

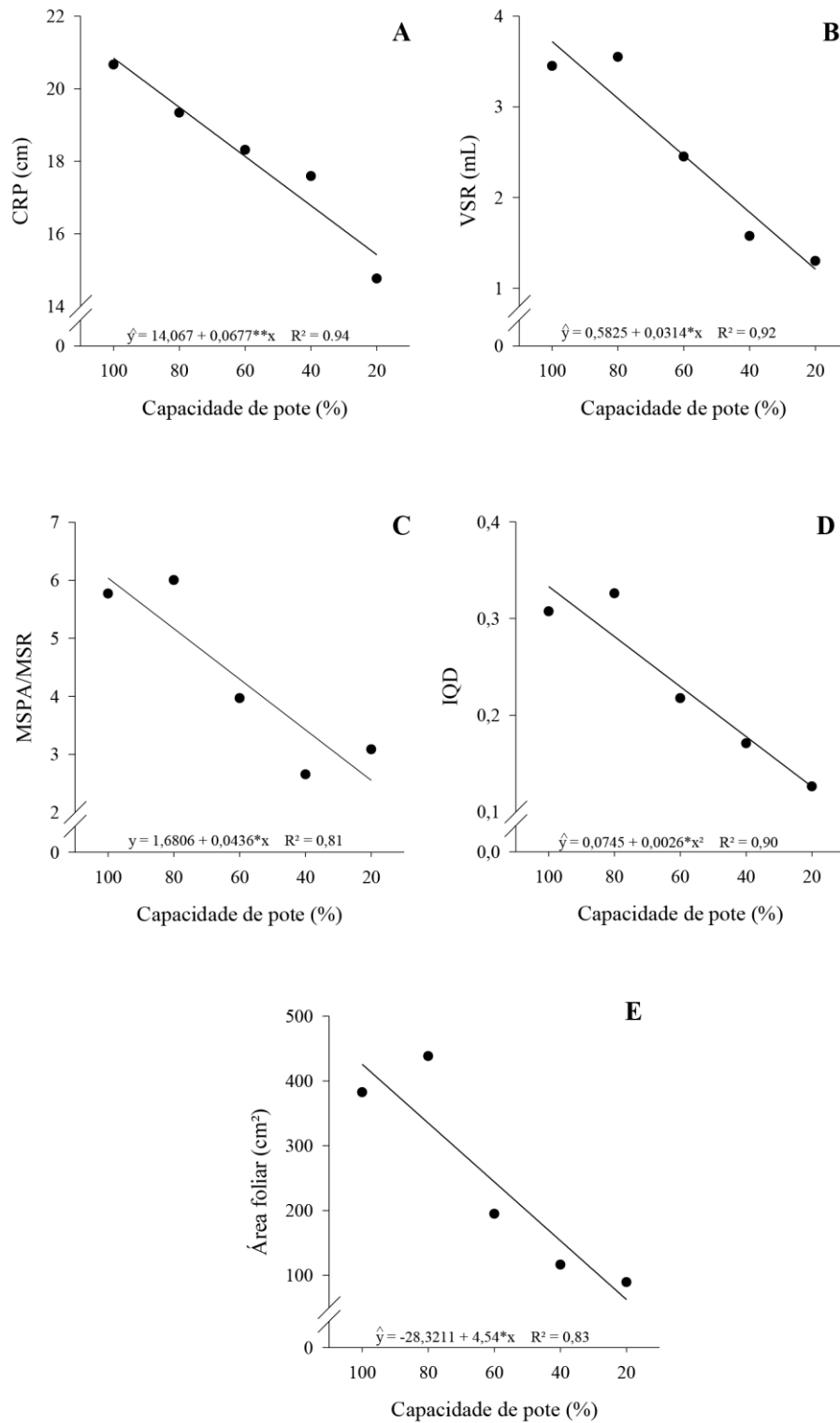


Figura 3 - Comprimento da raiz principal (CRP) (A), volume do sistema radicular (VSR) (B), relação entre a massa seca da parte aérea e raiz (MSPA/MSR) (C), índice de qualidade de

Dickson (IQD) (D) e área foliar (E) em plantas de *E. paufferrense* sob diferentes regimes hídricos.

O estresse hídrico reduziu significativamente a massa seca das diferentes partes (folhas, caules e raízes) das plantas de *E. paufferrense* (Figura 4). Observou-se que para a massa seca de folhas o tratamento de maior estresse hídrico apresentou reduções de 79,3% em relação ao de 80% da CP (Figura 4A). Em relação a massa seca de caules, observa-se um declínio significativo de 81,1% entre o maior (1,33 g planta⁻¹ em 80% da CP) e menor valor (0,25 g planta⁻¹ em 20% da CP) encontrado (Figura 4B). A massa seca de raízes apresentou tendência semelhante, com uma redução constante com o aumento do estresse hídrico, onde o tratamento mais severo (20% da CP) promoveu uma redução de 57,1% quando comparado ao de 80% da CP (Figura 4C). A massa seca total aumentou 77,0% em comparação entre o maior e menor valor observado nos regimes hídricos (Figura 4D).

Em geral, a MSF e MSC foram as mais afetadas pelo déficit hídrico, apresentando maiores reduções com o aumento da intensidade do estresse. Esse decréscimo observado, provavelmente, ocorreu devido à baixa assimilação de CO₂ pelas plantas, reduzindo a produção de fotoassimilados necessários para o crescimento e acúmulo de biomassa seca (ALVES et al., 2017; ALVES et al., 2018).

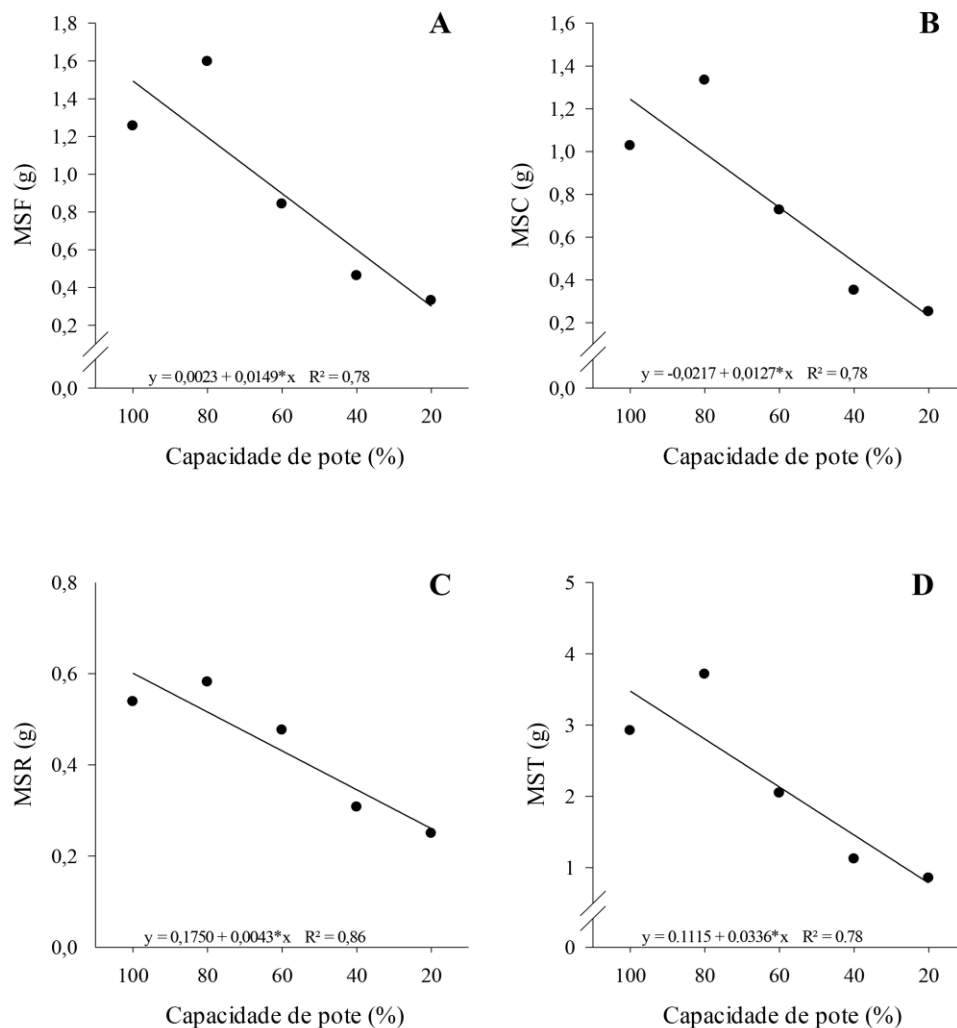


Figura 4 - Massa seca de folhas (MSF) (A), caules (MSC) (B), raízes (MSR) (C) e total (MST) (D) em plantas de *E. pauferrense* sob diferentes regimes hídricos.

A massa da folha por unidade de área (MFA), suculência e espessura da folha apresentaram comportamentos semelhantes com valores superiores nas plantas sob maior estresse hídrico, sendo observado um declínio de 14,6%, 47,9% e 35,3% em comparação ao tratamento controle (100% da CP) (Figura 5A, 5B e 5C). Já a densidade não apresentou significância em relação aos diferentes tratamentos hídricos, apresentando valor médio de $0,2004 \text{ mg mm}^{-3}$.

A MFA desempenha papel central nas estratégias ecológicas de plantas submetidas a condições de estresse (VILLAR et al., 2013; CHENG et al., 2014), sendo um indicador do desempenho de espécies ao longo de determinado período em ambientes ricos ou pobres em recursos (CASTRO-DÍEZ et al., 2000). Altos valores deste índice podem ser interpretados

como uma adaptação das plantas a baixa disponibilidade hídrica, associada a um período de maior vida útil das folhas (CATONI; GRATANI, 2014; PUGLIELLI et al., 2015), corroborando com o presente estudo. Plantas com folhas mais estreitas são menos suculentas, assim, o aumento da suculência está associado a uma maior espessura de folhas (OGBURN; EDWARDS, 2012; SACK et al., 2003). Maiores valores de suculência e espessura das folhas estão relacionados a uma maior capacidade de armazenamento de água, o que proporciona reservas de água durante o período de maior estresse hídrico (LAMONT; LAMONT, 2000).

A espessura das folhas tem importância fundamental no desenvolvimento e processo fotossintético de plantas, sendo associada a estratégias de aquisição e uso de recursos das espécies (TOUNEKTI et al., 2017). Geralmente, espécies que apresentam folhas mais espessas são encontradas em ambientes com recursos limitados e baixa disponibilidade hídrica (ROSADO; MATTOS, 2007; TOUNEKTI et al., 2017), corroborando com o presente estudo.

O conteúdo relativo de água (CRA) apresentou redução significativa à medida que aumentou a restrição hídrica, sendo registrado um decréscimo de 37,6% em comparação ao tratamento hídrico de 80% da CP (Figura 5D). O conteúdo relativo de água nas folhas de *E. paufferrense* pode ser considerado como um indicativo das condições das plantas em diferentes condições hídricas, de modo que determine o regime ideal que favoreça o desempenho fisiológico das plantas (ZHANG et al., 2014). A redução do CRA altera de forma significativa as respostas fisiológicas das plantas, de forma a afetar a integridade do aparelho fotossintético, podendo causar distúrbios no crescimento dos vegetais (QAYYUM et al., 2017; ZEGAOUI et al., 2017).

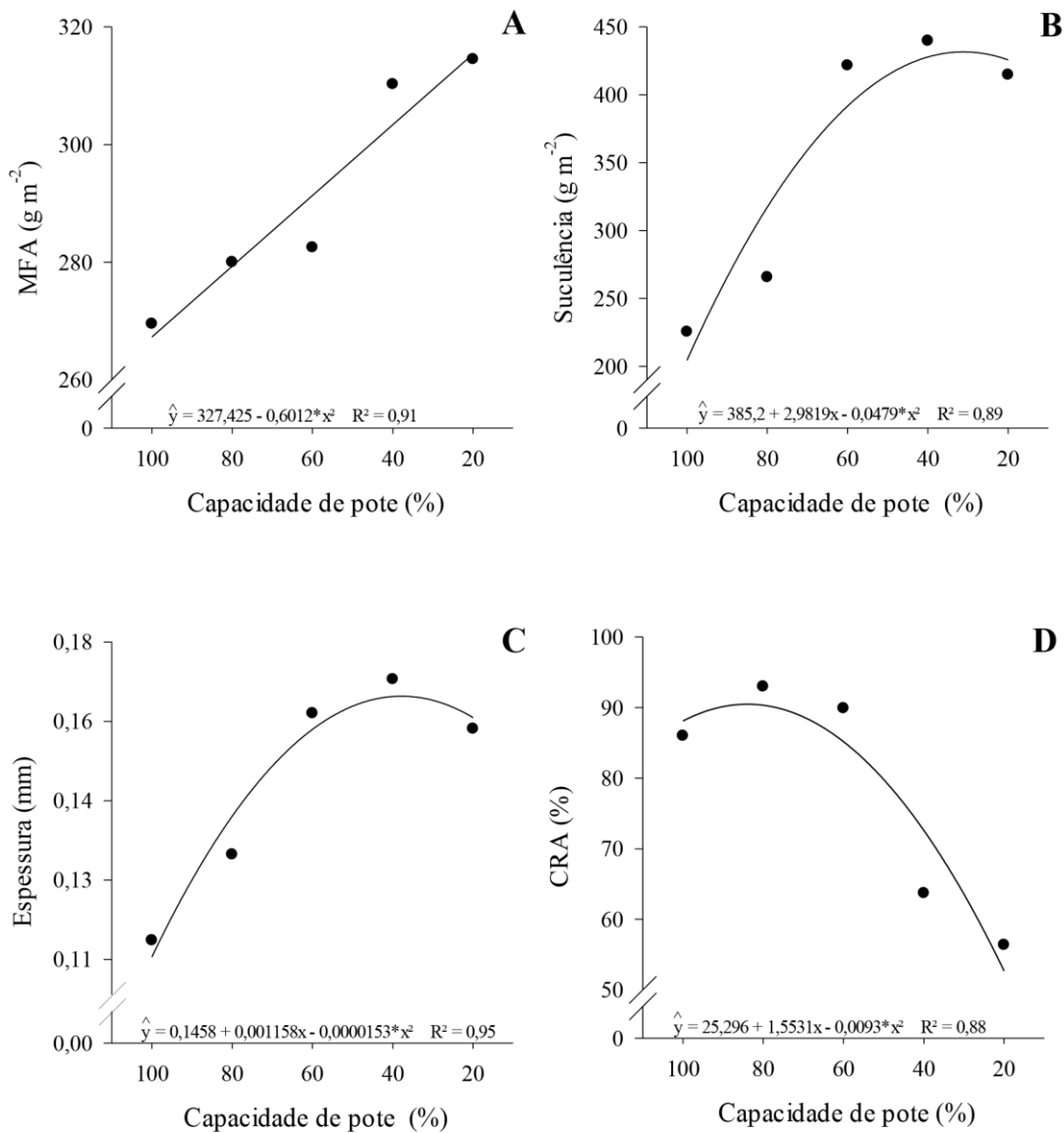


Figura 5 - Massa de folha por unidade de área (MFA) (A), suculência (B), espessura da folha (C) e conteúdo relativo de água (CRA) (D) em plantas de *E. paufferrense* sob diferentes regimes hídricos.

Os diferentes regimes hídricos influenciaram significativamente as trocas gasosas das plantas de *E. paufferrense*, exceto temperatura da folha, eficiência instantânea do uso da água e eficiência intrínseca do uso da água, cujo valores médios foram 34,9°C, 0,9817 [($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)/($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)] e 30,58 [($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)/($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)], respectivamente (Figura 6). Observa-se que a assimilação líquida de CO₂ (A) decresceu à medida que houve maior restrição hídrica, com acréscimo de 64,3% entre o maior (4,50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: 80% da CP) e menor (1,61 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: 20% da CP) valor (Figura 6A). A condutância estomática e transpiração apresentaram comportamentos semelhantes, com as maiores taxas registradas nas

condições de 100% e 80% da CP ($0,1461 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $4,29 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente) e as menores no tratamento de 20% da CP (Figura 6B e 6C).

Os menores valores de A, gs e E encontrados no tratamento com menor quantidade de água disponível no solo, pode ser explicado pelo controle estomático mais rigoroso e necessário nas plantas sob condições de estresse, com uma menor abertura dos estômatos, reduzindo a transpiração a partir de mecanismos que evitam a perda excessiva de água (GE et al., 2012; CUNHA et al., 2013; DALASTRA et al., 2014; SILVA et al., 2015a; TAIZ et al., 2017; RIBEIRO et al., 2018).

Por outro lado, a concentração interna de CO_2 reduziu com o aumento da disponibilidade hídrica, registrando valor superior no regime de 20% da CP com um acréscimo de 29,3% em comparação ao tratamento de 72% da CP (Figura 6D). Geralmente, reduções da A e gs são associadas a uma menor concentração interna de CO_2 se não houver danos no aparelho fotossintético causados pelo estresse (KALAJI et al., 2011). Dessa forma, a redução da C_i à medida que o estresse diminuiu pode ser ocasionada por fatores bioquímicos, ou seja, por um fator não estomático, como falta de ATP e NADPH, resultando em menor eficiência do fotossistema II (SALES et al., 2012; SILVA et al., 2014; SUN et al., 2014; RIBEIRO et al., 2018).

O menor regime hídrico (20% da CP) influenciou negativamente a eficiência instantânea de carboxilação (EiC) em plantas de *E. paufferrense*, apresentando redução de 64,5% em relação a condição de 71% da CP (Figura 6E). Esse comportamento da EiC pode ter ocorrido em função do fechamento estomático associado a deficiência hídrica das plantas, diminuindo a taxa fotossintética e conseqüentemente a eficiência de carboxilação, limitando assim a assimilação de CO_2 e menor atividade da Rubisco (NAZAR et al., 2015; MEJÍA-DE TAFUR et al., 2017).

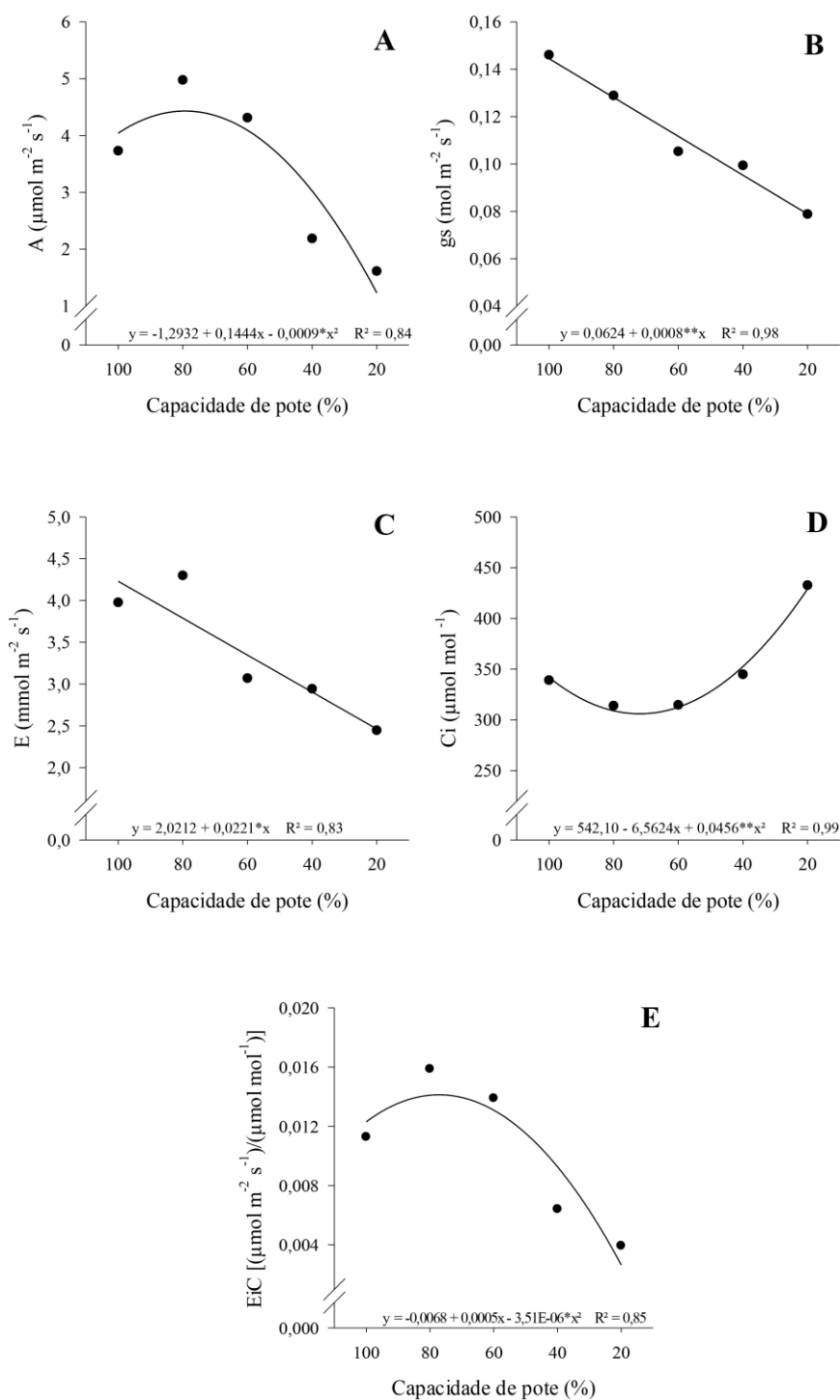


Figura 6 - Assimilação líquida de CO_2 (A) (A), condutância estomática (g_s) (B), transpiração (E) (C), concentração interna de CO_2 (C_i) e eficiência instantânea de carboxilação (D) em plantas de *E. paufferrense* sob diferentes regimes hídricos.

Constatou-se que houveram efeitos significativos na fluorescência da clorofila *a* de plantas de *E. paufferrense* submetidas ao estresse hídrico (Figura 7). A fluorescência inicial (F_0) apresentou aumento significativo à medida que a disponibilidade hídrica foi reduzida,

com o maior valor ($570,73$ elétrons quantum^{-1}) observado no tratamento de 20% da CP (Figura 7A). Esse aumento observado na F_0 nas condições de maior estresse hídrico, possivelmente ocorreu pelo fato da redução na capacidade de transferência de energia de excitação para o fotossistema II, indicando possível destruição do centro de reação do PSII (SÁ et al., 2015; KALAJI et al., 2017). Como observado no presente estudo, as condições de estresse severo podem alterar a estrutura dos pigmentos fotossintéticos no PSII, elevando os valores da F_0 (PERBONI et al., 2015).

A fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável (F_v), rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) e a razão F_v/F_0 aumentaram nas plantas de *E. paufferrense* submetidas a 80% da CP, com acréscimos de 37,0%, 51,6%, 23,2% e 61,0%, respectivamente, em comparação ao menor regime hídrico (Figura 7B, 7C, 7D e 7E).

A diminuição dos valores da F_m nas plantas de *E. paufferrense* possivelmente está associada a deficiências na fotorredução da quinona, uma vez que os centros de reação do PSII não atingiram a sua capacidade máxima, alterando as atividades fotoquímicas das folhas, promovendo assim uma menor capacidade de fixação de CO_2 no processo bioquímico da fotossíntese (REED et al., 2012; SILVA et al., 2015b; NUNES et al., 2017). Os maiores valores da F_v nas plantas sob maior disponibilidade hídrica podem estar associados a uma maior adaptação do tecido fotossintético ao escuro, proporcionando maior capacidade na transferência de energia dos elétrons para formação do redutor NADPH e ATP (BAKER, 2008; VIEIRA et al., 2010; SOUZA et al., 2019). Dessa forma, no presente estudo, constatou-se que houve perda dessa capacidade ao longo das baixas condições hídricas.

O rendimento quântico máximo (F_v/F_m) representa a eficiência de conversão de energia da luz absorvida no centro de reação do fotossistema II (RIBEIRO et al., 2019b), sendo que elevados valores desta variável indicam uma maior atividade fotoquímica. Segundo Soares et al. (2018), plantas que obtêm valores entre 0,75 e 0,85 elétrons quantum^{-1} estão com o aparelho fotossintético intacto (sem danos), evidenciando de acordo com o presente estudo que as plantas de *E. paufferrense* submetidas aos maiores níveis hídricos apresentaram rendimento quântico em valores adequados.

A razão F_v/F_0 representa a relação entre o fluxo de energia absorvida e energia dissipada, sendo um dos principais parâmetros a serem influenciados por estresses, possivelmente indicando a eficiência máxima do PSII e/ou a atividade fotossintética potencial, com valores adequados entre 4 e 6 elétrons quantum^{-1} (SILVA et al., 2015b; FERNANDES, 2019), observados no presente estudo no tratamento de 80% da CP.

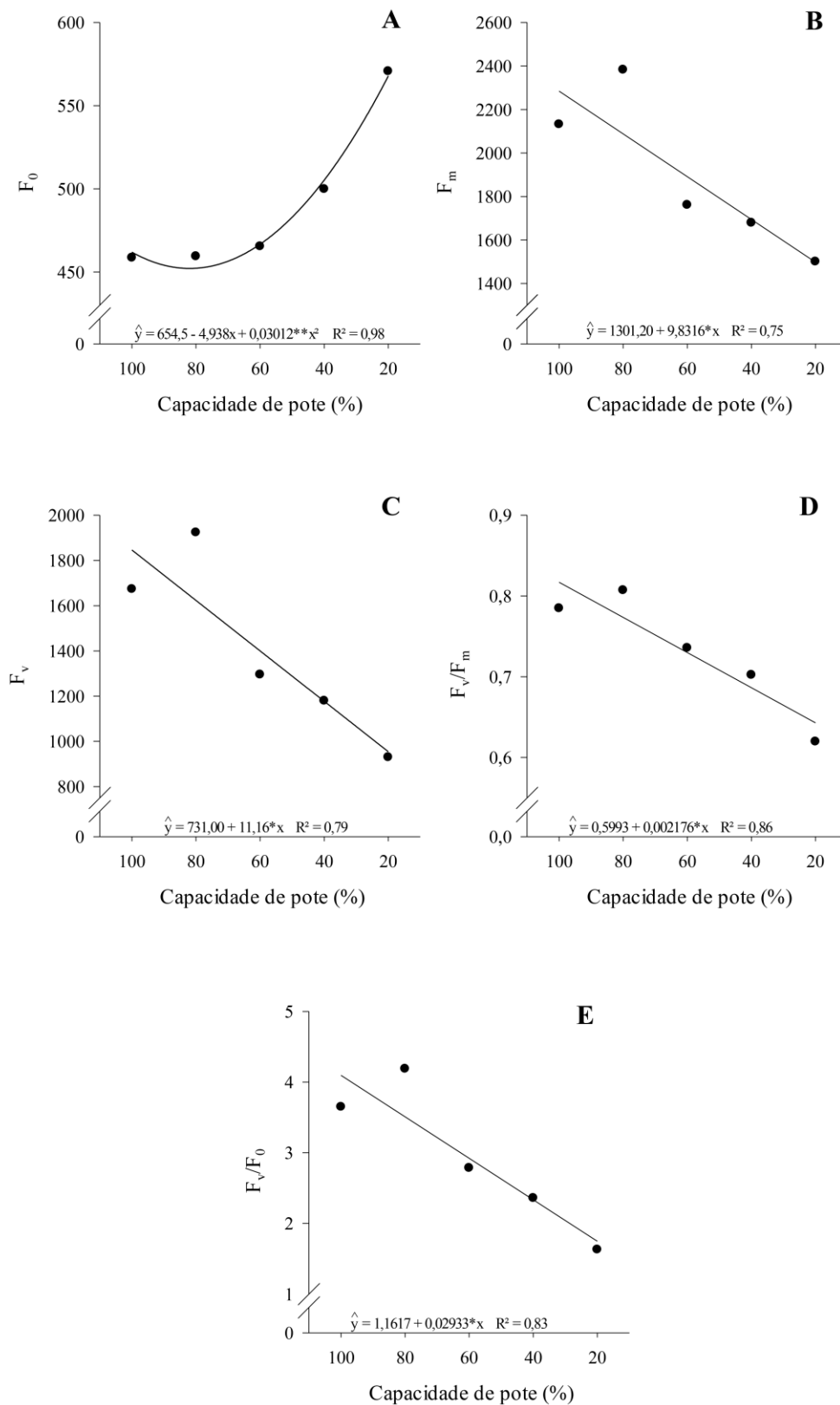


Figura 7 - Fluorescência inicial (F_0) (A), fluorescência máxima (F_m) (B), fluorescência variável (F_v) (C), rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) e razão F_v/F_0 em plantas de *E. paufferrense* sob diferentes regimes hídricos.

Os índices de clorofila em plantas de *E. paufferense* foram fortemente influenciados pelos diferentes tratamentos hídricos (Figura 8), exceto a razão entre clorofila *a* e *b* (*a/b*). Os índices de clorofila *a*, *b* e total diminuíram com o aumento do estresse hídrico, com decréscimos 31,5%, 43,5% e 34,3%, respectivamente, em comparação ao regime hídrico de 80% da CP (Figura 8A, 8B e 8C).

A redução dos índices de clorofila (*a*, *b* e total) nas plantas pode ter ocorrido em razão da maior sensibilidade destes pigmentos ao estresse hídrico, e conseqüentemente ocasionou à fotoinibição, diminuindo a atividade no aparato fotossintético das plantas, além de influenciar nos processos celulares como a expansão e divisão celular (VIEIRA et al., 2014; MOURA et al., 2016; KARGAR et al., 2017).

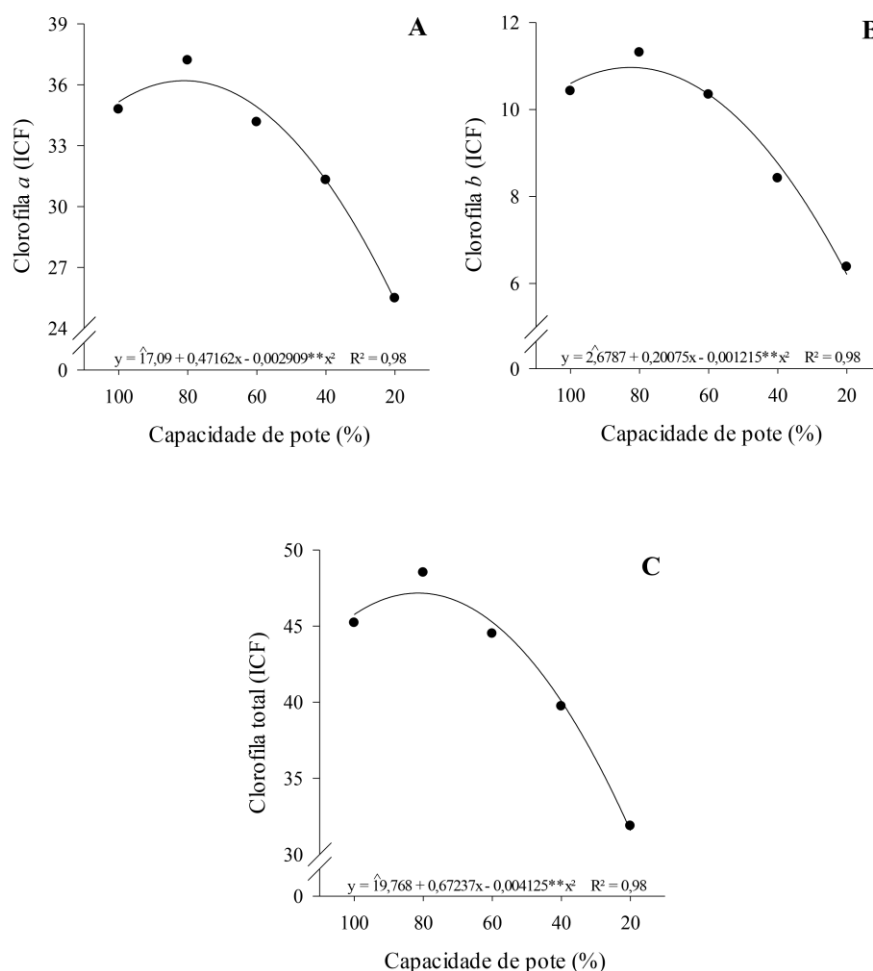


Figura 8 - Índices de clorofila a (A), clorofila b (B) e clorofila total (C) em plantas de *E. paufferense* sob diferentes regimes hídricos.

4.4 CONCLUSÕES

O regime hídrico de 80% da CP é o mais recomendado para produção de mudas de *E. paufferense*, promovendo maior crescimento e modificações de forma significativa nos aspectos morfofuncionais, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e índices de clorofila;

Apesar de tolerar o maior estresse hídrico, as plantas submetidas a 20% da CP apresentaram reduções na assimilação líquida de CO₂, que conseqüentemente afetou de forma negativa as demais variáveis morfofisiológicas.

4.5 REFERÊNCIAS

ALVES, M. M.; ALBUQUERQUE, M. B.; PEREIRA, W. E.; LUCENA, M. F. A.; AZEVEDO, J. P. S. Morpho-physiological analyses of *Allamanda blanchetii* A. DC. seedlings under water déficit. **Bioscience Journal**, v. 33, n. 5, p. 1134–1143, 2017.

ALVES, M. M.; ALBUQUERQUE, M. B.; PEREIRA, W. E.; FELIX, V. J. L.; AZEVEDO, J. P. L. Morphophysiological evaluation of *Bauhinia divaricata* L. (Fabaceae) plants at different water regimes. **Bioscience Journal**, v. 34, n. 1, p. 120–130, 2018.

ANJUM, S. A.; XIE, X. Y.; WANG, L. C.; SALEEM, M. F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 9, p. 2026–2032, 2011.

AZERÊDO, G. A.; PAULA, R. C.; VALERI, S. V. Germination of *Piptadenia moniliformis* Benth. seeds under water stress. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 1, p. 193–202, 2016.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 89–113, 2008.

BARRS, H. D.; WEATHERLEY, P. E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Australian Journal of Biological Science**, v. 15, n. 3, p. 413–428, 1962.

BASSEGIO, D.; SANTOS, R. F.; NOGUEIRA, C. E. C.; CATTANÊO, A. J.; ROSSETTO, C. Irrigation management in the culture of linseed. **Applied Research & Agrotecnology**, v. 6, n. 1, p. 21–28, 2013.

BASSO, S. **Caracterização morfológica e fixação biológica de nitrogênio de espécies de *Adesmia* DC e *Lotus* L.**, 1999. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. Jaboticabal: FUNEP, 2003.

BRITO, M. E. B.; SOARES, L. A. A.; FERNANDES, P. D.; LIMA, G. S.; SÁ, F. V. S.; MELO, A. S. Comportamento fisiológico de combinações copa/porta-enxerto de citros sob estresse hídrico. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 7, p. 857–865, 2012.

CAPARROTTA, S.; MASI, E.; ATZORI, G.; DIAMANTI, I.; AZZARELLO, E.; MANCUSO, S.; PANDOLF, C. Growing spinach (*Spinacia oleracea*) with different seawater concentrations: Effects on fresh, boiled and steamed leaves. **Scientia Horticulturae**, v. 256, p. 1–7, 2019.

CASTRO-DÍEZ, P.; PUYRAVAUD, J. P.; CORNELISSEN, J. H. C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. **Oecologia**, v. 124, p. 476–486, 2000.

CATONI, R.; GRATANI, L. Variation in leaf respiration and photosynthesis ratio in response to air temperature and water availability among Mediterranean evergreen species. **Journal of Arid Environments**, v. 102, p. 82–88, 2014.

CHEN, D.; WANG, S.; CAO, B.; CAO, D.; LENG, G.; LI, H.; YIN, L.; SHAN, L.; DENG, X. Genotypic variation in growth and physiological response to drought stress and re-watering reveals the critical role of recovery in drought adaptation in maize seedlings. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, n. 1241, p. 1–15, 2016.

CHENG, T.; RIVARD, B.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A. G.; FÉRET, J.; JACQUEMOUD, S.; USTIN, S. L. Deriving leaf mass per area (LMA) from foliar reflectance across a variety of plant species using continuous wavelet analysis. **Journal of Photogrammetry and Remote Sensing**, v. 87, p. 28–38, 2014.

CNCFLORA. *Erythroxylum paufferrense*. Disponível em: <[http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Erythroxylum paufferrense](http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Erythroxylum%20paufferrense)>. Acesso em: 15/11/2019.

CODY, R. **An Introduction to SAS University Edition**. Cary: SAS Institute, 2015.

CUNHA, R. L. M.; FILHO, B. G. S.; COSTA, R. C. L.; VIÉGAS, I. J. M. Physiological assessment in young Brazilian and African mahogany plants during the dry and rainy seasons in northeastern Pará state, Brazil. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 56, n. 3, p. 255–260, 2013.

DALASTRA, G. M.; ECHER, M. M.; GUIMARAES, V. F.; HACHMANN, T. L.; INAGAKI, A. M. Trocas gasosas e produtividade de três cultivares de meloeiro conduzidos com um e dois frutos por planta. **Bragantia**, v. 73, n. 4, p. 365–371, 2014.

DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **Forest Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10–13, 1960.

FERNANDES, C. **Formas de nitrogênio como atenuadores do estresse salino em plantas de abobrinha.**, 2019. Universidade Federal Rural do Semi-Árido.

FERNANDES, E. T.; CAIRO, P. A. R.; NOVAES, A. B. Respostas fisiológicas de clones de eucalipto cultivados em casa de vegetação sob deficiência hídrica. **Ciência Rural**, v. 45, n. 1, p. 29–34, 2015.

FERRARI, E.; PAZ, A.; SILVA, A. C. Déficit hídrico no metabolismo da soja em semeaduras antecipadas no Mato Grosso. **Nativa**, v. 3, n. 1, p. 67–77, 2015.

GE, Z. M.; ZHOU, X.; KI, S. K.; PELTOLA, H.; BIASI, C.; SHURPALI, N.; MARTIKAINEN, P. J.; WANG, K. Y. Measured and modeled biomass growth in relation to photosynthesis acclimation of a bioenergy crop (Reed canary grass) under elevated temperature, CO₂ enrichment and different water regimes. **Biomass and Bioenergy**, v. 46, p. 251–262, 2012.

GUAN, X. K.; SONG, L.; WANG, T. C.; TURNER, N. C.; LI, F. M. Effect of drought on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and yield of six different-era spring wheat cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 201, n. 4, p. 253–66, 2014.

HAZRATI, S.; TAHMASEBI-SARVESTANI, Z.; MODARRES-SANAVY, S. A.; MOKHTASSI-BIDGOLI, A.; NICOLA, S. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 106, p. 141–148, 2016.

HU, H.; XIONG, L. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, p. 715–741, 2014.

HUNT, G. Effect of styroblock design and cooper treatment on morphology of conifer seedlings. **Target seedling symposium, meeting of the western forest nursery associations, general technical report RM-200**. p.218–222, 1990. Roseburg: Proceedings... Collins: United States Department of Agriculture.

JONG, M.; LEYSER, O. Developmental plasticity in plants. In: Harbor, C. S. **Symposia on quantitative biology**. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2012. p. 63–73.

KALAJI, H. M.; GOVINDJEE, K. B.; KOSCIELNIAK, J.; ZUK-GOŁASZEWSKA, K. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. **Environmental and Experimental Botany**, v. 73, p. 64–72, 2011.

KALAJI, H. M.; SCHANSKER, G.; BRESTIC, M.; BUSSOTTI, F.; CALATAYUD, A.; FERRONI, L.; GOLTSEV, V.; GUIDI, L.; JAJOO, A.; LI, P. (2017) Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. **Photosynthesis Research**, v. 132, n. 1, p. 13–66, 2017.

KARGAR, M.; SURESH, R.; LEGRAND, M.; JUTRAS, P.; CLARK, O. G.; PRASHER, S. O. Reduction in water stress for tree saplings using hydrogels in soil. **Journal of Geoscience and Environment Protection**, v. 5, n. 1, p. 27–39, 2017.

KERBAUY, G. **Fisiologia vegetal**. 2^o ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2012.

KIMBALL, S.; FUNK, J. L.; SANDQUIST, D.; EHLERINGER, J. R. (2016). Ecophysiological considerations for restoration. **Foundations of Restoration Ecology**. p. 153–181, 2016. Washington: Island Press.

KLUGE, M.; TING, I. **Crassulacean acid metabolism: Analysis of an ecological adaptation**. Berlin: Springer-Verlag, 1978.

KUROMORI, T.; SEO, M.; SHINOZAKI, K. ABA transport and plant water stress responses. **Trends in Plant Science**, v. 23, n. 6, p. 513–522, 2018.

LAMONT, B.; LAMONT, H. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. **Physiologia Plantarum**, v. 110, n. 1, p. 64–71, 2000.

LIMA, J. F.; PEIXOTO, C. P.; LEDO, C. A. S. Índices fisiológicos e crescimento inicial de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em casa de vegetação. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 31, n. 5, p. 1358–1363, 2007.

LOIOLA, M. I. B.; AGRA, M. F.; BARACHO, G. S.; QUEIROZ, R. T. Flora da Paraíba, Brasil: Erythroxylaceae Kunth. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 2, p. 473–487, 2007.

LUO, H. H.; ZHANG, Y. L.; ZHANG, W. F. Effects of water stress and rewatering on photosynthesis, root activity, and yield of cotton with drip irrigation under mulch. **Photosynthetica**, v. 54, n. 1, p. 65–73, 2016.

MACHADO, E. C.; SCHMIDT, P. T.; MEDINA, C. L.; RIBEIRO, R. V. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 40, n. 12, p. 1161–1170, 2005.

MANSOOR, U.; FATIMA, S.; HAMEED, M.; NASEER, M.; AHMAD, M. S. A.; ASHRAF, M.; AHMAD, F.; WASEEM, M. Structural modifications for drought tolerance in stem and leaves of *Cenchrus ciliaris* L. ecotypes from the Cholistan Desert. **Flora**, v. 261, n. 2019, p. 1–11.

MEJÍA-DE TAFUR, M. S.; RIAÑO-HERRERA, N. M.; URREGO-MESA, J. B.; IBARRA-ESPINOSA, D. M.; ZAPATA-DUQUE, C. M. Effect of soil water availability on gas exchange in young trees of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. **Acta Agronómica**, v. 66, n. 4, p. 549–557, 2017.

MOURA, A. R.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, J. A. A.; LIMA, T. V. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 2, p. 345–354, 2016.

NAZAR, R.; UMAR, S.; KHAN, N. A. Exogenous salicylic acid improves photosynthesis and growth through increase in ascorbate-glutathione metabolism and S assimilation in mustard under salt stress. **Plant Signaling & Behavior**, v. 10, n. 3, p. 1–10, 2015.

NUNES, J.; CAVALCANTE, L.; PEREIRA, W.; SOUZA, J.; ALMEIDA, D.; ORESCA, D.; FERNANDES, P. Gas exchange and productivity of yellow passion fruit irrigated with saline water and fertilized with potassium and biofertilizer. **Ciencia e Investigaçòe Agraria**, v. 44, n. 2, p. 168–183, 2017.

OGBURN, R. M.; EDWARDS, E. Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. **Plant, Cell and Environment**, v. 35, n. 9, p. 1533–1542, 2012.

OJEDA, H.; RUBILAR, R. A.; MONTES, C.; CANCINO, J.; ESPINOSA, M. Leaf area and growth of *Chilean radiata* pine plantations after thinning across a water stress gradient. **New Zealand Journal of Forestry Science**, v. 48, p. 1–11, 2018.

PADILHA, N. S.; SILVA, C. J.; PEREIRA, S.; SILVA, J. A. N.; HEID, D. M.; BOTTEGA, S. P.; SCALON, S. P. Q. Crescimento inicial do pinhão-manso submetido a diferentes regimes hídricos em latossolo vermelho distrófico. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 2, p. 513–521, 2016.

PERBONI, A. T.; MARTINAZZO, E. G.; SILVA, D. M.; BACARIN, M. A. Baixas temperaturas sobre a fluorescência da clorofila a em plantas de diferentes híbridos de canola. **Ciência Rural**, v. 45, n. 2, p. 215–222, 2015.

PETTER, G.; WAGNER, K.; WANEK, W.; DELGADO, E. J. S.; ZOTZ, G.; CABRAL, J. S.; KREFT, H. Functional leaf traits of vascular epiphytes: Vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals. **Functional Ecology**, v. 30, n. 2, p. 188–198, 2016.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 82, n. 2009, p. 565–588, 2009.

PŠIDOVÁ, E.; DITMAROVÁ, L.; JAMNICKÁ, G.; KURJAK, D.; MAJEROVÁ, J.; CZAJKOWSKI, T.; BOLTE, A. Photosynthetic response of beech seedlings of different origin to water deficit. **Photosynthetica**, v. 53, n. 2, p. 187–194, 2015.

PUGLIELLI, G.; CRESCENTE, M. F.; FRATTAROLI, A. R.; GRATANI, L. Leaf mass per area (LMA) as a possible predictor of adaptive strategies in two species of *Sesleria* (Poaceae): Analysis of morphological, anatomical and physiological leaf traits. **Annales Botanici Fennici**, v. 52, p. 135–143, 2015.

QAYYUM, A.; RAZZAQ, A.; BIBI, Y.; et al. Water stress effects on biochemical traits and antioxidant activities of wheat (*Triticum aestivum* L.) under In vitro conditions. **Acta Agriculturae Scandinavica**, v. 68, n. 4, p. 283–290, 2017.

RAHMAN, I. U.; AFZAL, A.; IQBAL, Z.; et al. Response of plant physiological attributes to altitudinal gradient: plant adaptation to temperature variation in the Himalayan region. **Science of The Total Environment**, v. 706, p. 1–28, 2020.

REED, S.; SCHNELL, R.; MOORE, M. J.; DUNN, C. Chlorophyll a + b content and chlorophyll fluorescence in avocado. **Journal of Agricultural Science**, v. 4, n. 4, p. 29–36, 2012.

RIBEIRO, J. E. S.; BARBOSA, A. J. S.; LOPES, S. F.; PEREIRA, W. E.; ALBUQUERQUE, M. B. Seasonal variation in gas exchange by plants of *Erythroxylum simonis* Plowman. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 2, p. 287–296, 2018.

RIBEIRO, J. E. S.; LEITE, A. P.; NÓBREGA, J. S.; et al. Temperatures and substrates for germination and vigor of *Erythroxylum pauferrense* Plowman seeds. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 41, p. 1–7, 2019a.

RIBEIRO, J. E. S.; FIGUEIREDO, F. R. A.; COÊLHO, E. S.; ALBUQUERQUE, M. B. Morphophysiological aspects of young *Calotropis procera* plants submitted to different shading levels. **Scientia Plena**, v. 15, n. 11, p. 1–10, 2019b.

ROCHA, D. K.; MACIEL, G. M.; FRAGA JUNIOR, E. F.; et al. Seleção de genótipos de tomateiro submetidos ao estresse hídrico em função da expressão de características fisiológicas. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 11, n. 2, p. 80–84, 2016.

ROMERO-MUNAR, A.; BARAZA, E.; CIFRE, J.; ACHIR, C.; GULÍAS, J. Leaf plasticity and stomatal regulation determines the ability of *Arundo donax* plantlets to cope with water stress. **Photosynthetica**, v. 56, n. 2, p. 698–706, 2018.

ROSADO, B. H. P.; MATTOS, E. A. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 741–752, 2007.

SÁ, F. V. S.; BRITO, M. E. B.; SILVA, L. A.; MOREIRA, R. C. L.; FERNANDES, P. D.; FIGUEIREDO, L. C. Fisiologia da percepção do estresse salino em híbridos de tangerineira - Sunki Comum sob solução hidropônica salinizada. **Comunicata Scientiae**, v. 6, n. 4, p. 463–470, 2015.

SACK, L.; COWAN, P.; JAIKUMAR, N.; HOLBROOK, N. The ‘hydrology’ of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 8, p. 1343–1356, 2003.

SÁEZ, P. L.; RIVERA, B. K.; RAMÍREZ, C. F.; VALLEJOS, V.; CAVIERES, L. A.; CORCUERA, L. J.; BRAVO, L. A. Effects of temperature and water availability on light energy utilization in photosynthetic processes of *Deschampsia antarctica*. **Physiologia Plantarum**, v. 164, p. 31–44, 2018.

SALES, C. R. G.; RIBEIRO, R. V.; MACHADO, D. F. S. P.; MACHADO, R. S.; DOVIS, V. L.; LAGÔA, A. M. M. A. Trocas gasosas e balanço de carboidratos em plantas de

cana-de-açúcar sob condições de estresses radiculares. **Bragantia**, v. 71, n. 3, p. 319–327, 2012.

SILVA, L. A.; BRITO, M. E. B.; SÁ, F. V.; MOREIRA, R. C. L.; SOARES FILHO, W. S.; FERNANDES, P. D. Mecanismos fisiológicos em híbridos de citros sob estresse salino em cultivo hidropônico. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 18, p. 1–7, 2014.

SILVA, K. I.; SALES, C. R. G.; MARCHIORI, P. E. R.; SILVEIRA, N. M.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Short-term physiological changes in roots and leaves of sugarcane varieties exposed to H₂O₂ in root medium. **Journal of Plant Physiology**, v. 177, p. 93–99, 2015a.

SILVA, F. G.; DUTRA, W. F.; DUTRA, A. F.; OLIVEIRA, I. M.; FIGUEIRAS, L. M. B.; MELO, A. S. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 19, n. 10, p. 946–952, 2015b.

SOARES, L. A. A.; FERNANDES, P. D.; LIMA, G. S.; BRITO, M. E. B.; NASCIMENTO, R.; ARRIEL, N. H. Physiology and production of naturally-colored cotton under irrigation strategies using salinized water. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 53, n. 6, p. 746–755, 2018.

SOUZA, C. C.; OLIVEIRA, F. A.; SILVA, I. F.; AMORIM NETO, M. S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, n. 3, p. 338–342, 2000.

SOUZA, N. S.; CONCEIÇÃO, H. E. O.; SILVA, M. K. F.; OLIVEIRA, L. J. S.; MAIA, W. J. M. S.; FILHO, M. S. Crescimento e desenvolvimento de plantas jovens de ipê-amarelo submetidas a diferentes regimes hídricos. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, v. 12, n. 7, p. 3108–3117, 2018.

SOUZA, J. T. A.; RIBEIRO, J. E. S.; RAMOS, J. P. F.; SOUSA, H.; ARAÚJO, J. S.; LIMA, G. F. C.; DIAS, J. A. Rendimento quântico e eficiência de uso da água de genótipos de palma forrageira no Semiárido brasileiro. **Archivos de Zootecnia**, v. 68, n. 262, p. 268–273, 2019.

SUN, J.; ZHANG, Q.; TABASSUM, M. A.; YE, M.; PENG, S.; LI, Y. The inhibition of photosynthesis under water deficit conditions is more severe in flecked than uniform irradiance in rice (*Oryza sativa*) plants. **Functional Plant Biology**, v. 44, n. 4, p. 464–472, 2017.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TOUNEKTI, T.; AL-TURKI, T. A.; MAHDHI, M.; KHEMIRA, H. Leaf Functional Trait Variation Associated with Salinity Tolerance in *Salvadora persica*. **Indian Journal of Pure & Applied Biosciences**, v. 5, n. 2, p. 14–21, 2017.

VIEIRA, D. P.; PORTES, T. A.; SERAPHIN, E. S.; TEIXEIRA, J. B. Fluorescência e teores de clorofila em abacaxizeiro cv. Perola submetido a diferentes concentrações de sulfato de amônio. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 32, n. 2, p. 360–368, 2010.

VIEIRA, G. H. S.; MANTOVANI, E. C.; SEDIYAMA, G. C.; DELAZAR, F. T. Indicadores morfo-fisiológicos do estresse hídrico para a cultura da cana-de-açúcar em função de lâminas de irrigação. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 3, p. 65–75, 2014.

VILLAR, R.; RUIZ-ROBLETO, J.; UBERA, J. L.; POORTER, H. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: an anatomical analysis of 26 woody species. **American Journal of Botany**, v. 100, n. 10, p. 1969–1980, 2013.

WARREN, C. R.; ARANDA, I.; CANO, F. J. Metabolomics demonstrates divergent responses of two Eucalyptus species to water stress. **Metabolomics**, v. 8, n. 2, p. 186–200, 2012.

WHYTE, G.; HOWARD, K.; HARDY, G. E. ST J.; BURGESS, T. I. Foliar pests and pathogens of *Eucalyptus dunnii* plantations in southern Queensland. **Australian Forestry**, v. 74, n. 3, p. 161–169, 2011.

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, n. 4, p. 486–493, 1991.

WU, G.; LIU, H.; HUA, L.; LUO, Q.; LIN, Y.; HE, P.; LIU, J.; YE, Q. Differential responses of stomata and photosynthesis to elevated temperature in two co-occurring subtropical forest tree species. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, n. 467, p. 1–8, 2018.

ZEGAOU, Z.; PLANCHAIS, S.; CABASSA, C.; DJEBBAR, R.; BELBACHIR, O. A.; CAROL, P. Variation in relative water content, proline accumulation and stress gene expression in two cowpea landraces under drought. **Journal of Plant Physiology**, v. 218, p. 26–34, 2017.

ZHANG, L. X.; LAI, J. H.; LIANG, Z. S.; ASHRAF, M. Interactive effects of sudden and gradual drought stress and foliar-applied glycinebetaine on growth, water relations, osmolyte accumulation and antioxidant defence system in two maize cultivars differing in drought tolerance. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 200, n. 6, p. 425–433, 2014.

5.0 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O conhecimento de fatores ambientais e variáveis ecofisiológicas do sub-bosque são fundamentais à pesquisa ecológica. As plantas de *E. pauferrense* apresentaram respostas nas diferentes condições em que foram analisadas, demonstrando plasticidade fenotípica. Os fatores ambientais (variação sazonal) influenciaram no crescimento e desempenho ecofisiológico da espécie, em que a menor disponibilidade hídrica e alta irradiância proporcionaram efeitos negativos nas plantas. Assim, o menor desempenho de *E. pauferrense* na área de dossel fechado, provavelmente ocorreu devido à baixa penetração da irradiância direta e intermitente no sub-bosque. Analisando em conjunto, constatou-se que os níveis de sombreamento e regimes hídricos testados apresentaram respostas similares ao efeito sazonal nas plantas, em que se constatou-se maior desenvolvimento ecofisiológico no período chuvoso (maior disponibilidade hídrica e menor irradiância), bem como nas condições controladas de sombreamento entre 30% e 50%, e regime hídrico de 80% da capacidade de pote.

A partir desta pesquisa, busca-se entender aspectos teóricos e práticos relacionados ao crescimento, desenvolvimento e ecofisiologia de plantas de sub-bosque, a exemplo de *E. pauferrense*, subsidiando o desenvolvimento de programas que busquem a reintrodução dessa espécie em áreas perturbadas, como os Brejos de Altitude, de forma a contribuir para a propagação e conservação da esp