

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais – CFT

**CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE CLONES DE *Bertholletia
excelsa* H. & B. EM PLANTIOS DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA
CENTRAL**

MARCIEL JOSÉ FERREIRA

Manaus, Amazonas
Fevereiro 2013

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - CFT

**CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE CLONES DE *Bertholletia
excelsa* H. & B. EM PLANTIOS DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA
CENTRAL**

MARCIEL JOSÉ FERREIRA

Orientador: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves

Coorientador: Dr. João Baptista Silva Ferraz

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências de Florestas Tropicais, área de concentração: Silvicultura Tropical.

Manaus, Amazonas

Fevereiro 2013

F383

Ferreira, Marciel José

Características ecofisiológicas de clones de *Bertholletia excelsa* H. & B. em plantios de produção na Amazônia Central / Marciel José Ferreira.--- Manaus : [s.n.], 2013.

xiv, 80 f. : il. color.

Tese (doutorado) --- INPA, Manaus, 2013

Orientador : José Francisco de Carvalho Gonçalves

Coorientador : João Baptista Silva Ferraz

Área de concentração : Ciências de Florestas Tropicais

1. Trocas gasosas. 2. Concentração de nutrientes foliares. 3. Eficiência fotossintética no uso de nutrientes. 4. Fluorescência da clorofila *a*. 5. Castanheira-da-amazônia. I. Título.

CDD 19. ed. 634.575

Sinopse:

Respostas fisiológicas de clones de *Bertholletia excelsa* foram estudadas em plantios de produção na Amazônia Central. Aspectos relacionados ao desempenho fotossintético, às trocas gasosas, à eficiência fotossintética no uso de nutrientes e irradiância foram analisados em árvores propagadas por enxertia.

Palavras-chave:

Trocas gasosas, concentração de nutrientes foliares, eficiência fotossintética no uso de nutrientes, fluorescência da clorofila *a*, Castanheira-da-amazônia

AGRADECIMENTOS

Ao INPA e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais (PPG-CFT) pela oportunidade concedida;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão das bolsas de doutorado e doutorado sanduíche, este último apoiado pelo projeto “*Building partnerships and networks for the implementation of the National Plan for Promotion of Socio-Biodiversity Product Chains in the Brazilian Amazon region: Local sustainable economies and value chains of extractivist products – the case of Brazil nut (SocioBio.net)*”;

Aos meus orientadores, Dr. José Francisco e Dr. João Ferraz, pela orientação, confiança, respeito, amizade, oportunidade e contribuição à minha formação profissional e pessoal desde o início de meus estudos na Pós-Graduação do INPA;

Ao Dr. Ulysses Santos Junior, pela amizade, convivência e imprescindível ajuda e discussões durante o preparo desta tese;

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais pelos ensinamentos transmitidos;

À Universidade Federal do Amazonas (UFAM), em nome de meu tutor Professor Dr. Manuel de Jesus, pela compreensão e apoio durante o período em que estive ausente da Unidade para realização deste trabalho;

Às secretárias do PPG-CFT, Ana e Valdecira, por todo apoio prestado durante minhas atividades do mestrado e doutorado;

Aos responsáveis da Empresa Agropecuária Aruanã S. A., Sr. Sérgio Vergueiro, Sr. Gabriel Teixeira e Dr. Roberval Lima, e aos funcionários Nonato, D. Ana, D. Beti, Preto, Ronger, Romildo, Bené e Samuel, pelo apoio incondicional para realização deste trabalho;

Aos meus queridos e amados pais, João Batista e Alice de Fátima, e ao meu irmão, Márcio, pelo amor, educação, carinho, incentivo e total apoio na realização de meus estudos e por me ensinarem os verdadeiros princípios de convivência e honestidade;

A toda equipe do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV): Ana Maria, Cristiane, Viviane, Iane, Larissa, Flávia, Rebeca, Gilberto, Carlos, João Vitor, Andreia, Fernanda, Aurora, Saul, Vanderlei, Sabrina, Renah, Roni, Luciedi, Paulo, Rafaela, Maria Eliza, pela convivência, apoio e discussões;

Ao Jair, pela amizade e grande ajuda nas coletas dos dados em campo;

Aos funcionários do Laboratório Temático de Solos e Plantas (LTSP) do INPA, em especial ao Jonas Filho, pela ajuda nas análises químicas de solos e do material vegetal;

À Universidade de Freiburg e ao grupo de pesquisa do Professor Dr. Heinz Rennenberg, às secretárias Sabine e Annette, os estudantes Silvija, Frosina, Xiuyuan, Anita e Bin, pela convivência e recepção durante o período do estágio de doutorado sanduíche na Alemanha;

Aos colegas das turmas de mestrado e doutorado do PPG-CFT, e dos demais Programas de Pós-Graduação do INPA, pela amizade, convivência e pelos momentos de confraternização;

Aos amigos de república em Manaus, André, Carlos, Rubens, Ricardo, Rafael, Gilberto e Diogo, pelos agradáveis momentos de nossa convivência;

Enfim, a todos aqueles que contribuíram para a realização deste trabalho e curso, muito obrigado!

RESUMO

Uma das possibilidades para reincorporar aos processos produtivos mais de 700 mil km² de áreas na região Amazônica passa pela instalação de programas de reflorestamento. No entanto, um dos segmentos destes programas, os plantios de produção exigem conhecimento robusto sobre a(s) espécie(s) selecionada(s) para esta finalidade. Dentre as espécies já utilizadas para fins de plantios, a Castanheira-da-amazônia (*Bertholletia excelsa* H. B.) tem sido uma das espécies florestais nativas mais utilizadas para a recuperação de áreas alteradas e composição de sistemas agroflorestais. A maior experiência com plantios de produção desta espécie é a Empresa Agropecuária Aruanã S. A. (Itacoatiara, AM) com 1.257.000 árvores plantadas. Os plantios foram constituídos basicamente com cinco clones (Aruanã - ARU, 609, 606, Manuel Pedro - MP e Santa Fé - SF) propagados por enxertia. Apesar dos números envolvidos nos plantios de Castanheira-da-amazônia já impressionarem, pesquisas com o objetivo de conhecer o potencial fisiológico destes clones e sua interação com fatores de sítio em plantios de produção ainda não foram realizadas. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar o desempenho fisiológico dos clones acima relacionados no campo e suas respostas a fatores temporais (períodos de alta e baixa precipitação) e espaciais (ambiente de crescimento das folhas na copa – pleno sol e sombra). Para tanto, estudaram-se características relacionadas à fotossíntese e os desdobramentos de captação e uso da irradiância, assim como da assimilação e composição isotópica de carbono, potencial hídrico foliar, área foliar específica, concentração de nutrientes foliares e eficiência fotossintética no uso de nutrientes. Os clones apresentaram diferentes respostas para a maioria das variáveis analisadas. O clone ARU exibiu o melhor desempenho em relação à assimilação de carbono ($12 - 14,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e eficiência fotossintética no uso de nutrientes. Neste mesmo clone, a média de fotossíntese foi cerca de 28% superior ao clone SF ($8,4 - 11,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e foi mais eficiente, principalmente no uso dos macronutrientes N ($93 - 118 \text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$), P ($4157 - 4761 \text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$) e K ($1030 - 1612 \text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$). O clone 609 exibiu maior acúmulo foliar de Ca ($5,0 - 12,2 \text{g kg}^{-1}$) e Mg ($1,7 - 2,7 \text{mg kg}^{-1}$), eficiência fotossintética no uso de P e K, e melhor eficiência de captação e uso da irradiância a partir dos índices de desempenho PI_{ABS} ($1,3 - 2,5$) e PI_{total} ($0,7 - 1,4$). O clone 606 acumulou mais K ($2,9 - 8,1 \text{g kg}^{-1}$) foliar e apresentou alta eficiência fotossintética no uso de N ($84 - 115 \text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$). O clone MP acumulou mais Mg ($2,1 - 3,1 \text{g kg}^{-1}$) foliar, porém, juntamente com o clone SF, exibiram menor eficiência fotossintética no uso dos nutrientes. Este último mostrou maiores índices de desempenho (PI_{ABS} e PI_{total}) e composição isotópica de carbono ($-30,1 - -28,7\%$); entretanto, mostrou menores valores de condutância estomática e fotossíntese. Os clones apresentaram em folhas de sol maior fotossíntese na unidade de área foliar, respiração no escuro, condutância estomática, transpiração, irradiâncias de compensação e saturação, composição isotópica de carbono, concentração de Mn, PI_{total} e expressão da fase IP (abundância relativa de PSI em relação ao PSII). Em folhas de sombra observou-se maior área foliar específica, maiores concentrações de P e K e maior valor do índice PI_{ABS} . De modo geral, houve maior acúmulo foliar de Mn e maiores índices F_v/F_m , PI_{ABS} e PI_{total} durante o período de alta precipitação. Por outro lado, resultados superiores de fotossíntese na unidade de massa foliar, área foliar específica e concentrações de P e K foram observados durante o período de baixa precipitação. Portanto, pode-se concluir que os clones de *B. excelsa* possuem distintos desempenhos fisiológicos quando utilizados em plantios de produção e exibem diferentes respostas em níveis estruturais e funcionais aos fatores espaciais e temporais.

ABSTRACT

To reincorporate to the productive processes up to 700,000 km² of areas in Amazon region involves the implementation of reforestation programs. However, one of the segments of these programs, the productive plantations requires robust knowledge about the species selected for this purpose. Among the species used, *Bertholletia excelsa* H. B. has been native forest species most used in plantation to reclamation disturbed area and agroforestry systems in Amazon. Agropecuária Aruanã S. A. Company with 1,257,000 trees (Itacoatiara, AM) is the highest example of commercial plantation of this species. The plantations are composed of five clones (Aruanã - ARU, 609, 606, Manuel Pedro - MP and Santa Fé - SF) propagated by grafting. However, physiological potential of these clones and the interaction with their site characteristics in productive plantation were not studied yet. In order to investigate the physiological performance of the five clones and responses their regard to the temporal (high and low precipitation) and spatial (leaf crown growth environment – sun and shade) factors, photosynthesis and irradiance capture efficiency and use, carbon isotopic composition, leaf water potential, specific leaf area, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency were studied. The clones showed different responses for the most variable analyzed. ARU clone exhibited the best performance to carbon assimilation ($12 - 14.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and nutrient use efficiency. This clone showed photosynthesis average about 28% higher than SF ($8.4 - 11.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) clone and was the most efficient, specially, in the macronutrient use N ($93 - 118 \text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$), P ($4157 - 4761 \text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$) and K ($1030 - 1612 \text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$). 609 clone exhibited the highest Ca ($5.0 - 12.2 \text{g kg}^{-1}$) and Mg ($1.7 - 2.7 \text{mg kg}^{-1}$) leaf concentrations, P and K use efficiency, and the best irradiance capture efficiency and use by PI_{ABS} ($1.3 - 2.5$) and PI_{total} ($0.7 - 1.4$) performance indexes. 606 clone showed the highest K ($2.9 - 8.1 \text{g kg}^{-1}$) leaf concentrations and high N use efficiency ($84 - 115 \text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$). MP clone showed the highest Mg ($2.1 - 3.1 \text{g kg}^{-1}$) leaf concentrations, though, together with SF clone, exhibited the lowest photosynthetic nutrient use efficiency. SF clone showed the highest performance indexes (PI_{ABS} and PI_{total}) and carbon isotope composition ($-30.1 - -28.7\text{‰}$), however the lowest values of stomatal conductance and photosynthesis. The clones showed the highest photosynthesis per unit leaf area, dark respiration, stomatal conductance, transpiration rate, compensation and saturation irradiance, carbon isotopic composition, Mn leaf concentration, PI_{total} and IP phase (expresses relative abundance of PSI as compared with PSII) in sun leaves. The highest values of specific leaf area, P and K concentrations and PI_{ABS} index were observed in shade leaves. Altogether, there was higher Mn leaf concentration, F_v/F_m , PI_{ABS} and PI_{total} indexes during high precipitation period. On the other hand, the highest values of photosynthesis per unit leaf mass, specific leaf area, P and K leaf concentrations were observed during low precipitation period. Thus, it was conclude that *B. excelsa* clones have different physiological performance when used in productive plantation and exhibit different structural and functional responses to the spatial and temporal factors.

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1 Características biométricas de clones de *Bertholletia excelsa* plantados na fazenda da Empresa Agropecuária Aruanã S. A., Itacoatiara, AM. Os valores são média±desvio-padrão ($n = 10$).....24

Tabela 2 Resultados da ANOVA (valores de F) ($n = 10$) para os fatores clone (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé), ambiente de luz (folhas de sol e sombra) e período de precipitação (alta e baixa), as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns = $p \geq 0,05$ (não significativo); G. L. = graus de liberdade. Valores significativos são destacados em negrito.....28

Tabela 3 Características fotossintéticas de clones de *Bertholletia excelsa* (ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé), analisados quanto às folhas de sol e sombra, em dois períodos de precipitação (alta e baixa). P_{Nmax} – fotossíntese máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), R_d – respiração no escuro ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), α – rendimento quântico ($\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$), I_c irradiância de compensação ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e I_s irradiância de saturação ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).....31

Tabela 4 Trocas gasosas, composição isotópica de carbono e potencial hídrico foliar de clones de *Bertholletia excelsa* (ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé), analisados quanto às folhas de sol e sombra, em dois períodos de precipitação (alta e baixa). E – transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_s – condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), EUA – eficiência no uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), EIUA – eficiência intrínseca no uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), $\delta^{13}\text{C}$ – composição isotópica de carbono (‰) e Ψ_w – potencial hídrico foliar (MPa).....33

Capítulo 2

Tabela 1 Granulometria, pH, alumínio, concentrações de macro e micronutrientes no solo sob plantios florestais de *B. excelsa*.....47

Tabela 2 Resultados da ANOVA (valores de F) ($n=10$) para os fatores clone (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé), ambiente de luz (folhas de sol e sombra) e período de precipitação (alta e baixa). * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$; ns = $p\geq 0,05$ (não significativo); G. L. = graus de liberdade. Valores significativos são destacados em negrito.....49

Tabela 3 Concentrações foliares de macro e micronutrientes em clones de *Bertholletia excelsa* (ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé), analisados quanto às folhas de sol e sombra, em dois períodos de precipitação (alta e baixa).....52

Tabela 4 Eficiência fotossintética no uso de macro e micronutrientes em clones de *Bertholletia excelsa* (ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé), analisados quanto às folhas de sol e sombra, em dois períodos de precipitação (alta e baixa).....53

Capítulo 3

Tabela 1. Resultados da ANOVA (valores de F) ($n=10$) para os fatores clone (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé), ambiente de luz (folhas de sol e sombra) e período de precipitação (alta e baixa) e as variáveis do teste JIP. * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$; ns = $p\geq 0,05$ (não significativo); G. L. = graus de liberdade. Valores significativos são destacados em negrito.....70

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Fig. 1** Precipitação (a) e insolação (b) mensal durante o ano de 2011 no município de Itacoatiara, AM. As linhas pontilhadas indicam as médias de cada período. Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).....23
- Fig. 2** Curvas de resposta fotossintética (P_N) em função do aumento da irradiância em clones de *Bertholletia excelsa* a partir de diferentes metodologias de coleta do galho.....26
- Fig. 3** Curvas de resposta fotossintética (P_N) em função do aumento da irradiância em clones de *Bertholletia excelsa* (folhas de sol – círculos abertos e folhas de sombra – círculos fechados) sob dois períodos de precipitação. ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé. As barras verticais representam o desvio-padrão ($n = 10$).....30
- Fig. 4** Diferença relativa entre folhas de sol e sombra para as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar em clones de *Bertholletia excelsa* sob dois períodos de precipitação ($n = 10$).....36
- Fig. 5** Diferença relativa entre períodos de precipitação (alta e baixa) para as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar em clones de *Bertholletia excelsa* em folhas de sol e sombra ($n = 10$).....36
- Fig. 6** Diferença relativa entre períodos de precipitação (alta e baixa) para as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar em clones de *Bertholletia excelsa* em folhas de sol e sombra ($n = 10$) * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$38

Fig. 7 Relação entre as taxas de fotossíntese – P_N (a) e transpiração – E (b) com as variações de condutância estomática (g_s) em clones de *B. excelsa* entre períodos de alta e baixa precipitação. Aruanã (\diamond), 609 (\square), 606 (\circ), Manuel Pedro (Δ) e Santa Fé (\star). Os mesmos símbolos abertos referem-se às folhas de sol e fechados às folhas de sombra. Os quadros inseridos em cada figura (a e b) se referem às relações entre as mesmas variáveis em todas as plantas.....39

Capítulo 2

Fig. 1. Fotossíntese máxima na unidade de massa foliar (P_{Nmax}) e área foliar específica (AFE) de clones de *B. excelsa* em folhas de sol e sombra durante os períodos de alta e baixa precipitação. Média \pm erro-padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para clone, e minúscula, para tipo de folha, não diferem estatisticamente ($p \geq 0,05$) (n=10).....50

Fig. 2. Correlação entre os valores relativos de EUNutriente para N e P (a), N e K (b) e P e K (c) em escala logarítmica [$\text{Log} (EU_{nutriente} \text{ rel}) = [\text{Log} (EU_{nutriente}(\text{clone})/EU_{nutriente}(\text{soma dos clones}))]$].....56

Fig. 3. Relações entre as taxas de fotossíntese na unidade de massa foliar (P_{Nmax}), (a) área foliar específica (AFE), (b) concentrações foliares de nitrogênio (N), (c) fósforo (P) e (d) potássio (K) em clones de *B. excelsa* durante os períodos de alta e baixa precipitação.....59

Fig. 4. Relações entre área foliar específica (AFE) e as concentrações foliares de (a) nitrogênio (N), (b) fósforo (P) e (c) potássio (K) em clones de *B. excelsa* durante os períodos de alta e baixa precipitação.....60

Capítulo 3

Fig. 1. Precipitação (a) e insolação (b) mensal durante o ano de 2011 e ao longo da série 2000 a 2011 no município de Itacoatiara, AM. O quadro dentro da figura a indica a precipitação diária do mês de outubro de 2011. Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).....67

Fig. 2. Variáveis do teste JIP em clones de *B. excelsa* em resposta aos períodos de alta e baixa precipitação. Os valores obtidos no período de alta precipitação foram usados como referência e fixados como unidade. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$71

Fig. 3. Índices de desempenho (PI_{ABS} e PI_{total}) em clones de *B. excelsa* em folhas de sol e sombra durante os períodos de alta e baixa precipitação. Média \pm erro-padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para clone, e minúscula, para tipo de folha, não diferem estatisticamente ($p \geq 0,05$) ($n=10$).....72

Fig. 4. Diferença relativa entre folhas de sol e sombra quanto à expressão das bandas L, K e da fase IP ($n=10$). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$73

Fig. 5. Diferença relativa entre períodos de precipitação (alta e baixa) nas etapas que compreendem o transporte de elétrons ao longo dos fotossistemas PSII e PSI ($n=10$). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$75

Fig. 6. Correlação entre os índices de desempenho [$\text{Log}(PI_{total})_{rel}$] = [$\text{Log}(PI_{total(clone)}/PI_{total(soma\ dos\ clones)})$] e [$\text{Log}(PI_{ABS})_{rel}$] = [$\text{Log}(PI_{ABS(clone)}/PI_{ABS(soma\ dos\ clones)})$]. Aruanã (\circ), 609 (Δ), 606 (\diamond), Manuel Pedro (\square) e Santa Fé (\star). Na figura B os símbolos preenchidos representam folhas de sombra e os símbolos não preenchidos representam folhas de sol; a = alta precipitação e b = baixa precipitação.....78

SUMÁRIO

Resumo	vi
Abstract	vii
Lista de tabelas	viii
Lista de figuras	x
Introdução geral	15
Capítulo 1. Características fotossintéticas de clones de <i>Bertholletia excelsa</i> sob condições de plantios de produção na Amazônia Central.....	18
Resumo.....	19
Introdução.....	21
Material e métodos.....	22
Resultados.....	27
Discussão.....	34
Conclusões.....	40
Capítulo 2. Estado nutricional e eficiência fotossintética no uso de nutrientes de clones de <i>Bertholletia excelsa</i> em plantios de produção na Amazônia Central.....	41
Resumo.....	42
Introdução.....	44
Material e métodos.....	45
Resultados.....	48
Discussão.....	54
Conclusões.....	61

Capítulo 3. Fluorescência da clorofila <i>a</i> em folhas de clones de <i>Bertholletia excelsa</i> em plantios de produção na Amazônia Central.....	62
Resumo.....	63
Introdução.....	65
Material e métodos.....	66
Resultados.....	69
Discussão.....	74
Conclusões.....	77
Conclusões gerais.....	80
Referências bibliográficas.....	81

INTRODUÇÃO GERAL

Desde a decadência do ciclo da borracha, a castanha obtida a partir da extração em árvores de Castanheira-da-amazônia¹ (*Bertholletia excelsa* Humboldt & Bonpland) passou a constituir o principal produto extrativo para exportação da região amazônica (Homma e Menezes, 2008).

Bertholletia é um gênero monoespecífico, sendo *Bertholletia excelsa* a única espécie representante deste gênero (Mori e Prance, 1990). Pertencente à família das Lecythidaceae, que na região Neotropical inclui 200 espécies com ampla distribuição, *B. excelsa* foi primeiramente descrita pelos botânicos Humboldt e Bonpland no ano de 1808 (Bonpland, 1808; Mori, 1992). As populações nativas de *B. excelsa* distribuem-se ao longo de todos os países pertencentes ao bioma Amazônia, que inclui as Guianas, Suriname, Colômbia, Venezuela, Peru, Bolívia e Brasil, cobrindo uma superfície de florestas de aproximadamente 325 milhões de hectares (Mori, 1992; Stoian, 2004; ShepardJr e Ramirez, 2011).

A espécie também tem sido utilizada em diferentes sistemas de plantios florestais na região amazônica, seja na composição de sistemas agroflorestais ou ainda em plantios homogêneos para recuperação de áreas alteradas ou de reposição florestal (Costa et al. 2009; Scoles et al., 2011; Ferreira et al., 2012). Entretanto, existe limitação quantitativa e qualitativa de pesquisas com o objetivo de investigar o potencial de adaptação desta e de outras espécies florestais nativas quando em condições de plantios, neste caso, sujeitas às mudanças nos fatores abióticos e bióticos. O fato é que o reduzido número de estudos consistentes tem-se refletido em parte na baixa diversidade de espécies compondo plantios de produção na região da Amazônia Legal, sendo 60% da área plantada composta por espécies exóticas dos gêneros *Eucalyptus*, *Tectona* e *Pinus* (Pereira et al. 2010).

A experiência mais conhecida de plantios de castanheira em grande escala para produção na Amazônia são os plantios conduzidos na Empresa Agropecuária Aruanã S. A. (Itacoatiara, AM), implantados em antigas áreas de pastagens abandonadas. Estes plantios são compostos de clones selecionados pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) e propagados via enxertia (Müller, 1982; Mori, 1992).

¹ Nomenclatura recomendada a partir da 3ª Convenção Mundial de Frutos Secos realizada em Manaus, AM, no ano de 1992.

Entretanto, *B. excelsa* ainda não foi submetida a um programa de melhoramento vegetal, sendo desconhecidos os potenciais genético e fisiológico desta espécie quando utilizada em plantios de produção (Wadt e Kainer, 2009).

As características de crescimento e reprodutivas das árvores são dependentes das condições do sítio de plantio (e.g. fatores edáficos, climáticos, fisiográficos e bióticos) (Onyekwelu et al., 2011). Seguindo este raciocínio, o equilíbrio entre os fatores primários (e.g. disponibilidade de água e nutrientes no solo, luminosidade, temperatura) e o funcionamento vegetal é determinante para o início do processo fotossintético, sendo o ganho de biomassa vegetal resultante, dentre outros fatores funcionais, de um eficiente desempenho fotossintético (Poorter, 2001; Binkley et al., 2010; Ryan et al., 2010).

Eventos de sazonalidade em regiões tropicais, representados principalmente por alterações dos regimes de precipitação e luz podem causar modificações na fisiologia e morfologia das plantas, podendo ou não resultar em adaptações manifestadas pelas interações entre as características genéticas e o meio ambiente (Craven et al., 2011). A menor disponibilidade de água no solo durante períodos de baixa precipitação, por exemplo, pode afetar os processos fisiológicos, com destaque para o desempenho fotossintético, em parte devido à limitação estomática (Sendall et al., 2009). Por outro lado, espécies mais tolerantes podem não apresentar redução nas taxas de assimilação de carbono mesmo durante o período de baixa precipitação (Silva et al. 2011).

Considerando a ocorrência de diferentes períodos de precipitação e de mudanças em outras variáveis climáticas, características bem marcadas temporalmente na Amazônia Central, além de situar-se nesta região os principais plantios de *B. excelsa*, este estudo foi elaborado na expectativa de investigar, em condições de plantio, as respostas fisiológicas de clones desta espécie aos fatores temporais (sazonalidade de precipitação) e espaciais (ambiente de luz na copa). Para tanto, buscou-se entender duas situações de caráter aplicado: i) Os clones possuem comportamentos fisiológicos distintos em condições de plantios de produção? Qual (is) clone (s) apresenta (m) melhor (es) desempenho (s) fisiológico (s) ? ii) Quais são as respostas fisiológicas destes clones às mudanças em fatores espaciais (folhas de sol e sombra) e temporais (períodos de alta e baixa precipitação)?

Com o objetivo de responder a estes questionamentos estudou-se as características relacionadas às trocas gasosas, as taxas de fotossíntese em base de área e massa foliar, a área foliar específica, a concentração de nutrientes foliares, a eficiência

fotossintética no uso de nutrientes e a fluorescência da clorofila *a* em folhas de árvores de cinco clones de *B. excelsa*, denominados Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé.

A presente tese foi dividida em três capítulos. No capítulo 1 são apresentados os resultados referentes às características fotossintéticas dos cinco clones em folhas de sol e de sombra durante períodos de alta e baixa precipitação. No capítulo 2 são apresentadas e discutidas as respostas dos clones quanto ao acúmulo de nutrientes foliares e eficiência fotossintética no uso de nutrientes. Por último, no capítulo 3 a eficiência de captação e uso da irradiância pelos clones foi analisada a partir da técnica da fluorescência da clorofila *a*.

Capítulo 1. CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS DE CLONES DE *Bertholletia excelsa* SOB CONDIÇÕES DE PLANTIO DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL²

Photosynthetic characteristics of clones of *Bertholletia excelsa* in productive plantation in Central Amazon

Marciel José Ferreira² · José Francisco de Carvalho Gonçalves³ · João Baptista Silva Ferraz⁴

² Capítulo escrito conforme normas da revista New Forests

² Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, CEP 69060-001, Manaus (AM). marciel@inpa.gov.br

³ Dr., Pesquisador Titular do Instituto Nacional de Pesquisas a Amazônia, Av. André Araújo, 2936, CEP 69060-001, Manaus (AM). Bolsista do CNPq. jfc@inpa.gov.br

⁴ Dr., Pesquisador Titular do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, CEP 69060-001, Manaus (AM). jferraz@inpa.gov.br

CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS DE CLONES DE *Bertholletia excelsa* SOB CONDIÇÕES DE PLANTIO DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL

Photosynthetic characteristics of clones of *Bertholletia excelsa* in productive plantation in Central Amazon

Resumo Cinco clones de *Bertholletia excelsa* H. & B. (Aruanã = ARU, 609, 606, Manuel Pedro = MP e Santa Fé = SF), crescendo sob condições de plantio de produção, foram analisados quanto às características fotossintéticas sob dois cenários: mudanças temporais, associadas à sazonalidade de precipitação, e espaciais, quanto ao ambiente de crescimento das folhas na copa. O estudo foi conduzido nos períodos de alta (janeiro-maio) = 2.428 mm e baixa (junho-setembro) = 426 mm precipitação e as folhas situadas a sol pleno (folhas de sol) e na sombra (folhas de sombra). As maiores taxas de fotossíntese (P_{Nmax}) foram exibidas pelos clones ARU e 609. Os clones apresentaram respostas diferenciadas de condutância estomática (g_s) e de transpiração (E) entre os períodos de alta e baixa precipitação. Neste caso, 609 e SF mostraram redução das taxas de g_s e E enquanto que ARU, 606 e MP exibiram aumento durante o período de baixa precipitação. Os clones 609 e SF apresentaram maior composição isotópica de carbono ($\delta^{13}C$). Os valores de P_{Nmax} foram pouco afetados pela sazonalidade de precipitação em todos os clones. O potencial hídrico foliar (Ψ_w) manteve-se semelhante em todas as condições analisadas. Por outro lado, o período de precipitação intensificou as diferenças entre folhas de sol e de sombra para a maioria das variáveis analisadas, especialmente as taxas de respiração no escuro (R_d), E , g_s , irradiâncias de compensação (I_c) e de saturação (I_s), que foram superiores em média com resultados 94, 32, 20, 54 e 128%, respectivamente, em folhas de sol no período de baixa precipitação. Estas diferenças podem estar relacionadas em parte à maior insolação observada neste período. Portanto, pode-se concluir que os clones estudados mantêm equilíbrio das variáveis de trocas gasosas sem efeito significativo nas taxas de assimilação de carbono sob condições de baixa precipitação, ao mesmo tempo em que a sazonalidade de precipitação exerce influência sobre a magnitude de diferenças de resposta entre folhas de sol e sombra.

Palavras-chave Castanheira · Fotossíntese · Condutância estomática · Transpiração · Plantios Florestais

Abstract Five clones of *Bertholletia excelsa* H. & B. (Aruanã = ARU, 609, 606, Manuel Pedro = MP and Santa Fé = SF) growing in open field in a productive forest plantation were analyzed. It was made based in the photosynthetic characteristics under two scenarios: the temporal changes associated with seasonal rainfall and the spatial changes related with the leaf crown growth environment. It was analyzed in two periods of rainfall (High_(January-May) = 2,428 mm and Low_(June-September) = 426 mm) for leaves that grows in the open (sun leaves) and those that grows in the shade (shade leaves). The highest photosynthetic rates (P_{Nmax}) were showed for clones ARU and 609. The clones showed different responses related to stomatal conductance (g_s) and transpiration rate (E) between periods of high and low precipitation. In this case, 609 and SF clones showed reduction of g_s and E rates, while ARU, 606 and MP showed increases during low precipitation period. 609 and SF showed the highest carbon isotopic composition ($\delta^{13}C$). It was observed that the results of P_{Nmax} were little affected by precipitation seasonality among the clones. The leaf water potential (Ψ_w) was similar during the different analysis conditions. On the other hand, the precipitation period intensified the differences between sun and shade leaves for the most of the variables analyzed. It was observed specially to dark respiration rate (R_d), E , g_s , compensation (I_c) and saturation (I_s) irradiance that were 94, 32, 20, 54 and 128% in averages respectively, that showed higher results for leaves that growth in the sun under low precipitation period. These differences may be related in part to the highest insolation in this period. Thus, we concluded that the clones analyzed maintained equilibrium of the gas exchange variables without significant effect the carbon assimilation rates under low precipitation period. Then it was concluded that precipitation seasonality increase the differences between the response of sun and shade leaves for *B. excelsa*.

Keywords Brazil nut · Photosynthesis · Stomatal Conductance · Transpiration · Forest Plantation

Introdução

A Castanheira-da-amazônia (*Bertholletia excelsa*) é considerada espécie-chave no desafio de aliar conservação e desenvolvimento para a região amazônica, uma vez que esta espécie pode alavancar, no que se refere à produção, diferentes cadeias produtivas (e.g. madeira, castanha, artesanato, cosméticos) (Alárcon and Peixoto 2008; Tonini et al. 2008a; Kalliola and Flores 2011; Nunes et al. 2012). No entanto, dentre as principais ameaças a indústria extrativista inclui-se o desflorestamento e a degradação florestal em função da expansão das áreas de fronteira agrícola e pecuária, construção de rodovias, extração de madeira e implantação de guseiras, particularmente, no sudeste do Pará, principal área de ocorrência da espécie neste estado (Homma and Menezes 2008; Maués and Oliveira 2010). Mais de 70 milhões de hectares da floresta amazônica já foram desflorestados, sendo que o desflorestamento para expansão de pastagens contribui com aproximadamente 61% (INPE 2011). Ademais, dificuldades relacionadas à baixa tecnologia, em particular no processo de beneficiamento da castanha e na área administrativa, resultaram na queda abrupta da produção de castanha no Brasil. Assim, a partir da década de 90, a Bolívia tornou-se o maior produtor mundial (Homma and Menezes 2008). À margem de sua ocorrência natural, a castanheira também tem sido utilizada na composição de sistemas agroflorestais e em programas de reflorestamento para recuperação de áreas alteradas e produção comercial (Mori 1992; Costa et al. 2009; Ferreira and Tonini 2009; Scoles et al. 2011).

Independentemente das iniciativas acima serem executadas, o conhecimento sobre alterações funcionais e desempenho dos indivíduos no campo permitem a seleção, uso e manejo das espécies de maneira mais adequada. Assim, estudos sobre ecofisiologia das espécies tropicais, visando o entendimento dos mecanismos relacionados ao uso dos recursos primários (água, luz, CO₂ e nutrientes) tornam-se primordiais, seja no aspecto conceitual, esclarecendo processos fundamentais da biologia vegetal, seja na área tecnológica, contribuindo para selecionar espécies aptas a serem introduzidas em programas de reflorestamento comercial.

Em regiões tropicais, eventos sazonais de precipitação são acompanhados por variações significativas na disponibilidade de irradiância: no período de alta precipitação, pode ocorrer redução da irradiância total, embora a irradiância difusa tenda a aumentar (Wright and van Schaik 1994; Choudhury 2001). Durante o período de baixa precipitação pode haver limitação dos estoques de água disponível para as

plantas em função do aumento da resistência hidráulica do solo (Williams et al. 1998). Diante disso, espécies mais susceptíveis à variabilidade desses recursos podem sofrer mudanças no processo fotossintético, em particular nas características de trocas gasosas, implicando em reduções nas taxas de condutância estomática e captura de carbono sob baixa precipitação (Craven et al. 2011). Outro fator relevante para o funcionamento metabólico das folhas é a condição do ambiente de crescimento da folha na copa, isto é, se a superfície foliar encontra-se no sol ou na sombra. Assim, os fatores espaciais e temporais podem interferir nos processos foliares isolados ou conjuntamente (Mulkey et al. 1996). Somente para ilustrar esta questão, a disponibilidade de água poderia ser o fator mais limitante em condição de baixa precipitação, ao passo que a maior nebulosidade durante períodos de alta precipitação pode limitar a disponibilidade de luz e a produtividade do dossel (Graham et al. 2003).

Portanto, no presente estudo, as características fisiológicas foliares de clones de *Bertholletia excelsa* estabelecidos em plantios de produção foram investigadas com o objetivo de analisar como os efeitos temporais (sazonalidade de precipitação) e espaciais (ambiente de crescimento das folhas na copa) afetam o desempenho fotossintético e a regulação das trocas gasosas desta espécie. Para tanto, duas hipóteses foram elaboradas: i) os clones exibirão respostas distintas aos fatores temporais (alta e baixa precipitação) e espaciais (folhas de sol e sombra); ii) os fatores temporais apresentarão interação com os fatores espaciais e determinarão respostas específicas dos clones.

Material e métodos

Localização e caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado em plantios florestais da espécie *Bertholletia excelsa* Humboldt & Bonpland (Castanheira-da-amazônia) localizados na propriedade da Empresa Agropecuária Aruanã S. A. (3°0'30.63"S e 58°50'1.50"O), rodovia AM-010 (Manaus-Itacoatiara), km 213, município de Itacoatiara, AM. A topografia da área apresenta ondulações, com altitudes variando entre 120 m e 170 m. O solo predominante da região é o Latossolo Amarelo Distrófico de textura muito argilosa (Kato 1995). O clima é do tipo Am (Köppen 1948), com precipitação anual superior a

2000 mm e temperatura média de 27,1°C. Durante a realização do estudo, o regime de precipitação foi caracterizado por dois períodos distintos, um de alta precipitação (precipitação média mensal de 485 mm durante cinco meses), sendo três meses com precipitação acima de 500 mm e outro de baixa precipitação (precipitação média mensal de 106 mm durante quatro meses) com o mês de setembro exibindo precipitação de 54 mm (Fig. 1a). Nesses dois períodos do ano houve também clara distinção quanto aos totais de insolação. No período de alta precipitação, devido à maior nebulosidade, observou-se significativa redução do período de insolação (total de 618 horas durante cinco meses). Por outro lado, nos quatro meses de baixa precipitação a insolação total foi de 1017 horas (Fig. 1b).

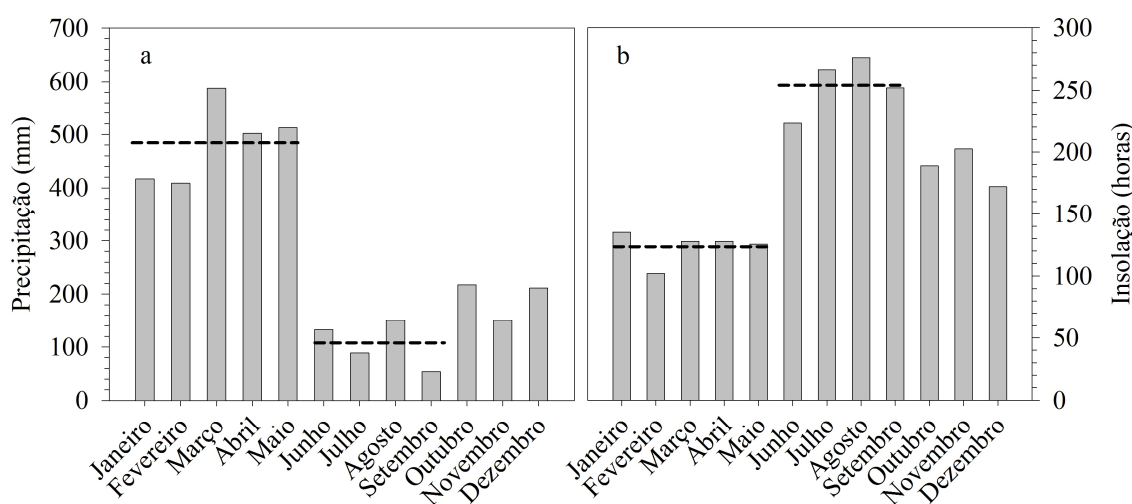


Fig. 1 Precipitação (a) e insolação (b) mensal durante o ano de 2011 no município de Itacoatiara, AM. As linhas pontilhadas indicam as médias de cada período. Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

Caracterização dos plantios e clones estudados

A propriedade possui área total de 12.000 hectares. Atualmente, há cerca de 1.257.000 castanheiras plantadas, sendo 318.000 árvores reservadas à produção de frutos e outras 939.000 destinadas à produção de madeira em plantios adensados (2,5 m x 1,5 m) para reposição florestal obrigatória de diversas empresas do estado do Amazonas. A empresa conta ainda com uma área de 16 ha com 6.400 árvores que compõem o jardim clonal da fazenda com cinco clones selecionados pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Amazônia Oriental, Belém, PA). As árvores do jardim clonal fornecem as gemas para enxertia das mudas plantadas em

campo quando estas atingem cerca de 1,5 a 2 anos (detalhes metodológicos em Müller 1982). No momento, toda a produção de frutos da empresa é proveniente de cinco clones denominados Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé, propagados por enxertia e plantados em espaçamento de 10 x 10 m (tabela 1).

Tabela 1 Características biométricas de clones de *Bertholletia excelsa* plantados na fazenda da Empresa Agropecuária Aruanã S. A., Itacoatiara, AM. Os valores são média±desvio-padrão ($n = 10$).

Clone	Altura (m)	DAP (m)*	Área de copa (m ²)*
Aruanã	20,5±4,0	0,73±0,10	297±79
609	12,0±2,0	0,48±0,11	173±44
606	16,0±3,0	0,58±0,19	243±88
Manuel Pedro	20,5±4,0	0,88±0,10	293±66
Santa Fé	23,5±4,5	0,75±0,13	378±132

*DAP = diâmetro à altura do peito (1,3 m); área de copa estimada a partir da fórmula [$\pi \times 0,25 \times (\text{diâmetro médio da copa})^2$], conforme Peña-Claros et al. (2002).

Análises de trocas gasosas

A determinação das taxas de fotossíntese líquida (P_N), respiração no escuro (R_d), transpiração (E) e condutância estomática (g_s) foram realizadas com um analisador de gás a infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto (*LI-6400*, *LiCor*, Lincoln, NE, USA). Os dados foram coletados entre 8:00 e 12:00 h. Para tanto, foram coletados galhos situados no terço médio das copas das árvores com auxílio de dois podões, sendo um utilizado para cortar os galhos (comprimento mínimo = 1 m) e o outro para servir de suporte ao galho até a descida ao chão de modo a evitar o impacto do material vegetal com o solo. Análises prévias para ajuste de metodologia foram realizadas com o objetivo de verificar possíveis alterações funcionais provenientes do procedimento do corte dos galhos nas medidas de trocas gasosas. Com esta finalidade realizou-se acesso às copas para realização das leituras em galhos intactos, que foi possível a partir da instalação de torres montadas com estruturas metálicas. Diante dos testes prévios, pôde-se constatar que o cuidado em evitar a queda do galho e a execução das leituras em períodos máximos de cerca de 10 minutos após a coleta do galho não induzia efeitos significativos sobre os resultados quando comparados os dados de galhos intactos

versus galhos cortados. Por outro lado, a queda do galho no chão resultou em significativas reduções nos valores de trocas gasosas (ver detalhes das curvas de fotossíntese em resposta à irradiância na Fig. 2). Esta metodologia tem sido utilizada por outros autores para a realização de medidas em árvores de grande porte (Santiago and Mulkey 2003; Cai et al. 2009). Os dados das curvas de resposta fotossintética a intensidade luminosa (P_N -I) foram obtidos para densidade de fluxo de fótons (PPFD) entre 0 e 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O IRGA foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$ e a câmara foliar ajustada para concentração de CO_2 , temperatura e vapor de H_2O em torno de $380 \pm 4 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $31 \pm 1^\circ\text{C}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente. O modelo exponencial foi usado para ajustar a curva de resposta fotossintética à intensidade luminosa para cada árvore (Iqbal et al. 1997; Santos Junior et al. 2012):

$$P_N = (P_{N_{\max}} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{N_{\max}} + R_d)]\} - R_d$$

em que I é a irradiância (\sim PPFD); P_N é a fotossíntese líquida ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); $P_{N_{\max}}$ é a fotossíntese líquida máxima; R_d é a respiração no escuro ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) correspondente ao valor de P_N quando $I = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; e α é o rendimento quântico aparente da fotossíntese ($\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$) estimado pela equação exponencial. As curvas P_N -I foram ajustadas usando o algoritmo de Levenberg-Marquardt com base na rotina do programa Statistica, versão 7.0 (StatSoft Inc., 2004). A irradiância de compensação (I_c ; PPFD no qual $P_N = 0$) foi calculada pela fórmula $I_c = R_d/\alpha$ e a irradiância de saturação (I_s ; PPFD no qual $P_{N_{\text{sat}}} = 90\% P_{N_{\max}}$) foi estimada como:

$$I_s = [(P_{N_{\max}} + R_d) / \alpha] \ln \{ -[(0,9P_{N_{\max}} + R_d) / (P_{N_{\max}} + R_d)] + 1 \}$$

A eficiência no uso da água (EUA) ($\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) foi determinada a partir da razão entre os valores de fotossíntese e transpiração ($\text{EUA} = P_N/E$), ao passo que a eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) foi determinada pela razão entre a fotossíntese e a condutância estomática ($\text{EIUA} = P_N/g_s$). Esses cálculos foram processados a partir de valores obtidos a $I = 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

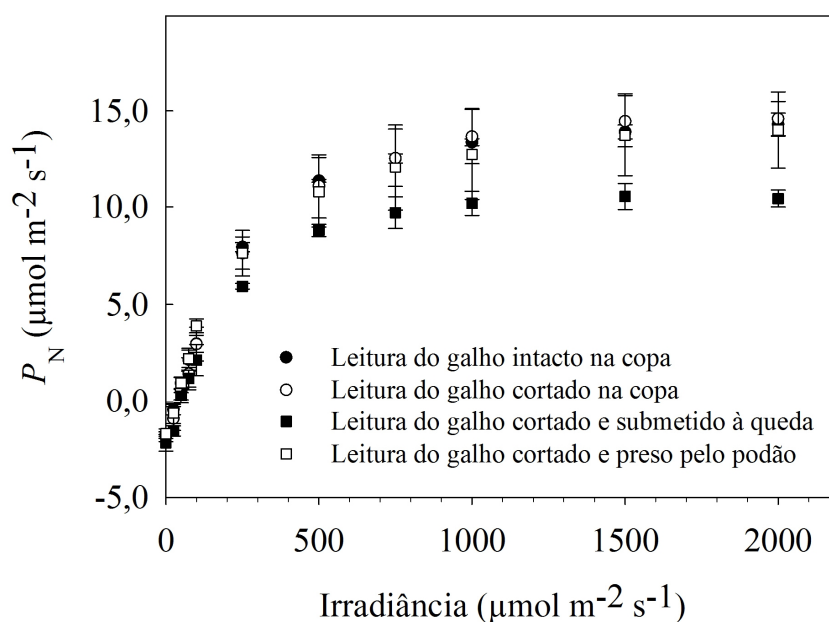


Fig. 2 Curvas de resposta fotossintética (P_N) em função do aumento da irradiância em clones de *Bertholletia excelsa* a partir de diferentes metodologias de coleta do galho.

Determinação isotópica de carbono ($\delta^{13}C$)

A composição isotópica de carbono foi determinada em folhas secas em estufa a temperatura de 65°C até obtenção de massa constante. O material vegetal foi moído e uma alíquota de 1 a 1,5 mg foi transferida para cápsulas de estanho (IVA Analysentechnik, Meerbusch, Germany). As análises foram realizadas em espectrômetro de massas (Delta Plus; Finnigan MAT GmbH, Bremen, Germany) no Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Alemanha. A composição de $\delta^{13}C$ foi calculada em relação a um padrão VPDB (Vienna Pee dee Belamnitela): $\delta^{13}C = (R_{amostra} - R_{padrão}) / (R_{padrão}) \times 1000$ (‰) em que R se refere a razão $^{13}C/^{12}C$ (Sulzman 2007).

Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi determinado no período entre 12:00 e 13:00 h em folhas que exibiram bom estado fitossanitário, as quais foram colocadas individualmente na câmara da bomba de pressão tipo Scholander (Scholander et al.

1965). Em seguida, se aplicou pressão com gás nitrogênio até ocorrer exsudação pelo corte feito no pecíolo da folha, sendo neste momento registrada a leitura da pressão aplicada (Turner 1981).

Delineamento experimental e análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC) em ensaio fatorial ($5 \times 2 \times 2$) composto de três fatores: clones, tipos de folha quanto ao ambiente de luz (sol e sombra) e dois períodos de precipitação (alta e baixa). Os resultados de cada variável foram submetidos aos testes de Lilliefors e Levene para verificação do atendimento às premissas de distribuição normal e homogeneidade de variâncias. Nos casos de não cumprimento efetuou-se a transformação pelo método da raiz quadrada. Em seguida, foram aplicadas análises de variância (Factorial ANOVA) e, quando os resultados se mostraram significativos, utilizou-se o teste de comparação de médias de Duncan ($P < 0,05$). Relações entre P_N , E e g_s foram analisadas por regressão a partir das razões entre os resultados obtidos nos períodos de baixa e alta precipitação. Todas as análises foram processadas nos programas Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004) e SigmaPlot 11.0 (StatSoft Inc., 2008).

Resultados

De modo geral, efeitos mais pronunciados sobre as características fotossintéticas foram observados na análise dos fatores individualmente (clone, ambiente de luz e período de precipitação) (Tabela 2). As únicas variáveis que exibiram sensibilidade aos efeitos individuais dos três fatores foram: irradiância de saturação (I_s), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e eficiência no uso da água (EUA). Na análise das interações, considerando os fatores clone e período de precipitação, observou-se maior sensibilidade para as variáveis g_s e eficiência intrínseca no uso da água (EIUA).

Tabela 2 Resultados da ANOVA (valores de F) ($n = 10$) para os fatores clone (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé), ambiente de luz (folhas de sol e sombra) e período de precipitação (alta e baixa), as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns = $p \geq 0,05$ (não significativo); G. L. = graus de liberdade. Valores significativos são destacados em negrito.

	Clone (C)	Ambiente de luz (L)	Período de precipitação (P)	C x L	C x P	L x P	C x L x P
G. L.	4	1	1	4	4	1	4
P_{Nmax}	19,5***	86,1***	2,2 ^{ns}	2,0 ^{ns}	1,0 ^{ns}	0,1 ^{ns}	0,3 ^{ns}
R_d	1,4 ^{ns}	31,6***	1,5 ^{ns}	1,7 ^{ns}	2,0 ^{ns}	2,5 ^{ns}	0,9 ^{ns}
α	0,6 ^{ns}	0,005 ^{ns}	16,0***	1,5 ^{ns}	1,0 ^{ns}	0,5 ^{ns}	0,7 ^{ns}
I_c	2,1 ^{ns}	145,3***	56,6***	3,1*	4,1**	20,1***	2,8*
I_s	7,4***	59,8***	28,7***	1,7 ^{ns}	0,2 ^{ns}	8,9**	0,6 ^{ns}
g_s	34,0***	19,1***	24,1***	4,4**	19,0***	5,8*	1,0 ^{ns}
E	11,4***	6,6*	6,1*	1,5 ^{ns}	4,3**	2,9 ^{ns}	1,1 ^{ns}
EUA	4,2**	7,1**	9,9**	0,6 ^{ns}	1,8 ^{ns}	3,0 ^{ns}	1,5 ^{ns}
EIUA	30,1***	0,005 ^{ns}	10,4**	2,6*	18,9***	1,2 ^{ns}	1,5 ^{ns}
$\delta^{13}C$	4,5**	37,2***	10,7**	0,5 ^{ns}	0,5 ^{ns}	3,4 ^{ns}	0,4 ^{ns}
Ψ_w	2,4 ^{ns}	9,9**	0,4 ^{ns}	0,8 ^{ns}	0,8 ^{ns}	0,4 ^{ns}	0,6 ^{ns}

Variáveis: Fotossíntese máxima (P_{Nmax}), respiração no escuro (R_d), rendimento quântico (α), irradiância de compensação (I_c) e irradiância de saturação (I_s), condutância estomática (g_s), transpiração (E), eficiência no uso da água (EUA), eficiência intrínseca no uso da água (EIUA), composição isotópica de carbono ($\delta^{13}C$) e potencial hídrico foliar (Ψ_w).

Características fotossintéticas

A análise das curvas de resposta P_N -I sugere mudanças mais expressivas para os fatores clone e ambiente de luz em ambos os períodos de precipitação (Fig. 3). Durante o período de alta precipitação os valores de fotossíntese máxima (P_{Nmax}) variaram entre 9,3 (SF-sombra) e 14,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ARU-sol) (Tabela 3). Neste mesmo período, os clones ARU e 609 apresentaram as maiores taxas de P_{Nmax} . Por outro lado, no período de baixa precipitação, ARU e 609 juntamente com os clones 606 e MP, apresentaram médias de P_{Nmax} 19-29% e 22-43% superiores ao clone SF para folhas de sol e sombra, respectivamente. De modo geral, houve pequena variação em P_{Nmax} da ordem de no máximo 11% (SF-sombra) de redução no período de baixa precipitação quando comparado à alta precipitação. Considerando os distintos ambientes de luz, observou-se para P_{Nmax} maior semelhança entre folhas de sol e sombra no clone 609 em ambos os períodos de precipitação, ao passo que os clones 606 e MP apresentaram diferenças mais pronunciadas sob alta e baixa precipitação, respectivamente.

As taxas de respiração no escuro (R_d) foram maiores no período de baixa precipitação em folhas de sol, com exceção do clone MP. A semelhança de P_{Nmax} , o clone 609 também apresentou valores mais próximos de R_d entre ambientes de luz. O rendimento quântico aparente (α) foi semelhante entre as condições analisadas, sendo possível observar diferenças mais expressivas apenas no clone SF com valores 35 e 30% superiores sob o período de alta precipitação para folhas de sol e sombra, respectivamente.

Os clones exibiram para as variáveis irradiância de compensação (I_c) e irradiância de saturação (I_s) comportamento semelhante. Em ambas as variáveis, os valores foram sempre maiores em folhas de sol e no período de baixa precipitação. Quanto aos clones, ARU, 609 e MP apresentaram resultados superiores aos demais. Por outro lado, os menores valores foram observados em folhas de sombra durante o período de alta precipitação com destaque para os clones 606 e SF.

Transpiração, condutância estomática, eficiência no uso da água e composição isotópica de carbono

Os clones ARU e 606 apresentaram as maiores taxas de transpiração (E_{2000}), as quais variaram entre 5,8 (folhas de sombra) e 6,5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (folhas de sol) e se

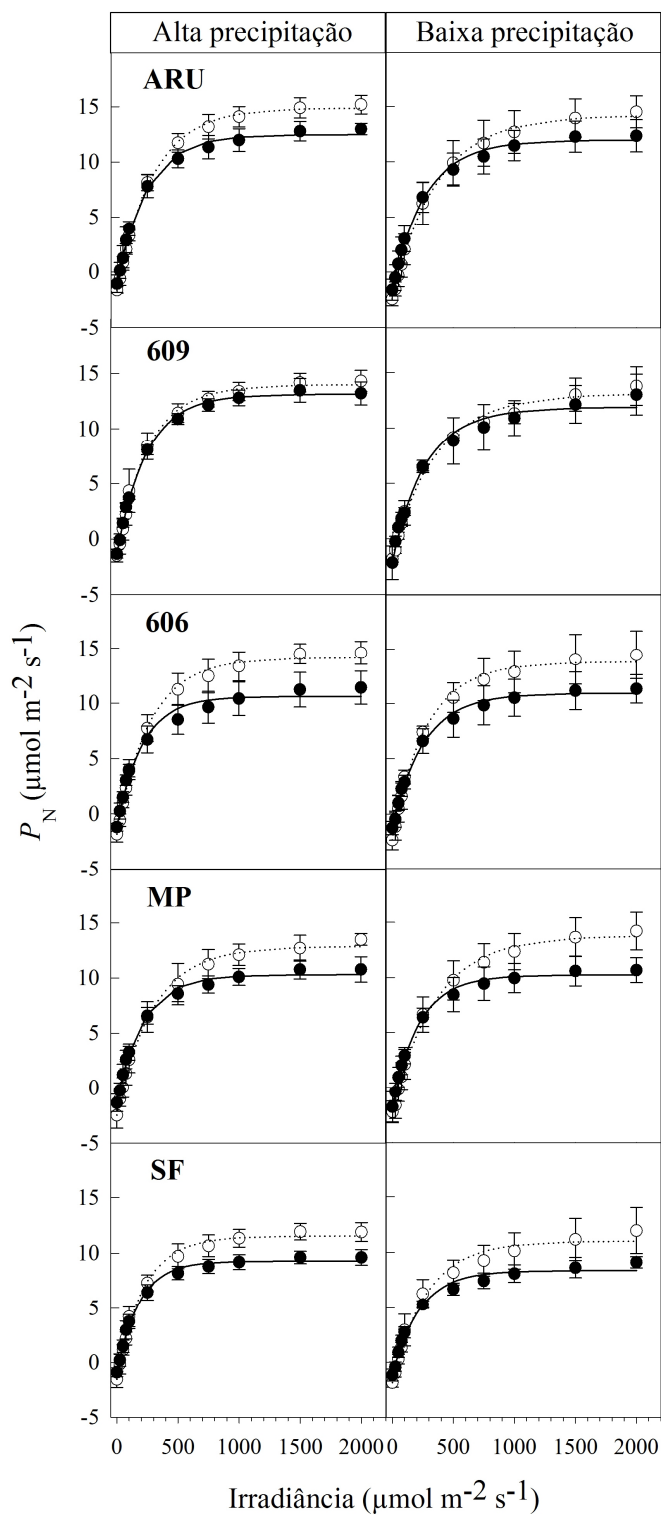


Fig. 3 Curvas de resposta fotossintética (P_N) em função do aumento da irradiância em clones de *Bertholletia excelsa* (folhas de sol – círculos abertos e folhas de sombra – círculos fechados) sob dois períodos de precipitação. ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé. As barras verticais representam o desvio-padrão ($n = 10$).

Tabela 3 Características fotossintéticas de clones de *Bertholletia excelsa* (ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé), analisados quanto às folhas de sol e sombra, em dois períodos de precipitação (alta e baixa). P_{Nmax} – fotossíntese máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), R_d – respiração no escuro ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), α – rendimento quântico ($\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$), I_c - irradiância de compensação ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e I_s - irradiância de saturação ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Clones	Precipitação	Folhas	P_{Nmax}	R_d	α	I_c	I_s
ARU	Alta	Sol	A14,9(0,9)aA	B1,6(0,2)aA	A0,056(0,005)aA	A29(6,5)aB	A710(57)aB
		Sombra	AB12,5(0,9)bA	A1,3(0,8)aA	A0,056(0,004)aA	A14(2,2)bA	A538(32)aA
	Baixa	Sol	A14,2(1,5)aA	AB2,3(0,6)aA	AB0,047(0,012)aA	A71(17,6)aA	A1032(165)aA
		Sombra	A12,0(1,5)bA	A1,4(0,9)aA	A0,051(0,008)aA	A23(11,3)bA	A572(86)bA
609	Alta	Sol	AB14,0(0,9)aA	B1,3(0,6)aA	A0,062(0,014)aA	A37(6,9)aA	A729(129)aB
		Sombra	A13,1(0,9)aA	A1,3(0,4)aA	A0,060(0,006)aA	A25(2,3)aA	A601(77)aA
	Baixa	Sol	A13,1(1,7)aA	B1,7(0,3)aA	B0,043(0,008)aB	B46(5,0)aA	A959(218)aA
		Sombra	A11,9(1,9)aA	A1,1(0,3)aA	A0,054(0,019)aA	A26(6,1)bA	A716(122)bA
606	Alta	Sol	AB14,1(1,1)aA	AB1,8(0,8)aB	A0,061(0,014)aA	A36(6,7)aA	AB643(142)aA
		Sombra	BC10,6(1,6)bA	A1,1(0,4)aA	A0,058(0,003)aA	A18(1,4)bA	A475(80)aA
	Baixa	Sol	A13,8(2,4)aA	A2,9(0,6)aA	A0,061(0,013)aA	B48(7,1)aA	B767(107)aA
		Sombra	A10,9(1,7)bA	A1,0(0,5)bA	A0,048(0,006)aA	A23(6,7)bA	A553(25)aA
MP	Alta	Sol	BC12,9(0,8)aA	A2,6(1,2)aA	A0,053(0,011)aA	A33(8,9)aB	A699(136)aB
		Sombra	C10,3(0,8)bA	A1,3(0,8)bA	A0,056(0,015)aA	A20(2,9)aA	A525(121)aB
	Baixa	Sol	A13,8(1,8)aA	AB1,9(0,7)aA	AB0,047(0,008)aA	A69(15,7)aA	A983(142)aA
		Sombra	A10,2(1,3)bA	A0,9(0,3)aA	A0,057(0,023)aA	A24(7,6)bA	A552(63)bB
SF	Alta	Sol	C11,6(1,0)aA	B1,3(0,7)aA	A0,063(0,018)aA	A29(7,9)aB	B469(127)aB
		Sombra	C9,3(0,6)bA	A0,9(0,3)aA	A0,056(0,007)aA	A16(2,8)aA	A427(11)aA
	Baixa	Sol	B11,0(1,8)aA	AB1,9(0,4)aA	AB0,047(0,009)aA	B43(5,4)aA	B712(156)aA
		Sombra	B8,4(0,8)bA	A1,1(0,5)aA	A0,043(0,006)aA	A26(5,9)bA	A514(93)aA

Os valores são médias e os desvios-padrão são indicados entre parênteses ($n = 10$). Médias seguidas da mesma letra maiúscula à esquerda, para clone, minúscula, para tipo de folha, e maiúscula à direita, para período de precipitação, não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

mostraram superiores sob baixa precipitação (Tabela 4). Neste mesmo período E_{2000} foi sempre superior em folhas de sol. Os clones 609, MP e SF, por sua vez, exibiram maior semelhança para E_{2000} entre períodos de precipitação.

A semelhança de E_{2000} os valores de condutância estomática (g_{s2000}) também foram superiores no período de baixa precipitação para os clones ARU, 606 e MP. 609 e SF, ao contrário, reduziram as taxas de g_{s2000} neste período. Considerando os distintos ambientes de luz, a g_{s2000} foi sempre superior em folhas de sol, a exceção do clone 609 sob alta precipitação.

Os clones ARU e 606 apresentaram maiores valores de eficiência no uso da água (EUA) sob alta precipitação (Tabela 4). Neste mesmo período, os clones 609, MP e SF também exibiram resultados superiores para esta variável, porém apenas para folhas de sol. Considerando os valores de eficiência intrínseca no uso da água (EIUA), os clones ARU, 606 e MP apresentaram maiores resultados no período de alta precipitação. Por outro lado, os clones 609 e SF exibiram os maiores valores de EIUA sob baixa precipitação. De modo geral, o clone SF sempre apresentou resultados superiores de EIUA independente do ambiente de luz e período de precipitação.

A composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) variou entre -30,9 e -28,7‰ (Tabela 4). O clone SF sempre exibiu os maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$. Embora não tenham sido verificadas diferenças significativas em alguns clones, folhas de sol apresentaram maior abundância de $\delta^{13}\text{C}$ comparadas às folhas de sombra. Não se observou diferenças entre períodos de alta e baixa precipitação.

Potencial hídrico

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) variou entre -2,5 e -1,8 MPa (Tabela 4). Neste caso, não se verificou maiores diferenças seja na comparação entre clones ou ainda entre períodos de precipitação e ambientes de luz. Diferenças mais expressivas foram observadas apenas para o clone SF entre folhas de sol e sombra em ambos os períodos de precipitação.

Tabela 4 Trocas gasosas, composição isotópica de carbono e potencial hídrico foliar de clones de *Bertholletia excelsa* (ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé), analisados quanto às folhas de sol e sombra, em dois períodos de precipitação (alta e baixa). E – transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_s – condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), EUA – eficiência no uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$), EIUA – eficiência intrínseca no uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$), $\delta^{13}\text{C}$ – composição isotópica de carbono (‰) e Ψ_w – potencial hídrico foliar (MPa).

Clones	Precipitação	Folhas	E_{2000}	g_{s2000}	EUA ₂₀₀₀	EIUA ₂₀₀₀	$\delta^{13}\text{C}$	Ψ_w
ARU	Alta	Sol	A4,9(0,5)aB	A0,30(0,05)aB	AB3,2(0,3)aA	A53,1(8,3)aA	A-29,6(0,2)aA	B -1,9(0,3)aA
		Sombra	A4,7(0,7)aA	B0,25(0,03)aB	A2,8(0,3)aA	A52,9(5,2)aA	A-30,9(0,4)bA	A -2,1(0,05)aA
	Baixa	Sol	A6,4(0,7)aA	B0,48(0,12)aA	A2,3(0,3)aA	BC32,2(5,8)aB	B-30,0(0,5)aA	A -2,3(0,32)aA
		Sombra	A5,8(0,6)aA	A0,37(0,05)bA	AB2,2(0,5)aA	D34,5(5,5)aB	A-30,4(0,3)aA	A -2,0(0,39)aA
609	Alta	Sol	A3,9(1,3)bA	A0,24(0,04)bA	A3,9(1,1)aA	A59,6(8,0)aA	A-29,5(0,4)aA	A -2,5(0,2)aA
		Sombra	A5,4(0,5)aA	A0,35(0,07)aA	A2,5(0,3)bA	B38,9(5,3)bB	A-30,8(0,3)aA	A -2,2(0,4)aA
	Baixa	Sol	BC4,8(1,1)aA	D0,23(0,04)aA	A3,0(0,4)aB	A62,4(10,7)aA	AB-28,9(0,5)aA	A -2,4(0,2)aA
		Sombra	B4,1(1,0)aA	BC0,21(0,07)aB	A3,1(0,4)aA	B60,0(10,0)aA	A-29,8(0,6)bA	A -2,2(0,33)aA
606	Alta	Sol	A5,1(1,4)aA	A0,30(0,05)aB	B3,0(0,7)aA	A49,9(5,6)aA	A-29,9(1,2)aA	AB -2,2(0,31)aA
		Sombra	A4,2(0,8)aB	B0,22(0,04)aB	A3,0(0,4)aA	A55,6(7,8)aA	A-30,8(1,0)bA	A -2,1(0,08)aA
	Baixa	Sol	A6,5(0,3)aA	A0,59(0,17)aA	A2,4(0,3)aA	C28,0(6,9)aB	AB-29,7(1,1)aA	A -2,2(0,26)aA
		Sombra	A5,8(0,4)aA	A0,41(0,11)bA	B2,0(0,2)aA	D29,7(6,2)aB	A-30,3(1,1)aA	A -2,0(0,37)aA
MP	Alta	Sol	A5,0(1,0)aA	A0,26(0,03)aA	B2,8(0,6)aA	A52,3(6,3)aA	A-29,6(0,6)aA	A -2,4(0,05)aA
		Sombra	A4,5(0,6)aA	B0,22(0,02)aA	A2,4(0,5)aA	B50,8(7,5)aA	A-30,5(0,8)aA	A -2,1(0,05)aA
	Baixa	Sol	AB5,7(0,3)aA	C0,34(0,02)aA	A2,4(0,3)aA	B40,5(3,6)aA	B-29,8(0,6)aA	A -2,2(0,27)aA
		Sombra	AB4,4(0,7)aA	B0,23(0,08)bA	AB2,4(0,3)aA	C46,4(12,6)aA	A-29,9(0,7)aA	A -1,9(0,16)aA
SF	Alta	Sol	A4,3(1,7)aA	A0,22(0,02)aA	AB3,2(1,1)aA	A57,1(7,8)aB	A-29,1(1,0)aA	AB -2,3(0,06)aA
		Sombra	A3,6(1,1)aA	B0,15(0,02)aA	A2,8(0,6)aA	A63,7(6,2)aA	A-30,1(1,0)bA	A -1,9(0,35)aA
	Baixa	Sol	C3,9(0,9)aA	D0,17(0,05)aA	A3,0(0,5)aA	A71,4(15,3)aA	A-28,7(0,5)aA	A -2,2(0,28)aA
		Sombra	B3,0(0,3)aA	C0,13(0,01)aA	A3,0(0,3)aA	A73,0(9,4)aA	A-29,2(0,6)aA	A -1,8(0,49)aA

Os valores são médias e os desvios-padrão são indicados entre parênteses ($n = 10$). Médias seguidas da mesma letra maiúscula à esquerda, para clone, minúscula, para tipo de folha, e maiúscula à direita, para período de precipitação, não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

Discussão

Desempenho fotossintético dos clones

Os clones de *Bertholletia excelsa* estudados apresentaram diferentes respostas para as variáveis $P_{N_{max}}$, I_s , g_s , E , EUA e EIUA, enquanto que para as variáveis R_d , α , I_c e Ψ_w o comportamento tenha se mostrado semelhante (Tabela 2). Considerando as variáveis das quais se diagnosticou respostas distintas, os clones ARU, 609, 606 e MP exibiram resultados quase sempre superiores ao clone SF, exceção à EUA e, principalmente, à EIUA variável que apresentou os melhores resultados para este clone (Tabelas 3 e 4).

O clone ARU apresentou para $P_{N_{max}}$ valor 28% superior ao melhor resultado do clone SF. Ao mesmo tempo, o maior valor de $P_{N_{max}}$ obtido neste estudo é cerca de 59% superior ao encontrado para a mesma espécie na fase adulta em plantios experimentais no campo (Morais 2003). Este valor de $P_{N_{max}}$ é também maior que o apresentado por plantas jovens compondo plantios para recuperação de áreas degradadas (Ferreira et al. 2009). Mesmo o clone SF, que exibiu os menores valores de $P_{N_{max}}$ neste estudo, apresentou melhor desempenho quando comparado com os resultados apresentados para $P_{N_{max}}$ por Morais (2003). A semelhança de $P_{N_{max}}$, os clones ARU, 609, 606 e MP apresentaram para as demais características fotossintéticas resultados superiores aos encontrados por Morais (2003). Mesmo não se tratando de uma espécie pioneira típica, mas do grupo ecológico das intermediárias ou pioneira de longa vida, *B. excelsa* em plantios a pleno sol tem exibido altas taxas de crescimento, podendo ser classificada como uma espécie de rápido crescimento, necessitando de maior investimento nas taxas de assimilação de carbono para maior incorporação de biomassa (Costa et al. 2009; Scoles et al. 2011; Ferreira et al. 2012). Por sua vez, o fato dos indivíduos aqui estudados, mesmo não tendo sido submetidos a programas de melhoramento genético, mas por constituírem material genético proveniente de árvores matrizes de qualidade superior pode explicar em parte o melhor desempenho desses clones quando comparado ao estudo de Morais (2003). Diferenças do ponto de vista dos tratamentos silviculturais aplicados aos plantios também podem ter contribuído.

Respostas foliares aos fatores luz e precipitação

Folhas sob sol pleno apresentaram resultados superiores às folhas sombreadas para a ampla maioria das características estudadas. Estas diferenças se tornaram mais acentuadas no período de baixa precipitação, especialmente para R_d , E , g_s , I_c e I_s que foram em média 94, 32, 20, 54 e 128% maiores, respectivamente, em folhas de sol (Fig. 4). Diferenças menos expressivas sob alta precipitação podem estar relacionadas ao fato de que, embora ocorram reduções consideráveis de irradiância direta e total neste período, há aumento de irradiância difusa, a qual pode penetrar com maior eficiência o interior da copa promovendo distribuição mais uniforme da luz disponível entre os diferentes tipos de folhas (Choudhury 2001). Para a variável P_{Nmax} , em que a maioria dos clones apresentaram diferenças entre as taxas em folhas de sol e sombra, apenas o clone 609 exibiu resultados semelhantes entre os dois ambientes, independente do período de precipitação (Fig. 3). Este resultado pode estar associado à maior capacidade deste clone de manutenção das taxas de g_s quando sujeito a variações espaciais na disponibilidade de luz (tabela 4). Diferenças quanto à arquitetura de copas destes clones representadas por distintas estratégias de crescimento dos galhos e/ou do grau de sobreposição das folhas podendo resultar maior ou menor uniformidade na disponibilidade de luz e potenciais diferenças fenotípicas entre folhas também podem ter contribuído (Kitajima et al. 2005). Em *B. excelsa*, juntamente com o diâmetro, os atributos de copa (e.g. forma, área e posição) têm sido indicados como os principais fatores que determinam as diferenças de produtividade de frutos entre indivíduos em castanhais nativos (Kainer et al. 2007; Tonini et al. 2008b). No entanto, pesquisas com o objetivo de investigar a heterogeneidade na disponibilidade de luz no interior da copa de árvores de *B. excelsa* ainda não foram desenvolvidas, embora a redução na disponibilidade de luz ao longo da copa tenha sido sugerida como um dos fatores principais da queda de produtividade de árvores infestadas por cipós (Zuidema 2003; Kainer et al. 2007).

O período de precipitação influenciou, principalmente, as respostas das folhas de sol. Neste cenário, sob baixa precipitação, verificou-se os maiores valores de R_d , E , g_s , I_c e I_s , ao passo que ocorreram reduções mais expressivas das variáveis EUA e EIUA (Fig. 5).

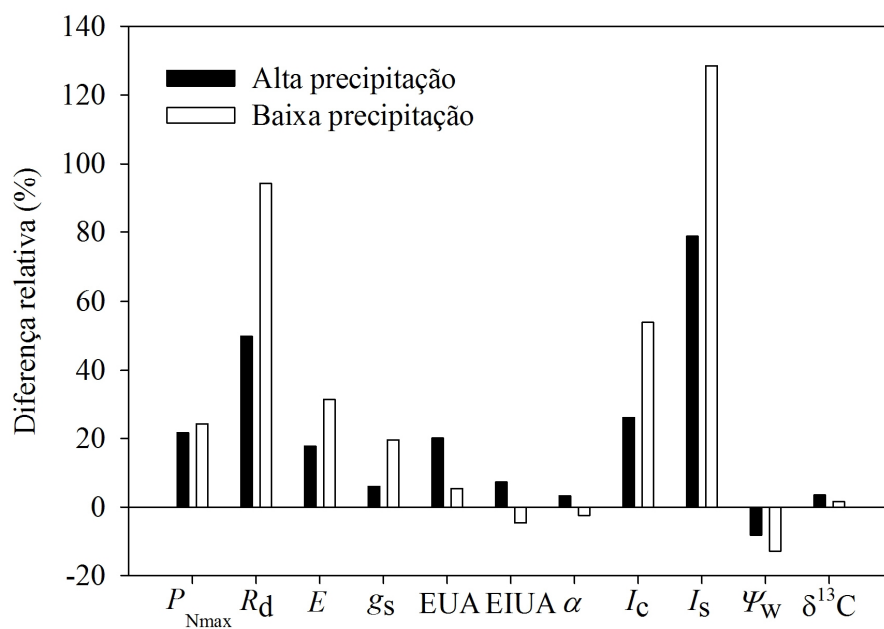


Fig. 4 Diferença relativa entre folhas de sol e de sombra para as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar em clones de *Bertholletia excelsa* sob dois períodos de precipitação ($n = 10$).

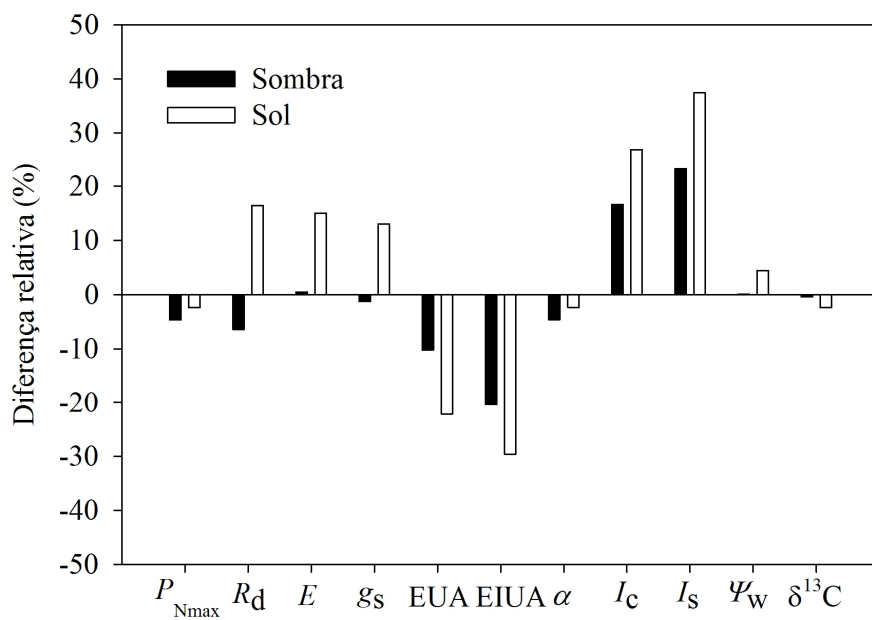


Fig. 5 Diferença relativa entre períodos de precipitação (alta e baixa) para as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar em clones de *Bertholletia excelsa* em folhas de sol e sombra ($n = 10$).

Na análise de cada clone, observou-se que a transição do período de alta precipitação para o período de baixa precipitação induziu diferentes respostas entre os clones, especialmente, para as variáveis g_s e E (Fig. 6). Mediante esta observação, foi possível separar um grupo de clones (609 e SF) que exibiu reduções destas variáveis durante o período de baixa precipitação, e outro grupo (ARU, 606 e MP) que apresentou incremento das mesmas variáveis, com valores de g_s entre 0,23 e 0,59 mol m⁻² s⁻¹ e de E entre 4,4 e 6,5 mmol m⁻² s⁻¹ neste mesmo período. Os maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos clones 609 e SF podem estar relacionados à redução de g_s observada nestes clones. O fechamento parcial ou completo dos estômatos pode dificultar a entrada de novo ar ao interior da folha, ao passo que o processo de fixação de carbono continua a partir do ar contido nos espaços intercelulares e nas câmaras sub-estomáticas. À medida que a concentração de ¹³C começa a aumentar nos espaços intercelulares, a discriminação da rubisco (ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase) em favor de ¹²C diminui. Deste modo, o enriquecimento de ¹²C do tecido das plantas diminui e, conseqüentemente, a proporção entre os dois isótopos no tecido vegetal torna-se inferior ao observado para o CO₂ ambiente (Farquhar et al. 1989; Marshall et al. 2007). Normalmente, sob deficiência hídrica, a primeira resposta da planta consiste no fechamento estomático com o objetivo de reduzir as perdas de água por transpiração, aspecto que permite aumento na eficiência no uso da água (Suresh et al. 2010; Randriamanana et al. 2012). Mesmo que alguns clones tenham exibido redução de g_s , parece que o período de baixa precipitação (precipitação média mensal de 106 mm durante quatro meses) não induziu sintomas de deficiência hídrica às árvores plantadas, hipótese esta que pode ser reforçada pela proximidade dos valores de Ψ_w obtidos entre ambos os períodos de precipitação (Tabela 4). *B. excelsa* tem se mostrado tolerante à baixa disponibilidade de água no solo, de modo que plantas jovens cultivadas em casa de vegetação foram capazes de manter balanço de carbono positivo por cerca de dois meses sob deficiência hídrica controlada (J.F. de C. Gonçalves dados não publicados). Na região leste da Amazônia, as médias de precipitação e umidade relativa correspondem aos limites mais baixos onde se encontram populações nativas desta espécie com período de 2 a 7 meses com menos de 60 mm chuva mês⁻¹, podendo as raízes pivotantes penetrar profundidades entre 5 e 10 m (Clement 2000). Teoricamente, não sendo limitada pela disponibilidade de água no solo a planta tenderia manter os estômatos abertos estimulados pela maior disponibilidade de irradiância durante este período (Shimazaki et al. 2007). A menor disponibilidade de luz resultante da maior nebulosidade, por outro lado, pode ser apontada como um dos recursos mais limitantes e que poderia comprometer a assimilação de

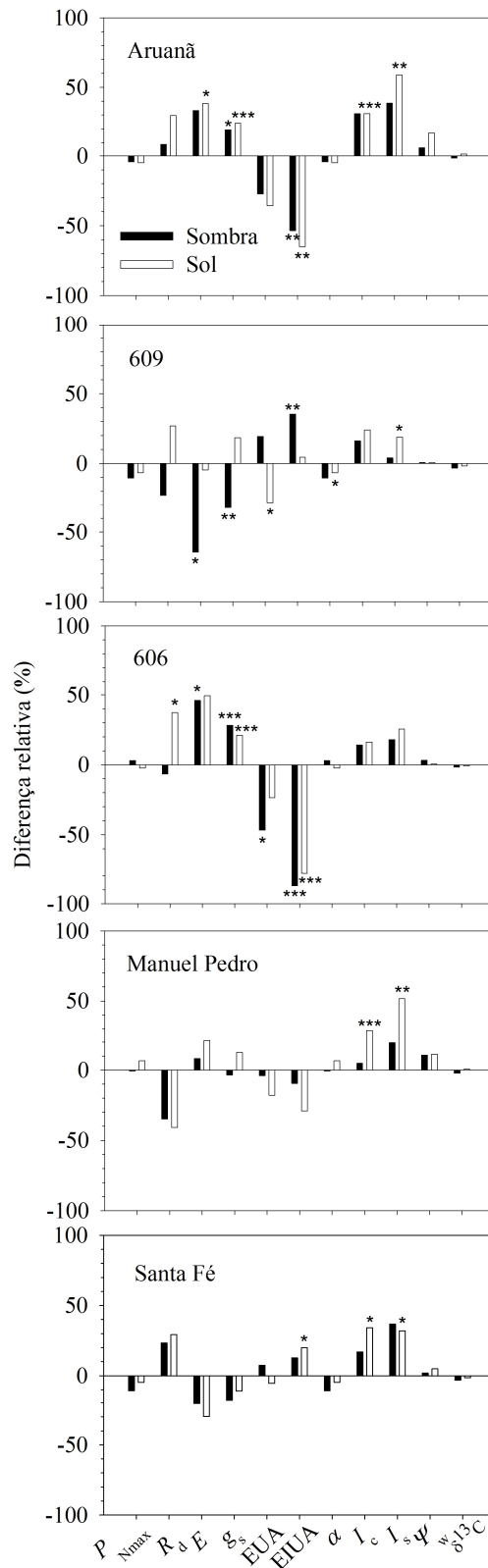


Fig. 6 Diferença relativa entre períodos de precipitação (alta e baixa) para as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar em clones de *Bertholletia excelsa* em folhas de sol e sombra ($n = 10$) * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

CO₂ durante o período de alta precipitação em regiões tropicais (Wright and van Schaik 1994; Graham et al. 2003).

Respostas dos clones quanto às taxas de P_N e E em função de g_s entre períodos de alta e baixa precipitação

Diante das respostas fisiológicas dos clones entre períodos de alta e baixa precipitação, deve-se destacar que a ampla faixa de variação em g_s refletiu menores mudanças nas taxas de fotossíntese, ao contrário do observado para E , que teve variação mais expressiva (Fig. 7).

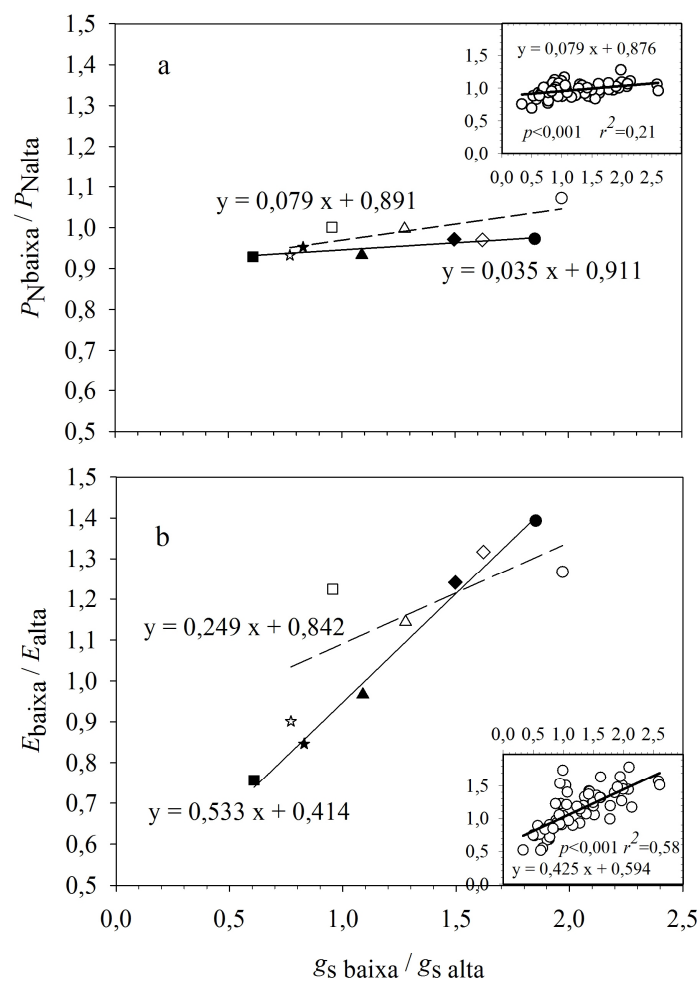


Fig. 7 Relação entre as taxas de fotossíntese – P_N (a) e transpiração – E (b) com as variações de condutância estomática (g_s) em clones de *B. excelsa* entre períodos de alta e baixa precipitação. Aruanã (\diamond), 609 (\square), 606 (\circ), Manuel Pedro (Δ) e Santa Fé (\star). Os mesmos símbolos abertos referem-se às folhas de sol e fechados às folhas de sombra. Os quadros inseridos em cada figura (a e b) se referem às relações entre as mesmas variáveis em todas as plantas.

Este comportamento foi comum para folhas de sol e sombra. Percebe-se que os coeficientes de inclinação de cada equação (Fig. 7a) possuem valores muito baixos, indicando fraca resposta no aumento das taxas de fotossíntese com a maior elevação em g_s entre clones durante a transição dos períodos de alta e baixa precipitação. Por outro lado, os coeficientes de inclinação das equações que descrevem o comportamento de E em função de g_s foram cerca de três e quinze vezes superiores aos das equações de P_N em função de g_s para folhas de sol e sombra, respectivamente (Fig. 7b).

Do ponto de vista anatômico, diferenças associadas, principalmente, às características estomáticas (densidade, tamanho e grau de abertura) poderiam refletir mudanças nas respostas individuais dos clones. O fato de o processo transpiratório constituir evento estritamente físico ao passo que a fotossíntese também exibe um componente bioquímico pode implicar que para os clones estudados, quando sujeitos à sazonalidade de precipitação, fatores não estomáticos podem também ter exercido influência sobre as variações nas taxas de assimilação de carbono entre clones (Chen et al. 2010).

Conclusões

Os clones exibiram comportamentos diferentes quanto aos fatores temporais e espaciais. Estas respostas foram relacionadas às mudanças em g_s e E entre os períodos de alta e baixa precipitação. Neste caso, 609 e SF mostraram redução das taxas de g_s e E , enquanto 606, MP e SF exibiram aumento. O período de precipitação intensificou as diferenças entre folhas de sol e sombra para a maioria das variáveis analisadas, especialmente, R_d , E , g_s , I_c e I_s . Apesar das estratégias específicas adotadas por cada clone no controle das trocas gasosas, estas pouco afetaram as taxas de assimilação de carbono durante o período de baixa precipitação.

Capítulo 2. ESTADO NUTRICIONAL E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA NO USO DE NUTRIENTES DE CLONES DE *Bertholletia excelsa* EM PLANTIOS DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL³

Nutritional status and photosynthetic nutrient use efficiency of clones of *Bertholletia excelsa* in productive plantation in Central Amazon

M. J. FERREIRA, J. F. C. GONÇALVES, e J. B. S. FERRAZ

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Pesquisas em Dinâmica Ambiental, Caixa Postal 478, Manaus 69011-970, AM, Brasil

³ Capítulo escrito conforme normas da revista Forest Ecology and Management

ESTADO NUTRICIONAL E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA NO USO DE NUTRIENTES DE CLONES DE *Bertholletia excelsa* EM PLANTIOS DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL

Nutritional status and photosynthetic nutrient use efficiency of clones of *Bertholletia excelsa* in productive plantation in Central Amazon

Resumo

A Castanheira-da-amazônia (*Bertholletia excelsa* H. & B.) tem sido usada em plantios para recuperação de áreas degradadas ou de produção comercial na região amazônica. Mesmo existindo evidências sobre sua plasticidade fisiológica e potencial de crescimento, não existem estudos que tratem as características nutricionais da espécie de forma consistente. Cinco clones de *B. excelsa* (ARU = Aruanã, 609, 606, MP = Manuel Pedro e SF = Santa Fé) foram analisados em plantios de produção com o objetivo de investigar as respostas destes quanto à área foliar específica (AFE), às taxas de fotossíntese na unidade de massa foliar ($P_{N_{massa}}$), o acúmulo de nutrientes foliares e à eficiência fotossintética no uso de nutrientes (EUNutriente) em folhas de sol e de sombra durante períodos de alta e baixa precipitação. Os clones não apresentaram diferenças nas concentrações foliares de N e P. O clone 606 exibiu concentrações de K entre 24 e 50% superiores aos demais clones. Os clones MP e SF apresentaram concentrações de Mg de 16 a 22% maiores que os clones ARU, 609 e 606. As concentrações foliares de Ca e Mg no clone 609 foram cerca de 60% superiores aos valores obtidos no clone ARU que apresentou as menores concentrações destes nutrientes. Os clones ARU, 609 e 606 foram mais eficientes no uso de todos os nutrientes foliares. Em particular, quanto aos macronutrientes primários (N, P e K), o clone ARU obteve os melhores desempenhos. Folhas de sombra acumularam mais P e K, enquanto folhas de sol acumularam preferencialmente Mn. Todos os clones apresentaram maior AFE, $P_{N_{massa}}$ e das concentrações foliares de P e K durante o período de baixa precipitação. Estas diferenças podem estar relacionadas em parte à idade das folhas, uma vez que o evento de produção de folhas em *B. excelsa* coincide com o início do período de baixa precipitação. A maior eficiência fotossintética no uso de nutrientes apresentada pelo clone ARU poderia justificar sua indicação para composição de plantios em solos com baixa disponibilidade de nutrientes na região amazônica.

Palavras-chave: Fotossíntese, área foliar específica, folhas de sol e sombra, precipitação, idade foliar.

Abstract

Bertholletia excelsa H. & B. has been used to reclamation of degraded areas or productive plantation in Amazon. Although there is evidence about its physiological plasticity and growth potential, there are no studies that address the nutritional characteristics of this species consistently. In this study, five clones of *B. excelsa* (ARU = Aruanã, 609, 606, MP = Manuel Pedro and SF = Santa Fé) were analyzed in productive plantation in order to investigate the responses regard to specific leaf area (SLA), photosynthetic rates per unit leaf mass ($P_{N_{mass}}$), leaf nutrient concentrations and photosynthetic nutrient use efficiency (NutrientUE) in sun and shade leaves during high and low precipitation. Clones showed no difference in the N and P leaf concentrations. 606 clone showed K leaf concentrations between 24 and 50% higher than all clones. MP and SF clones showed Mg leaf concentrations from 16 to 22% higher than ARU, 609 and 606. Ca and Mg leaf concentrations in 609 were about 60% higher than ARU that showed the lowest concentrations of these nutrients. ARU, 609 and 606 clones were most efficient in the use all leaf nutrients. In particular, regard to primary macronutrients (N, P and K), ARU showed the best performance. Shade leaves accumulated mainly P and K, while sun leaves accumulated preferentially Mn. All the clones showed the highest SLA, $P_{N_{mass}}$, P and K leaf concentrations during low precipitation period. These differences may be related in part to leaf age, because the leaves production period in *B. excelsa* is similar at start of the low precipitation period. The highest photosynthetic nutrient use efficiency showed by ARU clone could support the use of this clone in plantation under nutrient-poor soils in Amazon.

Keywords: Photosynthesis, specific leaf area, sun and shade leaves, precipitation, leaf age.

1. Introdução

A Castanheira-da-amazônia (*Bertholletia excelsa* H. & B.) se distribui em cerca de 325 milhões de hectares de florestas nativas na região amazônica (Stoian, 2004). Além da ocorrência natural, a espécie também tem sido utilizada em plantios para recuperação de áreas degradadas e de produção comercial exibindo elevada taxa de sobrevivência durante a fase de estabelecimento em campo, tolerância à alta irradiância e crescimento relativamente rápido (Tonini et al., 2005; Scoles et al., 2011). Dentre as espécies florestais é uma das mais utilizadas em sistemas agroflorestais (Costa et al., 2009; Ferreira and Tonini, 2009). No que concerne à recuperação de áreas e em menor escala, sob plantios experimentais, verificou-se que indivíduos de *B. excelsa* exibiram alta eficiência na captura de carbono, que tem sido refletido no desempenho de crescimento (Ferreira et al., 2009; Ferreira et al., 2012).

De posse do conhecimento acerca da capacidade de assimilação de carbono e do ritmo de crescimento de *B. excelsa*, acredita-se que informações a respeito de seu potencial para eficiência no uso de nutrientes pode providenciar contribuição importante para o entendimento mais completo da fisiologia da planta e, por conseguinte, o desempenho desta espécie no campo. O maior crescimento associado à melhor eficiência no uso de nutrientes, isto é, maior acúmulo de biomassa com menor uso relativo de nutrientes, representa critério interessante para seleção de espécies em programas de reflorestamento na Amazônia, onde os solos em sua maioria apresentam baixa fertilidade natural (Santos Junior et al., 2006; Silva et al., 2006). O termo “eficiência no uso de nutrientes” pode também ser definido como a capacidade de uma espécie em adquirir nutrientes necessários ao crescimento e/ou incorporá-los ou utilizá-los na produção de biomassa aérea e de raízes ou na formação de frutos, sementes e folhas (Blair, 1993). Alguns estudos também têm utilizado a relação entre as taxas de assimilação de carbono na base de massa foliar e as concentrações foliares de nutrientes para entender as relações funcionais da planta crescendo em diferentes condições de campo (Santos Junior et al., 2006; Silva et al., 2006; Hidaka and Kitayama, 2009).

Do ponto de vista nutricional, sabe-se que os nutrientes possuem funções específicas e por isso são essenciais para o metabolismo da planta. Os macronutrientes são importantes por participarem da estrutura de compostos orgânicos, tais como proteínas (N, S), ácidos nucléicos (N, P), moléculas de clorofila (N, Mg), adenosina trifosfato (P), pectatos de Ca, parede e membrana celular (Ca), ou atuarem como solutos osmóticos (K) (Evans, 1989; Reich et al., 1994; Vance et al., 2003; Marschner, 2012). Os micronutrientes (Cu, Fe, Mn e Zn) atuam como componentes (grupos prostéticos) e/ou ativadores enzimáticos, podendo conferir

tolerância às plantas contra estresses abióticos e bióticos (Kirkby and Römheld, 2004). Estimativas mostram que a eficiência de aplicação de fertilizantes pode ser inferior a 50% para N, 10% para P e 40% para K. Neste sentido, a utilização de espécies e cultivares com maior eficiência na absorção e utilização de nutrientes poderá, dentre outras vantagens, reduzir os custos de adubação e também diminuir perdas de nutrientes (Baligar et al., 2001). Dentre as principais razões para o limitado sucesso nos estudos que envolvem a eficiência no uso de nutrientes, é que tanto o componente genético quanto fisiológico de respostas das plantas à disponibilidade de nutrientes no solo são ainda pouco compreendidos (Fageria et al., 2008). Características genéticas, morfológicas e fisiológicas, e a interação destas com fatores como umidade do solo, ambiente de luz e temperatura, podem determinar a maior ou menor eficiência na utilização dos nutrientes (Baligar et al., 2001). Desta forma, análises de fotossíntese, de área foliar específica e das concentrações foliares de nutrientes podem ter papel determinante no entendimento das questões supracitadas, em particular, comparações entre diferentes materiais genéticos e as respostas destes quanto às mudanças em fatores espaciais (folhas expostas a diferentes ambientes de luz) e temporais (períodos de alta e baixa precipitação).

Diante disso, neste estudo procurou-se investigar além do potencial dos diferentes clones, os possíveis efeitos do ambiente de luz da folha (sol e sombra) e do período de precipitação (alta e baixa) em características que podem determinar a maior ou menor eficiência no uso de nutrientes (e.g. área foliar específica, fotossíntese e o acúmulo de nutrientes foliares). As hipóteses testadas foram: i) os clones de *B. excelsa* apresentarão respostas diferenciadas entre si quanto às concentrações foliares de nutrientes, às taxas de fotossíntese na base de massa foliar ($P_{N_{\text{massa}}}$) e à eficiência fotossintética no uso de nutrientes (EUNutriente); ii) a área foliar específica (AFE), as concentrações foliares de nutrientes e a $P_{N_{\text{massa}}}$ exibirão diferenças conforme o ambiente de luz e o período de precipitação; iii) mudanças em AFE sob os períodos de alta e baixa precipitação apresentarão relação positiva com as concentrações foliares de N, P e K.

2. Material e métodos

2.1. Localização e caracterização dos plantios

O estudo foi realizado em áreas de plantios florestais da espécie Castanheira-da-amazônia (*Bertholletia excelsa* H. & B.) localizados na propriedade da Empresa Agropecuária

Aruanã S. A. (3°0'30.63"S e 58°50'1.50"O), rodovia AM-010 (Manaus-Itacoatiara), km 213, município de Itacoatiara, AM. O clima da região é do tipo Am (Köppen, 1948), com precipitação anual superior a 2000 mm e temperatura média de 27,1°C. Durante a realização do estudo, o regime de precipitação foi caracterizado por dois períodos distintos, um de alta precipitação (precipitação média mensal de 485 mm durante cinco meses), sendo três meses com precipitação acima de 500 mm e outro de baixa precipitação (precipitação média mensal de 106 mm durante quatro meses) com o mês de setembro exibindo precipitação de 54 mm. A topografia apresenta ondulações, com altitudes variando entre 120 m e 170 m. O solo predominante da região é do tipo Latossolo Amarelo Distrófico de textura muito argilosa (Kato, 1995).

A propriedade possui área total de 12000 hectares com cerca de 1.257.000 árvores de castanheira plantadas, sendo 318.000 distribuídas entre cinco clones (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé) que foram enxertadas para produção de frutos e 939.000 compõem plantios adensados de reposição florestal para produção futura de madeira serrada.

2.2. Características físicas e químicas do solo

Amostras de solo (total de 31 amostras compostas) foram coletadas nas profundidades de 0-20 cm e 20-40 cm com o objetivo de caracterizar quimicamente os solos do plantio. Análise granulométrica foi realizada a partir do método da pipeta (EMBRAPA, 1997). Determinou-se as concentrações dos macro (C, N, P, K, Ca e Mg) e micronutrientes (Fe, Mn e Zn), alumínio e o $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ (Tabela 1). O C foi determinado pelo método de Walkley-Black (Walkley and Black, 1934). N total foi determinado pelo método de Kjeldahl após digestão sulfúrica (EMBRAPA, 2003). As extrações de Ca, Mg e Al foram feitas a partir de uma solução extratora de KCl 1 M (Miyazawa et al., 1999), sendo o Ca e Mg determinados por espectrofotometria de absorção atômica e o Al pelo método de titulação com NaOH. Os macronutrientes (P e K) e micronutrientes (Fe, Mn e Zn) foram extraídos com solução Mehlich 1 (HCl 0,05 M + H₂SO₄ 0,0125 M), sendo o P determinado por espectrofotometria do visível ($\lambda = 660 \text{ nm}$), K e os micronutrientes foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin–Elmer 1100B). Os valores de $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ foram obtidos potenciometricamente, utilizando eletrodo combinado, imerso em solução de solo e água (1:2,5) (EMBRAPA, 2003).

Tabela 1 Granulometria, pH, alumínio, concentrações de macro e micronutrientes no solo sob plantios florestais de *B. excelsa*.

Profundidade (cm)	Areia	Silte	Argila	pH	C	N	Al	K	Ca	Mg	P	Fe	Zn	Mn
	(%)			H ₂ O	g kg ⁻¹			cmolc kg ⁻¹			mg kg ⁻¹			
0-20	10,6	7,9	81,5	4,4	15,9	1,36	1,4	0,05	0,17	0,10	2,5	258	0,25	2,75
20-40	9,0	6,1	84,9	4,4	11,4	1,06	1,3	0,04	0,11	0,08	1,5	231	0,29	2,95

2.3. Fotossíntese e área foliar específica

As taxas de fotossíntese (P_{Nmax}) foram determinadas com analisador de gases a infravermelho de sistema aberto (LI-6400, LI-COR, Lincoln, USA). As medidas foram realizadas em folhas em bom estado fitossanitário, completamente expandidas e situadas no terço médio da copa, no período entre 08:00 e 12:00 h. Os dados das curvas de resposta fotossintética a intensidade luminosa (P_N -I) foram obtidos para faixa de densidade de fluxo de fótons (PPFD) entre 0 e 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O LI-COR 6400 foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$ e a câmara foliar ajustada para concentração de CO_2 , temperatura e vapor de H_2O em torno de $380 \pm 4 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $31 \pm 1^\circ\text{C}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente. O modelo da equação exponencial foi usado para ajustar a curva de resposta fotossintética à intensidade luminosa para cada árvore (Iqbal et al., 1997; Santos Junior et al., 2012):

$$P_N = (P_{Nmax} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{Nmax} + R_d)]\} - R_d$$

em que I é a irradiância (\sim PPFD); P_N é a fotossíntese líquida ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); P_{Nmax} é a fotossíntese líquida máxima; R_d é a respiração no escuro ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) correspondente ao valor de P_N quando $I = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; e α é o rendimento quântico aparente da fotossíntese ($\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$). As curvas P_N -I foram ajustadas usando o algoritmo de Levenberg-Marquardt com base na rotina do programa Statistica, versão 7.0 (StatSoft Inc., 2004). A assimilação de carbono na base de massa foliar (P_{Nmassa}) foi calculada multiplicando-se a área foliar específica (AFE) pela $P_{Nmax\text{área}}$ e por 0,1 em função das diferenças entre as unidades de cada variável ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \times \text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$). A AFE foi determinada a partir da razão da área foliar pela massa foliar seca a 70°C até obtenção de massa foliar constante, utilizando-se discos foliares de área conhecida ($0,283 \text{ cm}^2$), sendo analisados dez discos por folha (Evans and Poorter, 2001).

2.4. Concentrações foliares de nutrientes e eficiência fotossintética no uso de nutrientes

As concentrações de macro (N, P, K, Ca e Mg) e micronutrientes (Fe, Zn e Mn) foliares foram determinadas nas mesmas folhas em que foram medidas as taxas fotossintéticas. As amostras foliares foram secas em estufa a 65°C até massa constante. Nitrogênio foi determinado de acordo com o método Kjeldahl (Miyazawa et al., 1999). As concentrações de fósforo foram determinadas pelo método com molibdato e espectrofotometria a 725 nm (Vitti and Ferreira, 1997). A partir do mesmo extrato foram retiradas alíquotas e as concentrações dos nutrientes K, Ca, Mg, Fe, Zn e Mn foram determinadas por espectrofotometria de absorção atômica (EMBRAPA, 2003).

A eficiência fotossintética no uso de nutrientes (EUNutriente) foi calculada por meio da razão entre as taxas de fotossíntese líquida na base de massa foliar ($P_{N_{massa}}$) pelas respectivas concentrações foliares de nutrientes de cada árvore (Santos Junior et al., 2006).

2.5. Delineamento experimental e análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC) em ensaio fatorial (5 x 2 x 2) composto de três fatores: clones, tipos de folha quanto ao ambiente de luz (sol e sombra) e dois períodos de precipitação (alta e baixa). Os resultados de cada variável foram submetidos aos testes de Lilliefors e Levene para verificação do atendimento às premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias, respectivamente. Nos casos de não cumprimento efetuou-se a transformação pelo método da função $\log(x)$. Em seguida, foram aplicadas análises de variância (Factorial ANOVA) e, quando os resultados se mostraram significativos, utilizou-se o teste de separação de médias de Duncan ($P < 0,05$). Relações entre $P_{N_{max}}$, AFE, N, P e K foram analisadas por regressão. Todas as análises foram processadas a partir dos programas Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004) e SigmaPlot 11.0 (StatSoft Inc., 2008).

3. Resultados

3.1. Fotossíntese e área foliar específica

Tabela 2 Resultados da ANOVA (valores de F) ($n=10$) para os fatores clone (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé), ambiente de luz (folhas de sol e sombra) e período de precipitação (alta e baixa). * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$; ns = $p\geq 0,05$ (não significativo); G. L. = graus de liberdade. Valores significativos são destacados em negrito.

	Clone (C)	Ambiente de luz (L)	Período de precipitação (P)	C x L	C x P	L x P	C x L x P
G. L.	4	1	1	4	4	1	4
P_{Nmassa}	5,1***	0,03 ^{ns}	25,3***	3,1*	1,4 ^{ns}	2,4 ^{ns}	0,6 ^{ns}
AFE	2,1 ^{ns}	64,5***	54,9***	1,1 ^{ns}	0,7 ^{ns}	0,8 ^{ns}	1,1 ^{ns}
N	0,7 ^{ns}	1,8 ^{ns}	10,9**	1,3 ^{ns}	1,1 ^{ns}	0,3 ^{ns}	0,2 ^{ns}
P	1,8 ^{ns}	13,0***	141,7***	0,2 ^{ns}	1,0 ^{ns}	3,0 ^{ns}	0,2 ^{ns}
K	3,5*	16,6***	146,3***	0,8 ^{ns}	0,6 ^{ns}	1,2 ^{ns}	1,2 ^{ns}
Ca	10,1***	7,7**	97,8***	0,7 ^{ns}	3,6**	6,4*	1,3 ^{ns}
Mg	5,4***	0,2 ^{ns}	71,7***	0,6 ^{ns}	0,4 ^{ns}	0,6 ^{ns}	0,5 ^{ns}
Fe	1,2 ^{ns}	2,8 ^{ns}	12,3***	0,2 ^{ns}	0,7 ^{ns}	14,5***	0,2 ^{ns}
Zn	0,6 ^{ns}	0,1 ^{ns}	21,0***	0,9 ^{ns}	0,6 ^{ns}	5,5*	0,6 ^{ns}
Mn	4,4**	4,6*	134,7***	0,6 ^{ns}	4,3**	2,6 ^{ns}	1,0 ^{ns}
EUN	5,4***	1,3 ^{ns}	9,9**	3,6**	2,9*	2,5 ^{ns}	0,7 ^{ns}
EUP	7,6***	5,5*	13,0***	3,0*	0,6 ^{ns}	5,2*	0,4 ^{ns}
EUK	2,8*	10,3**	89,4***	2,0 ^{ns}	2,7*	0,05 ^{ns}	0,9 ^{ns}
EUCa	8,2***	2,4 ^{ns}	79,4***	0,1 ^{ns}	0,4 ^{ns}	0,9 ^{ns}	0,7 ^{ns}
EUMg	9,1***	0,2 ^{ns}	105,4***	0,5 ^{ns}	1,1 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,9 ^{ns}
EUFe	5,6***	0,5 ^{ns}	47,3***	1,8 ^{ns}	2,7*	12,9***	0,6 ^{ns}
EUZn	3,9**	0,2 ^{ns}	0,7 ^{ns}	2,0 ^{ns}	1,1 ^{ns}	0,4 ^{ns}	0,2 ^{ns}
EUMn	13,2***	5,8*	214,0***	0,8 ^{ns}	7,5***	0,2 ^{ns}	1,0 ^{ns}

Os fatores clone e período de precipitação apresentaram efeito significativo sobre as taxas de fotossíntese na unidade de massa foliar ($P_{N_{\text{massa}}}$) ($p < 0,001$) (Tabela 2). As diferenças entre clones foram principalmente observadas em folhas de sombra, sendo que os clones Aruanã e 609 exibiram os melhores resultados (Figuras 1a e 1b). Todos os clones apresentaram maiores valores de $P_{N_{\text{massa}}}$ durante o período de baixa precipitação, os quais variaram entre 118-158 $\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ e 109-154 $\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ em folhas de sol e sombra, respectivamente. Os clones 609 e Santa Fé, por sua vez, exibiram diferenças menos pronunciadas entre os dois períodos de precipitação. Com relação à área foliar específica (AFE), apenas os fatores ambiente de luz e período de precipitação apresentaram efeitos significativos ($p < 0,001$) (Tabela 2). À exceção dos clones 606 e Manuel Pedro sob o período de baixa precipitação, todos os demais exibiram resultados superiores de AFE em folhas de sombra. Todos os clones apresentaram maiores valores de AFE durante o período de baixa precipitação em ambos ambientes de luz (Figuras 1c e 1d). Neste período, os valores variaram entre 106 (folhas de sol) e 124 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ (folhas de sombra), ao passo que durante o período de alta precipitação houve variação de 84 (folhas de sol) a 107 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ (folhas de sombra).

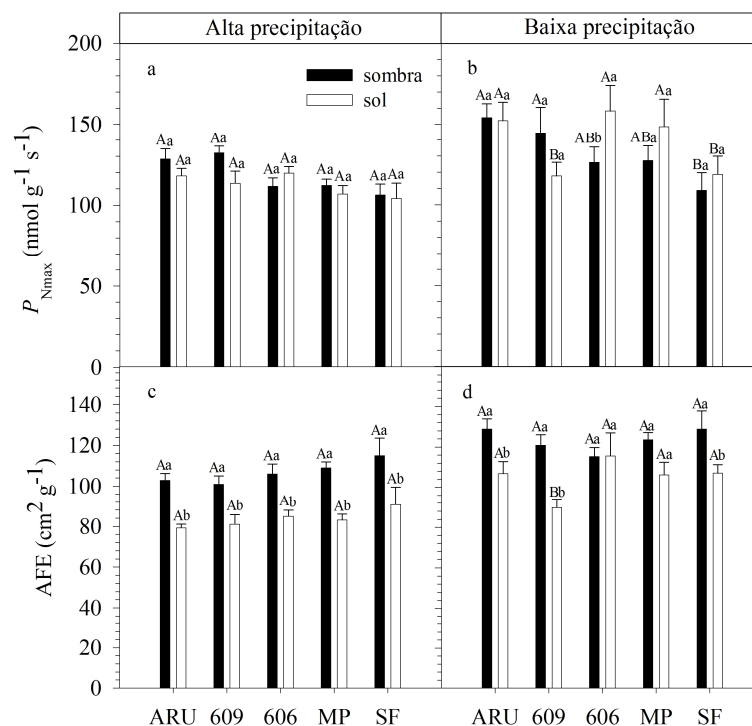


Fig. 1. Fotossíntese máxima na unidade de massa foliar ($P_{N_{\text{max}}}$) e área foliar específica (AFE) de clones de *B. excelsa* em folhas de sol e sombra durante os períodos de alta e baixa precipitação. Média±erro-padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para clone, e minúscula, para tipo de folha, não diferem estatisticamente ($p \geq 0,05$) ($n=10$).

3.2. Concentrações foliares de nutrientes

Os clones não apresentaram diferenças entre si em relação às concentrações foliares de N, P, Fe e Zn. Observou-se diferença somente para as concentrações de K, Ca, Mg e Mn (Tabela 2). O clone 606 exibiu valores superiores de K. Os clones Manuel Pedro e Santa Fé apresentaram maiores concentrações foliares de Mg. Os clones 609 e Santa Fé apresentaram as maiores concentrações de Ca e Mn (Tabela 3). Embora não se tenha observado diferenças significativas, folhas de sombra mostraram maiores concentrações de P e K, enquanto folhas de sol apresentaram valores superiores de Mn (Tabela 3). As concentrações foliares de P, K e Mn também apresentaram diferenças entre períodos de alta e baixa precipitação (Tabela 3). Os clones exibiram maiores concentrações foliares de P e K durante o período de baixa precipitação. Por outro lado, as concentrações de Mn foram maiores sob alta precipitação. As concentrações de N não exibiram diferenças entre períodos de precipitação, enquanto que as concentrações de Ca, Mg, Fe e Zn não apresentaram padrão definido (Tabela 3).

3.3. Eficiência fotossintética no uso de nutrientes

Os clones apresentaram diferenças entre si quanto à eficiência fotossintética no uso de todos os nutrientes foliares (EUNutriente) (Tabela 2). De modo geral, o clone Aruanã apresentou, em valores absolutos, maior eficiência fotossintética no uso de todos os nutrientes. Ao mesmo tempo, os clones 609 e 606 também exibiram valores superiores de EUNutriente, com destaque para a EUP, EUK, EUCa, EUMg e EUMn (Tabela 4). Em média os valores de EUNutriente dos cinco clones estudados variaram entre 82 e 105 $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ para N, 3470 e 4419 $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ para P, 1042 e 1557 $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ para K, 650 e 1126 $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ para Ca, 1093 e 1558 $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ para Mg, 89 e 121 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ para Fe, 242 e 301 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ para Zn e 45 e 108 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ para Mn. Relações entre os valores relativos de EUN, EUP e EUK indicaram melhor eficiência do clone Aruanã em relação aos demais clones estudados (Fig. 2). Análises de regressão também mostraram comportamento linear positivo entre as concentrações foliares de N, P e K e os valores de $P_{N_{\max}}$ e AFE ($p < 0,001$) (Fig. 3, Fig. 4).

Tabela 3 Concentrações foliares de macro e micronutrientes em cinco clones de *Bertholletia excelsa* (ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé), analisados quanto às folhas de sol e sombra, em dois períodos de precipitação (alta e baixa).

Clones	Precipitação	Folhas	N (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)	K (g kg ⁻¹)	Ca (g kg ⁻¹)	Mg (g kg ⁻¹)	Fe (mg kg ⁻¹)	Zn (mg kg ⁻¹)	Mn (mg kg ⁻¹)
ARU	Alta	Sol	A17,9±0,5aA	A0,81±0,7aB	A3,0±0,8aB	B5,6±1,4bA	B2,3±0,4aA	A75,4±2,5aA	A26,6±1,9aB	B142,0±29,7aA
		Sombra	A19,4±0,7aA	A0,86±0,05aB	AB3,8±0,6aB	AB9,7±2,2aA	AB2,9±0,3aA	A66,8±5,4aA	A28,7±4,7aA	AB144,3±33,2aA
	Baixa	Sol	A18,0±1,4aA	A1,09±0,10aA	A5,7±0,7aA	A4,8±0,9aA	A2,0±0,3aA	A61,4±6,0aA	A34,0±3,2aA	B55,8±13,6aB
		Sombra	A19,7±2,1aA	A1,16±0,17aA	B6,1±1,4aA	A4,3±0,3aB	A1,9±0,2aB	A61,0±7,5aA	A31,0±4,6aA	B57,3±22,1aB
609	Alta	Sol	A18,9±1,0aA	A0,79±0,04aB	A2,7±0,8aB	A10,4±2,3aA	B2,4±0,9aA	A75,9±9,0aA	A27,5±4,6aA	A215,8±45,5aA
		Sombra	A18,6±1,0aA	A0,83±0,07aB	B2,6±0,7aA	A12,2±2,1aA	AB2,7±0,6aA	A63,9±5,9aA	A29,0±3,7aA	A198,3±65,6aA
	Baixa	Sol	A20,8±1,1aA	A0,96±0,09aA	A5,0±0,3bB	A5,0±1,1aB	A1,7±0,6aA	A61,0±6,4aB	A29,8±3,4aA	AB70,0±10,2aB
		Sombra	A20,4±0,9aA	A1,11±0,05aA	AB7,4±1,1aA	A6,0±0,7aB	A1,8±0,1aB	A68,7±16,4aA	A30,3±3,8aA	B53,7±5,5aB
606	Alta	Sol	A18,1±0,6aA	A0,83±0,05aB	A2,9±0,7bB	B6,2±1,3aA	AB2,6±0,6aA	A76,3±5,7aA	A27,0±4,3aA	AB190,6±40,7aA
		Sombra	A18,4±0,8aA	A0,87±0,08aB	A4,9±2,1aB	C7,0±1,9aA	B2,4±0,4aA	A62,4±8,7aA	A28,1±3,6aA	B130,3±49,5bA
	Baixa	Sol	A19,2±2,6aA	A1,10±0,16aA	A6,7±2,4aA	A4,6±1,5aA	A1,8±0,4aB	A57,8±11,1aB	A32,0±6,2aA	AB62,2±19,4aB
		Sombra	A21,0±1,1aA	A1,25±0,14aA	A8,1±1,4aA	A4,5±2,7aB	A1,7±0,3aB	A60,2±12,8aA	A28,8±4,6aA	B46,5±15,3aB
MP	Alta	Sol	A18,7±1,0aA	A0,83±0,05aB	A2,7±0,7aB	B6,7±1,7aA	A3,1±0,3aA	A77,2±5,5aA	A25,7±2,1aB	AB188,2±49,3aA
		Sombra	A18,9±0,9aA	A0,87±0,08aB	AB3,6±1,3aB	BC8,5±0,6aA	A3,1±0,3aA	A69,6±11,6aA	A26,9±5,1aA	AB165,1±41,6aA
	Baixa	Sol	A19,1±2,3aA	A1,05±0,16aA	A5,4±1,5bA	A5,2±1,1aA	A2,2±0,7aB	A64,0±9,9aA	A34,0±4,7aA	AB82,8±31,7aB
		Sombra	A19,4±2,8aA	A1,20±0,11aA	B7,3±0,5aA	A4,6±0,7aB	A2,1±0,4aB	A70,2±20,6aA	A27,3±3,0bA	B60,4±14,8aB
SF	Alta	Sol	A18,9±0,9aA	A0,88±0,06aB	A2,8±0,8aB	A9,1±0,6aA	A3,2±0,6aA	A74,7±3,6aA	A26,5±4,5aA	AB194,8±49,9aA
		Sombra	A18,4±1,3aA	A0,91±0,10aB	AB3,3±0,8aB	AB9,6±0,7aA	AB3,0±0,6aA	A64,6±4,9aA	A28,8±4,0aA	AB138,8±43,1aA
	Baixa	Sol	A20,0±1,6aA	A1,07±0,11aA	A5,6±1,1aA	A5,9±2,2aB	A2,1±0,5aB	A65,4±10,8aA	A32,2±4,2aA	A116,3±43,9aB
		Sombra	A19,7±4,0aA	A1,13±0,27aA	B6,0±2,0aA	A6,4±2,0aB	A2,2±0,6aB	A70,0±11,2aA	A33,2±4,4aA	A147,0±66,2aA

Média±desvio-padrão ($n = 10$). Médias seguidas da mesma letra maiúscula à esquerda, para clone, minúscula, para tipo de folha, e maiúscula à direita, para período de precipitação, não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

Tabela 4 Eficiência fotossintética no uso de macro e micronutrientes em cinco clones de *Bertholletia excelsa* (ARU – Aruanã, 609, 606, MP – Manuel Pedro e SF – Santa Fé), analisados quanto às folhas de sol e sombra, em dois períodos de precipitação (alta e baixa).

Clones	Precipitação	Folhas	EUN (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	EUP (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	EUK (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	EUCa (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	EUMg (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	EUFe (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	EUZn (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	EUMn (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)
ARU	Alta	Sol	A93±8aB	A4570±648aA	A1612±482aA	A863±173aA	A1233±112aB	A87±5aB	A291±26aA	A46±7aB
		Sombra	A94±10aA	A4761±482aA	B1333±163aA	A567±158aB	A1095±90aB	A107±6aB	A292±21aA	A50±10aB
	Baixa	Sol	A118±12aA	A4377±871aA	A1112±254aB	A1325±426aA	AB1818±259aA	AB139±23aA	AB280±57aA	A158±49aA
		Sombra	A110±9aA	A4157±597aA	A1030±173aA	A1473±156aA	A1994±101aA	A144±30aA	A329±51aA	A168±44aA
609	Alta	Sol	A86±13aA	A4433±765aA	A1768±609aA	C460±94aB	A1264±342aA	A84±10aA	A264±37aA	A31±9aB
		Sombra	A99±2aA	A4866±213aA	A2054±402aA	A445±117aB	A1239±303aB	A116±8aA	A299±20aA	A40±14aB
	Baixa	Sol	B80±15aA	AB3843±843aA	A918±149aB	A998±313aB	B1696±433aA	BC109±19aA	AB263±56aA	CD94±21bA
		Sombra	AB99±24aA	A4046±908aA	A759±58aB	AB975±230aB	AB1899±299aA	AB121±28aA	A311±44aA	AB147±18aA
606	Alta	Sol	A92,1±10,3aB	A4485±431aA	A1631±251aA	AB799±178aB	A1174±330aB	A88±13aB	A295±46aA	A36±10aB
		Sombra	A85±9aA	AB3981±453aA	B1018±362bA	A764±497aB	A1152±269aB	A101±16aA	A256±24aA	A59±31aB
	Baixa	Sol	A115±17aA	A4438±612aA	A1000±319aB	A1503±543aA	A2210±589aA	A158±48aA	A329±80aA	AB149±46aA
		Sombra	BC84±13,0bA	B3133±440bA	A617±101aA	A1445±720aA	AB1871±479aA	AB122±32bA	A293±73aA	AB166±67aA
MP	Alta	Sol	A80±7aB	A3990±515aA	A1568±304aA	ABC716±284aA	A826±144aB	A75±8aB	A273±32aA	A33±10aB
		Sombra	A82±5aA	AB3993±356aA	B1369±516aA	A545±21aB	A900±178aB	A93±22aA	A282±67aA	A40±12aB
	Baixa	Sol	A108±22aA	AB4387±944aA	A1093±181aA	A1135±130aA	B1666±467aA	AB137±14aA	AB287±67aA	BC104±20aA
		Sombra	ABC95±28aA	AB3346±862bA	A657,6±134aB	AB1124±231aA	BC1517±435aA	BC109±42aA	A309±71aA	B115±33aA
SF	Alta	Sol	A84±14aA	A3789±588aA	A1535±280aA	BC493±136aB	A851±358aB	A78±16aA	A263±74aA	A31±12aA
		Sombra	A81±9aA	B3622±562aA	B1319±312aA	A452±43aA	A860±129aA	A91±6aA	A247±62aA	A44±11aA
	Baixa	Sol	B84±21aA	B3413±423aA	A826±69aB	A978±588aA	C1391±378aA	C104±30aA	B240±30aA	D62±39aA
		Sombra	C76±13aA	B2953±377aA	A709±109aB	B736±257aA	C1318±430aA	C87±16aA	B213±34aA	C48±27aA

Média±desvio-padrão ($n = 10$). Médias seguidas da mesma letra maiúscula à esquerda, para clone, minúscula, para tipo de folha, e maiúscula à direita, para período de precipitação, não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

4. Discussão

4.1. $P_{N_{massa}}$, concentrações foliares de nutrientes e eficiência fotossintética no uso de nutrientes entre clones

As diferenças observadas para os valores de $P_{N_{massa}}$ entre clones durante o período de baixa precipitação estão associadas aos resultados das taxas de fotossíntese na base de área foliar ($P_{N_{área}}$) (ver capítulo 1) e às mudanças em área foliar específica (AFE) (Fig. 1b e 1d). Neste período, os clones Aruanã, 606 e Manuel Pedro apresentaram os maiores valores de $P_{N_{massa}}$ em folhas de sol, sendo que o clone 609 exibiu o pior resultado em função dos menores valores de AFE. Dentre as características mais visíveis para distinção dos clones em campo, inclui-se a morfologia da folha. Neste caso, o clone 609 diferencia-se dos demais por possuir folhas de sol maiores e, ao mesmo tempo, mais espessas, conseqüentemente, com menor valor médio de AFE. Assim como no período de alta precipitação, os clones apresentaram valores semelhantes de AFE em folhas de sombra, mantendo o mesmo padrão de maiores taxas de $P_{N_{massa}}$ dos clones Aruanã e 609 nos dois períodos de precipitação.

As concentrações foliares médias de N variaram entre 17,9 e 21,0 g kg⁻¹ (Tabela 3). Estes valores são semelhantes (Gonçalves et al., 2005; Santiago and Wright, 2007) ou superiores (Reich et al., 1994; Marengo et al., 2001) aos obtidos em outras espécies arbóreas tropicais. No entanto, não se observou diferenças entre clones (Tabela 3). Neste caso, sugere-se que os cinco clones *B. excelsa* possuem similar potencial para acúmulo de N foliar, embora apresentem diferenças quanto à eficiência fotossintética no uso deste nutriente como comentado mais adiante. Observou-se diferenças significativas apenas para as concentrações foliares de K, Ca, Mg e Mn. Neste caso, o clone 606 exibiu concentrações de K entre 24 e 50% superiores aos demais clones. Os clones Manuel Pedro e Santa Fé, por sua vez, apresentaram concentrações de Mg de 16 a 22% maiores que os clones Aruanã, 609 e 606. As concentrações foliares de Ca e Mg no clone 609 foram cerca de 60% superiores aos valores obtidos no clone Aruanã, que apresentou as menores concentrações destes nutrientes. Os valores obtidos de N, Ca, Mg, Fe, Mn e Zn são próximos aos encontrados para a mesma espécie em plantios de 10 anos (Morais, 2003). Por outro lado, as concentrações de P e K reportadas aqui são superiores. Comparando os resultados com valores obtidos para a mesma espécie em plantios jovens submetidos a diferentes tratamentos de fertilização, verificou-se que as

concentrações de N, Mn e Zn foram superiores no presente estudo (Ferreira, 2009). Em relação aos demais nutrientes, as concentrações de P, Ca e Fe são inferiores às concentrações encontradas por Ferreira (2009), enquanto que as concentrações de K são menores que as apresentadas por Gomes (2012) e as concentrações de Mg são semelhantes às obtidas por Ferreira (2009). As diferenças observadas em relação a estes dois estudos podem estar associadas aos estádios de crescimento e de desenvolvimento das plantas, uma vez que na presente pesquisa foram analisadas árvores de aproximadamente 30 anos, ou ainda às condições de sítio em função da utilização de corretivos e fertilizantes nos estudos de Ferreira (2009) e Gomes (2012). Embora não existam informações a respeito dos níveis críticos que reflitam deficiência nutricional para *B. excelsa*, ao se comparar com os valores médios gerais indicados como adequados para o crescimento de plantas, observa-se que apenas as concentrações de P, K e Fe foram inferiores neste estudo (Kirkby, 2012). Entretanto, não foram detectados sintomas de deficiência visual para estes nutrientes, sugerindo que as concentrações encontradas podem estar acima da faixa de limitação para esta espécie. Apenas um estudo com o objetivo de investigar quais os nutrientes mais limitam o crescimento desta espécie foi realizado com plantas cultivadas em solução nutritiva, com omissão de nutrientes (Camargos, 1999). O autor sugere que os sintomas de deficiência foram semelhantes ao da maioria das culturas estudadas e as maiores limitações estão relacionadas às ausências de N, K e Fe, que causaram variações da produção de matéria seca, principalmente de folhas novas.

Os clones Aruanã, 609 e 606 foram mais eficientes no uso de todos os nutrientes foliares. Quanto aos macronutrientes primários (N, P e K) em particular, análises de correlação dos valores relativos destes em suas funções logarítmicas indicou melhor desempenho do clone Aruanã em relação aos demais com valores positivos em todos os eixos (Fig. 2). Este clone apresentou resultados 27, 29 e 13% superiores ao clone Santa Fé para eficiência fotossintética no uso de N, P e K, respectivamente. A menor eficiência exibida pelo clone Santa Fé está associada em grande parte às menores taxas de $P_{N_{massa}}$ deste clone. Considerando que extensas áreas na região amazônica apresentam solos de baixa fertilidade natural (Mendonça-Santos et al., 2006), a seleção de progênies com características para maior eficiência no uso de nutrientes é de particular interesse para composição de plantios florestais nesta região (Baligar et al., 2001). Assim, esta opção poderia servir de estratégia para redução dos custos de

produção vinculados à aquisição de fertilizantes em projetos florestais para recuperação de áreas alteradas ou formação de plantios de produção comercial.

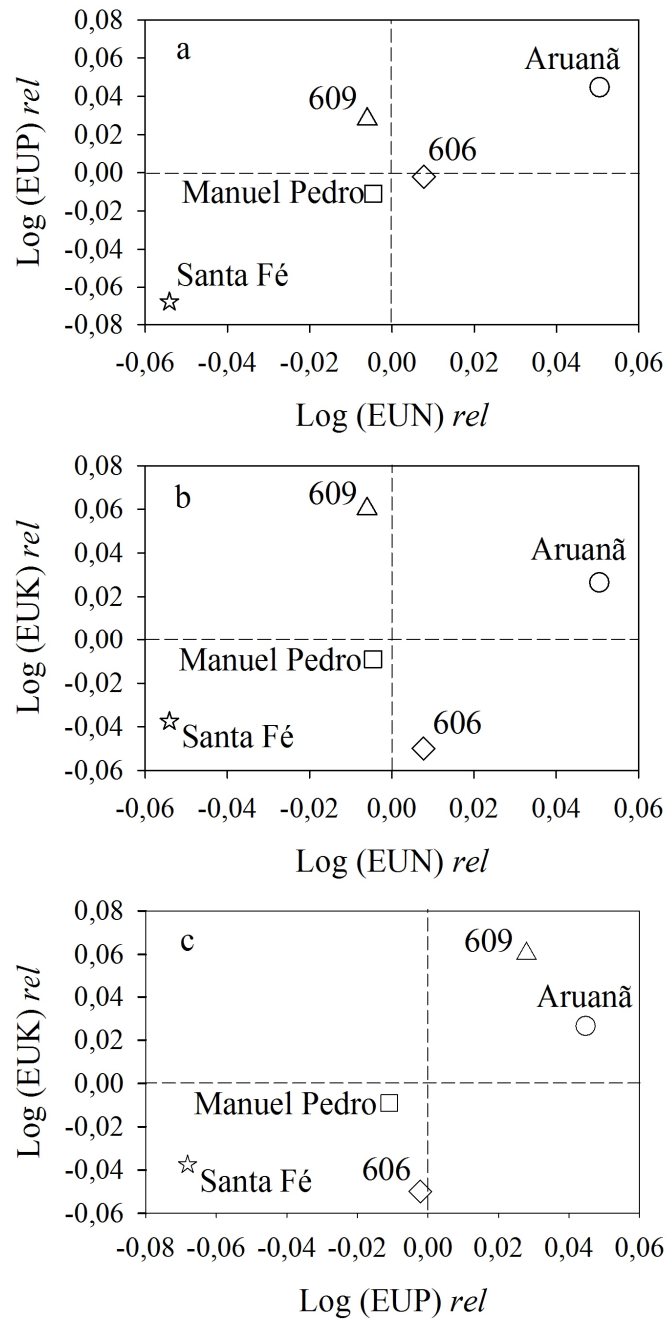


Fig. 2. Correlação entre os valores relativos de EUNutriente para N e P (a), N e K (b) e P e K (c) em escala logarítmica [$\text{Log (EU}_{nutriente})_{rel}$] = [$\text{Log (EU}_{nutriente(clone)}/EU_{nutriente(soma dos clones)})$].

4.2. AFE, $P_{N_{massa}}$ e acúmulo de nutrientes foliares de *B. excelsa*

Folhas de sol e sombra não apresentaram diferenças significativas em $P_{N_{massa}}$ durante o período de alta precipitação (Fig. 1a). O fato é que as folhas de sombra exibiram maiores valores de AFE em todos os clones, o que contribuiu para obtenção de maiores resultados de $P_{N_{massa}}$ (Fig. 1c). No entanto, durante o período de baixa precipitação não se observou padrão de comportamento para $P_{N_{massa}}$ entre os tipos de folhas. Todos os clones apresentaram valores superiores de $P_{N_{massa}}$ e AFE durante o período de baixa precipitação. O aumento em $P_{N_{massa}}$ está associado aos maiores valores de AFE dos clones neste período. Embora se esperasse menor valor de AFE durante o período de baixa precipitação em função da elevação dos níveis de irradiância total devido à menor nebulosidade (dados não apresentados), a maior AFE verificada neste período deve estar relacionada à fenologia foliar de *B. excelsa*, uma vez que o início da produção de folhas novas coincide com o início do período de baixa precipitação (Tonini, 2011). Assim, mesmo considerando que todas as medidas foram conduzidas em folhas completamente expandidas e maduras, diferenças na idade foliar podem ter contribuído em parte para as diferenças em AFE. A troca de folhas durante o período de baixa precipitação e alta irradiância tem sido associada à maior ou menor sensibilidade das espécies arbóreas tropicais à deficiência hídrica, sendo que espécies tolerantes, geralmente apresentando raízes profundas, características observadas em *B. excelsa*, concentram a produção de folhas durante o período de baixa precipitação e alta irradiância, enquanto espécies não tolerantes produzem folhas novas no período de alta precipitação (Wright and van Schaik, 1994; Clement, 2000). A produção de folhas durante o período de alta irradiância poderia proporcionar duas vantagens a estas espécies: maior assimilação para a produção de folhas novas antes que a senescência e herbivoria pudessem reduzir a área foliar e o potencial fotossintético, e mais eficiente transferência de assimilados diretamente aos órgãos em crescimento, e.g. para produção de flores em *B. excelsa*, que ocorre neste mesmo período, ao invés de estocá-los em diferentes tecidos (Wright and van Schaik, 1994). Em relação à estratégia de alocação de nutrientes, folhas de sombra acumularam mais P e K, ao passo que folhas de sol acumularam mais Mn. Enquanto alguns autores não têm obtido diferenças entre folhas de sol e sombra para a concentração de nutrientes na base de massa foliar (DeJong et al., 1989; Markesteijn et al., 2007; Rossatto et al., 2010), também tem sido indicada maior concentração de K em folhas de sombra (Grubb, 1977). No entanto, as estratégias

quanto ao acúmulo de nutrientes entre folhas de sol e sombra parecem ser influenciadas pela variabilidade na disponibilidade hídrica e intensidade de irradiância, condições estas incluídas como fontes de variação neste estudo (Markestijn et al., 2007; Valladares and Niinemets, 2008).

Relações lineares positivas foram observadas entre P_{Nmax} e AFE e concentrações foliares de N, P e K (Fig. 3). Embora com baixo valor de r^2 , todas as regressões foram significativas ($p < 0,001$). Outros estudos também têm mostrado este mesmo comportamento com variações no grau de correlação entre as variáveis em função do grupo funcional, da espécie e das características do ambiente em que habitam (Reich et al., 1994; Wright et al., 2001; Wright et al., 2004). Em espécies arbóreas particularmente, estas relações têm se mostrado mais significativas (Santiago and Wright, 2007). No presente estudo, maior coeficiente de inclinação da regressão, isto é, incremento mais acentuado em P_{Nmax} em resposta ao aumento das concentrações foliares de nutrientes foi observado para a relação P_{Nmax} x P (Fig. 3c). Correlação positiva tem sido observada entre o aumento da concentração foliar deste nutriente e a maior produtividade de árvores em castanhais nativos, sugerindo potencial contribuição do P para o aumento da produtividade desta espécie (Kainer et al., 2007). No entanto, não se observou diferenças entre clones para as concentrações foliares de P (Tabela 3). As concentrações médias de P foram inferiores às obtidas em outras espécies florestais em plantios na Amazônia (Gonçalves et al., 2005). Apesar da ausência de diferenças na concentração foliar de P entre clones, o clone Aruanã exibiu melhor eficiência fotossintética no uso deste nutriente (Fig. 2). Esta estratégia é particularmente importante para plantas crescendo em solos com baixa disponibilidade de P. Inclusive, espécies com estas características devem ser consideradas em programas de melhoramento de cultivares (George and Richardson, 2008).

A AFE, por sua vez, também apresentou correlação positiva com as concentrações foliares de N, P e K (Fig. 4). Esta relação pode estar associada ao estágio de crescimento e desenvolvimento foliar, uma vez que estes nutrientes são considerados de alta mobilidade e tendem a apresentar menores concentrações em folhas de maior idade com menor AFE (Reich et al., 1991; Kositsup et al., 2010; Marschner, 2012; Mendes et al., 2012). No entanto, não se observou diferenças significativas nas concentrações foliares de N entre períodos de precipitação (Tabela 3). Embora grande parte dos maiores valores ($\geq 20 \text{ g kg}^{-1}$) tenha sido obtida durante o período de baixa precipitação, houve grande variação nas concentrações foliares deste nutriente (14,0 –

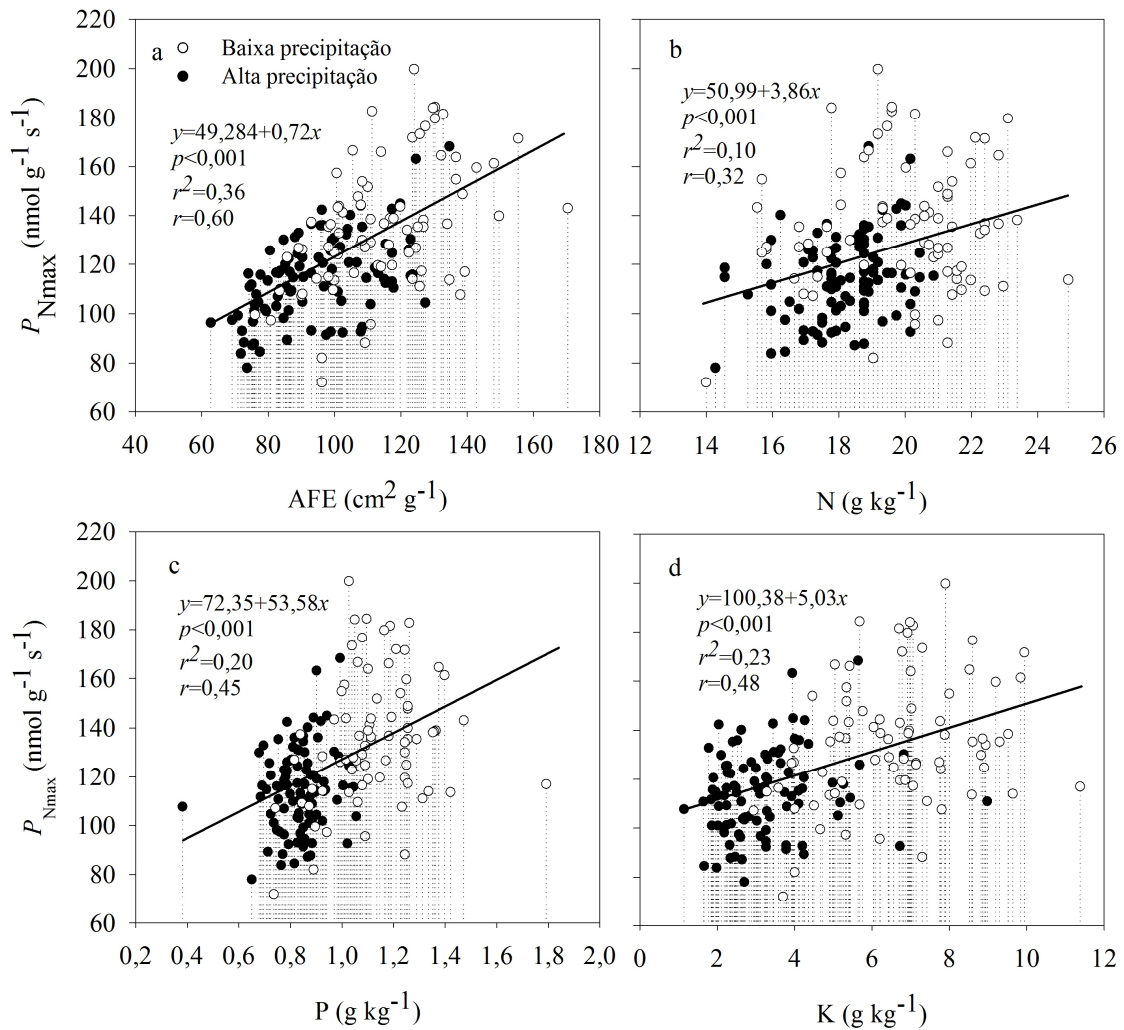


Fig. 3. Relações entre as taxas de fotossíntese na unidade de massa foliar (P_{Nmax}), (a) área foliar específica (AFE), (b) concentrações foliares de nitrogênio (N), (c) fósforo (P) e (d) potássio (K) em clones de *B. excelsa* durante os períodos de alta e baixa precipitação.

24,9 g kg⁻¹). O nutriente K, em especial, apresentou maior elevação com o aumento dos valores de AFE quando comparado ao N e P. A maior inclinação da regressão observada para o K em relação aos outros nutrientes (N e P) pode ser explicada pelas maiores concentrações foliares deste nutriente durante o período de baixa precipitação. Neste caso, o coeficiente de inclinação da regressão K x AFE foi 78% maior que o da regressão N x AFE e cerca de 12 vezes superior a P x AFE. Por sua vez, a mais forte relação observada entre as concentrações de P e K e os valores de AFE (maior r) pode estar relacionada às diferenças de acúmulo destes nutrientes entre folhas de sol e

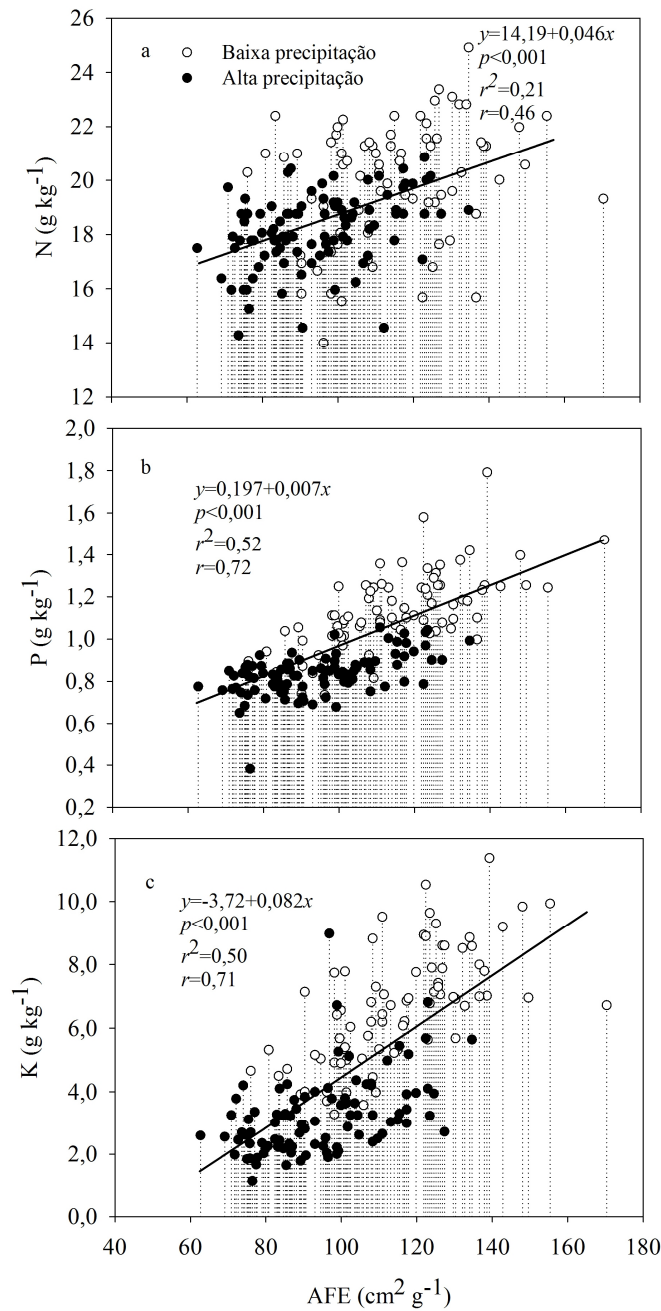


Fig. 4. Relações entre área foliar específica (AFE) e as concentrações foliares de (a) nitrogênio (N), (b) fósforo (P) e (c) potássio (K) em clones de *B. excelsa* durante os períodos de alta e baixa precipitação.

sombra, sendo que estas últimas que possuem maior AFE também acumularam mais P e K. De modo geral, tem sido dada menor atenção ao K em relação ao N e P a despeito da importância funcional deste elemento para as plantas (Wright et al., 2001). No entanto, mudanças nas concentrações, estoques e na estequiometria do K em relação ao C, N e P

parecem ser mais evidentes em estudos envolvendo sazonalidade. Estas mudanças estão principalmente relacionadas às respostas das plantas à deficiência hídrica e ao seu potencial de crescimento (Sardans et al., 2012).

5. Conclusões

Os clones de *B. excelsa* estudados apresentaram diferentes respostas quanto às taxas de $P_{N_{massa}}$ e acúmulo de nutrientes foliares, o que refletiu potenciais diferenças na eficiência fotossintética do uso de nutrientes. O clone Aruanã demonstrou maior eficiência fotossintética no uso dos nutrientes, especialmente dos macronutrientes primários N, P e K. Este resultado sustenta a seleção preferencial deste clone para composição de plantios em áreas com baixa disponibilidade de nutrientes como a maioria dos solos da região amazônica. Folhas de sombra acumularam mais P e K, enquanto folhas de sol acumularam mais Mn. Diferenças de $P_{N_{massa}}$ entre clones foram mais expressivas em folhas de sombra. Todos os clones apresentaram maiores valores de $P_{N_{massa}}$, AFE, P e, especialmente K durante o período de baixa precipitação.

Capítulo 3. FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA *a* EM FOLHAS DE CLONES DE *Bertholletia excelsa* EM PLANTIOS DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL⁴

Chlorophyll *a* fluorescence in leaves of clones of *Bertholletia excelsa* in productive plantation in Central Amazon

M. J. FERREIRA, J. F. C. GONÇALVES, e J. B. S. FERRAZ

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Pesquisas em Dinâmica Ambiental, Caixa Postal 478, Manaus 69011-970, AM, Brasil

⁴ Capítulo escrito conforme normas da revista *Photosynthetica*

Capítulo 3. FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA *a* EM FOLHAS DE CLONES DE *Bertholletia excelsa* EM PLANTIOS DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL

Chlorophyll *a* fluorescence in leaves of clones of *Bertholletia excelsa* in productive plantation in Central Amazon

Resumo

O desempenho da espécie *Bertholletia excelsa* quanto à eficiência de captação e uso da irradiância foi analisado em árvores adultas sob plantios de produção na Amazônia Central. O objetivo desta pesquisa foi investigar, a partir da análise da fluorescência da clorofila *a*, aspectos associados à utilização da energia luminosa pelo aparato fotossintético de cinco clones (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé) em dois períodos de precipitação (alta e baixa) e folhas expostas a diferentes ambientes de luz (sol e sombra). Todos os clones apresentaram maiores taxas de dissipação não fotoquímica no período de baixa precipitação, com diminuição no rendimento quântico máximo do fotossistema (PS) II (F_v/F_m). Ao mesmo tempo, todos os clones exibiram significativas reduções nos índices de desempenho PI_{ABS} e PI_{total} sob baixa precipitação. Considerando ambos os índices, os clones 609 e Santa Fé apresentaram os melhores desempenhos dentre todos os clones estudados. A maior expressão da fase IP (abundância relativa de PSI em relação ao PSII) em folhas de sol refletiu maiores valores de PI_{total} destas em relação às folhas de sombra. Folhas de sombra, por sua vez, apresentaram maiores valores de PI_{ABS} . Os resultados permitem concluir que: os clones de *B. excelsa* apresentaram diferenças quanto à eficiência de captação e uso da irradiância, exibiram menor eficiência no uso da irradiância sob baixa precipitação e as folhas de sombra de *B. excelsa* foram mais eficientes nas etapas iniciais da transferência de elétrons, enquanto que as folhas de sol exibiram maior eficiência na etapa final vinculada ao PSI.

Palavras-chave: índice de desempenho; fotossistema (PS) II; fotossistema (PS) I; Castanheira-do-brasil; teste JIP

Abstract

Bertholletia excelsa performance regard to irradiance capture efficiency and use was analyzed in mature trees under productive plantation in the Central Amazon. The objective of this study was investigate by chlorophyll *a* fluorescence analysis the energy use efficiency in the photosynthetic system of five clones (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro and Santa Fé) in two periods of rainfall (high and low) in leaves expose at two light environment (sun and shade leaves). The highest non-photochemical quenching was observed during low rainfall period, with reduction in the maximum quantum yield of photosystem (PS) II (F_v/F_m). At the same time, the clones showed significant reduction in PI_{ABS} and PI_{total} performance indexes. Considering these indexes, 609 and Santa Fé clones showed the best performances. The highest expression of the IP phase (relative abundance of PSI as compared to PSII) in sun leaves reflected higher values of PI_{total} of these as compare to shade leaves. Shade leaves showed the highest values of PI_{ABS} . The results suggest three main conclusions: *B. excelsa* clones had differences regard to irradiance capture efficiency and use, all the clones showed the lowest irradiance use efficiency under low rainfall period and shade leaves were most efficient in the initial stages electron's transference while sun leaves showed the highest efficiency in the last stage associate at PSI.

Additional key words: performance index; photosystem (PS) II; photosystem (PS) I; Brazil nut; JIP test

Introdução

A fluorescência da clorofila *a* é uma análise não invasiva, rápida e precisa. Desta forma, representa técnica muito interessante para detecção de potenciais situações de estresse em tecidos vegetais sob diferentes condições ambientais, em particular, diferentes ambientes de luz, não descartados aspectos hídricos e nutricionais, assim como as combinações destes fatores (Papageorgiou and Govindjee 2011). A técnica tem como princípio básico o fato de que a energia absorvida pelas moléculas de clorofila, dos complexos coletores de luz ser direcionada aos processos fotoquímicos ou o excesso de energia dissipado como calor ou reemitido como fluorescência (dissipação não fotoquímica). Portanto, esses três processos competem entre si, sendo que a menor contribuição de um determinará o maior rendimento dos outros dois (Govindjee 2004). O teste JIP, por sua vez, consiste em desdobramentos quantitativos do transiente polifásico O-J-I-P traduzido em expressões biofísicas e fenomenológicas que refletem a dinâmica do fluxo de energia (e^-) envolvendo o fotossistema (PS) II (Strasser and Strasser 1995). Recentemente, outra etapa que envolve a transferência de elétrons aos aceptores finais do PSI também tem sido incluída nas análises, constituindo assim novo índice de “vitalidade” além do PI_{ABS} , o índice de desempenho PI_{total} (Tsimilli-Michael and Strasser 2008).

No campo, as plantas estão normalmente sujeitas a diferentes condições de estresse seja hídrico, nutricional, luminoso, competição com plantas invasoras ou ainda ataque de pragas e doenças (Chapin III *et al.* 1987, Ryan *et al.* 2010, Alves *et al.* 2011). Diante disto, a expectativa é que a maior eficiência de absorção e uso dos recursos primários (luz, água, CO_2 e nutrientes) determinará o maior potencial de crescimento e de produção dessas espécies, inclusive, os plantios florestais (Binkley *et al.* 2010, Ryan *et al.* 2010). A luz, em particular, constitui o principal fator envolvido na sobrevivência, crescimento e reprodução de espécies tropicais (Nicotra *et al.* 1999). Alteração na disponibilidade de luz pode induzir modificações nos processos fisiológicos que são determinantes para otimização das trocas gasosas e assimilação de carbono (Tang *et al.* 1999, Poorter 1999, Kenzo *et al.* 2011). Em um mesmo indivíduo pode-se encontrar folhas adaptadas a diferentes condições de luz (Kitajima *et al.* 2005). Assim, folhas expostas ao ambiente de sol pleno tendem a exibir menor teor de pigmentos cloroplastídicos por unidade de massa e maior eficiência na dissipação do excesso de irradiância (Rossatto *et al.* 2010). Por outro lado, folhas adaptadas a ambiente

sombreado otimizam o uso da radiação difusa no interior da copa e, normalmente, apresentam maiores teores de pigmentos cloroplásticos e de nitrogênio por unidade de massa (Evans and Poorter 2001, Hallik *et al.* 2012).

Eventos sazonais na região Amazônica, em particular, os períodos de baixa precipitação, podem exercer influência negativa sobre o crescimento das espécies na medida que alteram a capacidade de absorção de água pelas plantas em função da redução dos estoques de água disponível pelo aumento da resistência hidráulica do solo (Williams *et al.* 1998, Poorter and Hayashida-Oliver 2000). No entanto, alterações dos níveis de irradiância total nos períodos de alta precipitação, devido a maior nebulosidade, podem alterar a eficiência de captação e uso da irradiância no processo fotossintético (Chazdon and Fetcher 1984, Graham *et al.* 2003).

Considerando o alcance, a possibilidade de uso da técnica e variações sazonais, em especial, do ambiente de luz no contexto da floresta amazônica, estudos com árvores em condições naturais ou de plantio podem contribuir sobremaneira para o entendimento de questões conceituais e/ou aplicadas. No que se refere às questões aplicadas plantios de espécies nativas podem ser melhor conduzidos na medida que se conhece o nível de desempenho fotossintético destas espécies. Neste trabalho foram analisadas árvores adultas de *B. excelsa* quanto a fluorescência da clorofila *a* com o objetivo de investigar as respostas destas quanto à captação e uso da irradiância frente à mudanças em fatores espaciais (folhas expostas a diferentes ambientes de luz) e temporais (períodos de alta e baixa precipitação). As hipóteses testadas foram: i) os clones apresentarão respostas diferenciadas entre si quanto à captação e uso da irradiância como consequência da diferença genotípica entre eles; ii) os clones exibirão menor eficiência no uso da irradiância no período de baixa precipitação com reduções dos índices de desempenho PI_{ABS} e PI_{total} ; iii) os clones apresentarão menor eficiência no uso da irradiância em folhas expostas à alta irradiância.

Material e métodos

Área de estudo: O estudo foi realizado em áreas de plantios florestais da espécie *Bertholletia excelsa* (Castanheira-da-amazônia) localizados na propriedade da Empresa Agropecuária Aruanã S. A. (3°0'30.63"S e 58°50'1.50"O), rodovia AM-010 (Manaus-Itacoatiara), km 213, município de Itacoatiara, AM. O clima da região é do tipo Am (Köppen 1948), com precipitação anual superior a 2000 mm e temperatura média de

27,1°C. Durante a realização do estudo, o regime de precipitação foi caracterizado por dois períodos distintos, um de alta precipitação (precipitação média mensal de 485 mm durante cinco meses), sendo três meses com precipitação acima de 500 mm e outro de baixa precipitação (precipitação média mensal de 106 mm durante quatro meses) com o mês de setembro exibindo precipitação de 54 mm (Fig. 1a). No período de alta precipitação, devido à maior nebulosidade, observou-se significativa redução do período de insolação (total de 618 horas durante cinco meses). Por outro lado, nos quatro meses de baixa precipitação a insolação total foi de 1017 horas (Fig. 1b) (INMET 2011). A topografia apresenta ondulações, com altitudes variando entre 120 m e 170 m. O solo predominante da região é do tipo Latossolo Amarelo Distrófico de textura muito argilosa (Kato 1995).

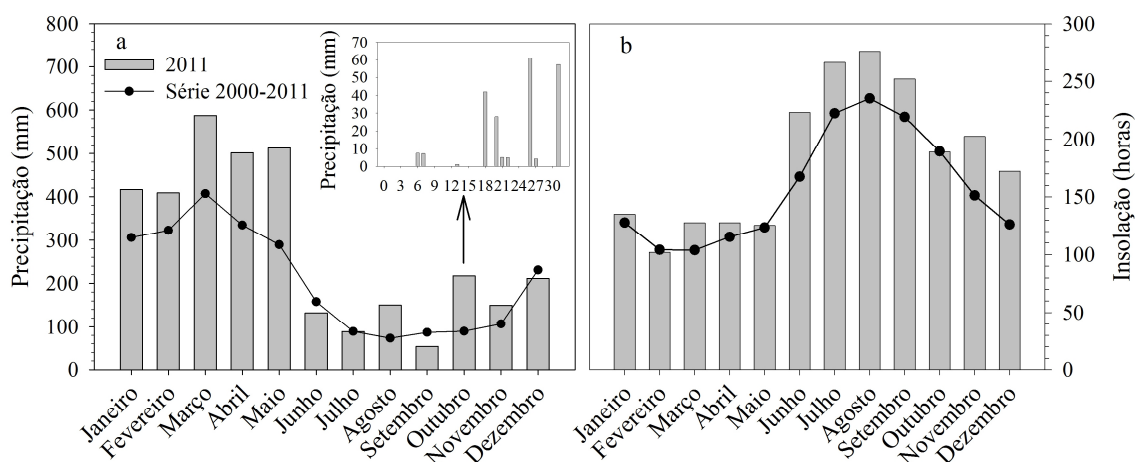


Fig. 1. Precipitação (a) e insolação (b) mensal durante o ano de 2011 e ao longo da série 2000 a 2011 no município de Itacoatiara, AM. O quadro dentro da figura a indica a precipitação diária do mês de outubro de 2011. Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

A propriedade possui área total de 12.000 hectares, parcialmente convertidos a áreas de pastagens na década de 70. Após cerca de dez anos de cultivo estas áreas começaram apresentar acentuado nível de degradação (compactação superficial e manchas de solo exposto), com formação de grandes áreas de “juquira” (vegetação secundária composta de estrato arbustivo e herbáceo). Assim, após a supressão desta vegetação, em dezembro de 1981 foram plantadas as primeiras mudas de castanheira. Ao atingir entre 1,5 e 2 anos, as plantas foram enxertadas a partir de gemas provenientes de clones que compõem o jardim clonal da fazenda. Estes clones são oriundos de

árvores de alta produtividade selecionadas pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA Amazônia Oriental, Belém, Pará). Atualmente, o plantio é representado por cerca de 1.257.000 árvores, sendo 318.000 enxertadas para produção de frutos e 939.000 compõem plantios de reposição florestal para produção futura de madeira serrada.

Fluorescência da clorofila *a*: A fluorescência da clorofila *a* foi determinada em folhas de árvores adultas em regime de plantios por meio de um fluorômetro portátil (*Handy PEA, Hansatech, Norfolk, UK*). Nos meses de maio de 2011 (alta precipitação) e na primeira quinzena de outubro (baixa precipitação), as análises foram realizadas entre 8:00 e 12:00 horas, em folhas situadas no terço médio da copa de cada árvore. As folhas selecionadas para análise foram submetidas a um período de adaptação ao escuro durante 30 minutos, utilizando cliques apropriados, sendo este período suficiente para a completa oxidação dos centros de reação do PSII. Em seguida, a superfície adaxial da folha adaptada ao escuro foi submetida a um pulso de luz saturante de alta intensidade ($3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e comprimento de onda de 650 nm por 1 s). As análises foram realizadas em três folhas por indivíduo. Assim, as respostas relacionadas aos transientes da fluorescência da clorofila *a* foram obtidas a partir de software específico (*Handy PEA software - v 1,30*), de acordo com equações do teste JIP (*Strasser et al. 1995*).

O teste JIP: O estágio inicial da atividade fotossintética é regulado por quatro etapas funcionais básicas que, portanto, são descritas de forma a explicar as variáveis da absorção do fóton pelas moléculas de clorofilas nos complexos antenas (ABS). Parte de ABS é aprisionada pelos centros de reação do PSII (TR) para ser convertida à energia redox a partir da redução do aceptor primário de elétrons Q_A a Q_A^- que é então reoxidada à Q_A e a energia utilizada para redução da cadeia de transporte de elétrons após a Q_A^- (ET) e dos aceptores finais de elétrons do PSI (RE). Além disso, parte da energia de excitação é dissipada na forma de calor ou reemitida como fluorescência (DI). Assim, conforme apresentado no Apêndice A, os valores referentes ao transiente polifásico O-J-I-P foram utilizados para os cálculos das variáveis do fluxo específico (DI_o/RC , ABS/RC , TR_o/RC , ET_o/RC , RE_o/RC), bem como, as variáveis das razões de fluxo (DI_o/ABS , $TR_o/ABS = F_v/F_m$, ET_o/TR_o , ET_o/ABS , RE_o/ABS e RE_o/ET_o). Adicionalmente, foram obtidos os valores referentes aos índices de desempenho PI_{ABS} e PI_{total} (*Strasser et al. 2010*).

Análises estatísticas: O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC) em ensaio fatorial ($5 \times 2 \times 2$), sendo composto dos seguintes fatores: clones, tipos de folha quanto ao ambiente de luz (sol e sombra) e dois períodos de precipitação (alta e baixa). Os dados foram submetidos aos testes de Lilliefors e Levene para verificação do atendimento às premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias, respectivamente. Em seguida, foram aplicadas análises de variância (Factorial ANOVA) e, quando os resultados se mostraram significativos, as médias foram separadas pelo teste de Duncan ($P < 0,05$). Todas as análises foram processadas a partir do programa Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

Resultados

Os clones de *B. excelsa* apresentaram respostas distintas quanto às variáveis do fluxo específico, das razões de fluxo (rendimentos) e dos índices de “vitalidade” em folhas de sol e sombra entre períodos de alta e baixa precipitação (Tabela 1). Todos os clones exibiram aumento da dissipação não fotoquímica (DI_o/RC e DI_o/ABS) sob baixa precipitação, com significativas reduções no rendimento quântico máximo do PSII ($TR_o/ABS = F_v/F_m$), principalmente, em folhas expostas à alta irradiância (folhas de sol) (Fig. 2). Os clones Aruanã e 606 (folhas de sol) apresentaram maior rendimento energético (RE_o/ET_o) para redução dos aceptores finais da cadeia de transporte de elétrons (ferredoxina e NADP). Por outro lado, os clones Manuel Pedro e Santa Fé (folhas de sombra) mostraram maiores reduções em RE_o/ET_o sob baixa precipitação. Todos os clones apresentaram menores valores das variáveis associadas à transferência de elétrons inter-sistemas PSII-PSI (ET_o/RC , ET_o/ABS e ET_o/TR_o) no período de baixa precipitação, a exceção do clone 609.

Os clones exibiram decréscimos de PI_{ABS} e PI_{total} no período de baixa precipitação (Fig. 3). Neste período, os valores de PI_{ABS} variaram entre 0,70 e 1,29 em folhas de sol e 1,28 a 1,75 em folhas de sombra, ao passo que o PI_{total} variou entre 0,49 e 1,21 em folhas de sol e 0,31 a 0,72 em folhas de sombra. A exceção do clone 606 (alta precipitação), folhas de sombra sempre apresentaram maiores valores de PI_{ABS} (médias de 27 e 70% sob alta e baixa precipitação, respectivamente) em relação às folhas de sol. O clone Manuel Pedro, por exemplo, exibiu PI_{ABS} em folha de sombra 134% superior a folha de sol. Por outro lado, comparando os tipos de folhas a partir da análise de PI_{total} observou-se que folhas de sol exibiram maiores valores que folhas de sombra (médias

Tabela 1. Resultados da ANOVA (valores de F) ($n=10$) para os fatores clone (Aruanã, 609, 606, Manuel Pedro e Santa Fé), ambiente de luz (folhas de sol e sombra) e período de precipitação (alta e baixa) e as variáveis do teste JIP. * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$; ns = $p\geq 0,05$ (não significativo); G. L. = graus de liberdade. Valores significativos são destacados em negrito.

	Clone (C)	Ambiente de luz (L)	Período de precipitação (P)	C x L	C x P	L x P	C x L x P
G. L.	4	1	1	4	4	1	4
DI ₀ /RC	3,4*	6,6*	77,5***	2,3 ^{ns}	0,9 ^{ns}	1,8 ^{ns}	0,3 ^{ns}
ABS/RC	5,4***	2,3 ^{ns}	54,6***	1,9 ^{ns}	0,9 ^{ns}	0,003 ^{ns}	0,6 ^{ns}
TR ₀ /RC	6,6***	19,2***	33,3***	1,8 ^{ns}	0,9 ^{ns}	1,1 ^{ns}	0,9 ^{ns}
ET ₀ /RC	6,2***	109,9***	25,3***	2,1 ^{ns}	3,6**	12,9***	1,4 ^{ns}
RE ₀ /RC	0,8 ^{ns}	24,2***	0,02 ^{ns}	0,9 ^{ns}	4,2**	0,7 ^{ns}	0,2 ^{ns}
DI ₀ /ABS	2,2 ^{ns}	36,4***	97,4***	2,4 ^{ns}	1,1 ^{ns}	5,4*	0,2 ^{ns}
TR ₀ /ABS	2,2 ^{ns}	36,4***	97,4***	2,4 ^{ns}	1,1 ^{ns}	5,4*	0,2 ^{ns}
ET ₀ /ABS	5,0**	60,3***	105,8***	2,2 ^{ns}	3,7**	8,1**	0,3 ^{ns}
ET ₀ /TR ₀	5,8***	57,8***	87,3***	2,0 ^{ns}	4,0**	8,9**	0,5 ^{ns}
RE ₀ /ABS	1,5 ^{ns}	34,4***	4,6*	1,6 ^{ns}	4,1**	0,5 ^{ns}	0,3 ^{ns}
RE ₀ /ET ₀	1,4 ^{ns}	84,7***	8,3**	0,8 ^{ns}	3,2*	9,9**	0,7 ^{ns}
Banda L	1,4 ^{ns}	2,4 ^{ns}	9,0**	0,6 ^{ns}	1,2 ^{ns}	1,6 ^{ns}	0,5 ^{ns}
Banda K	5,4***	7,9**	27,8***	2,3 ^{ns}	1,3 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,9 ^{ns}
Fase IP	1,4 ^{ns}	41,8***	1,2 ^{ns}	1,2 ^{ns}	4,1**	1,1 ^{ns}	0,3 ^{ns}
RC/ABS	4,9**	1,5 ^{ns}	43,7***	1,7 ^{ns}	1,3 ^{ns}	0,6 ^{ns}	0,5 ^{ns}
$\varphi_{P_0}/(1-\varphi_{P_0})$	2,2 ^{ns}	32,6***	113,0***	2,0 ^{ns}	1,5 ^{ns}	2,1 ^{ns}	0,4 ^{ns}
$\Psi_{O_0}/(1-\Psi_{O_0})$	5,3***	45,8***	76,9***	1,5 ^{ns}	4,9**	3,6 ^{ns}	0,3 ^{ns}
$\delta_{R_0}/(1-\delta_{R_0})$	2,2 ^{ns}	58,1***	11,3**	1,7 ^{ns}	2,7*	11,9***	1,3 ^{ns}
PI _{ABS}	2,9*	18,5***	95,5***	1,2 ^{ns}	2,9*	0,9 ^{ns}	0,04 ^{ns}
PI _{total}	2,3 ^{ns}	21,9***	25,1***	2,3 ^{ns}	3,6**	0,01 ^{ns}	0,6 ^{ns}

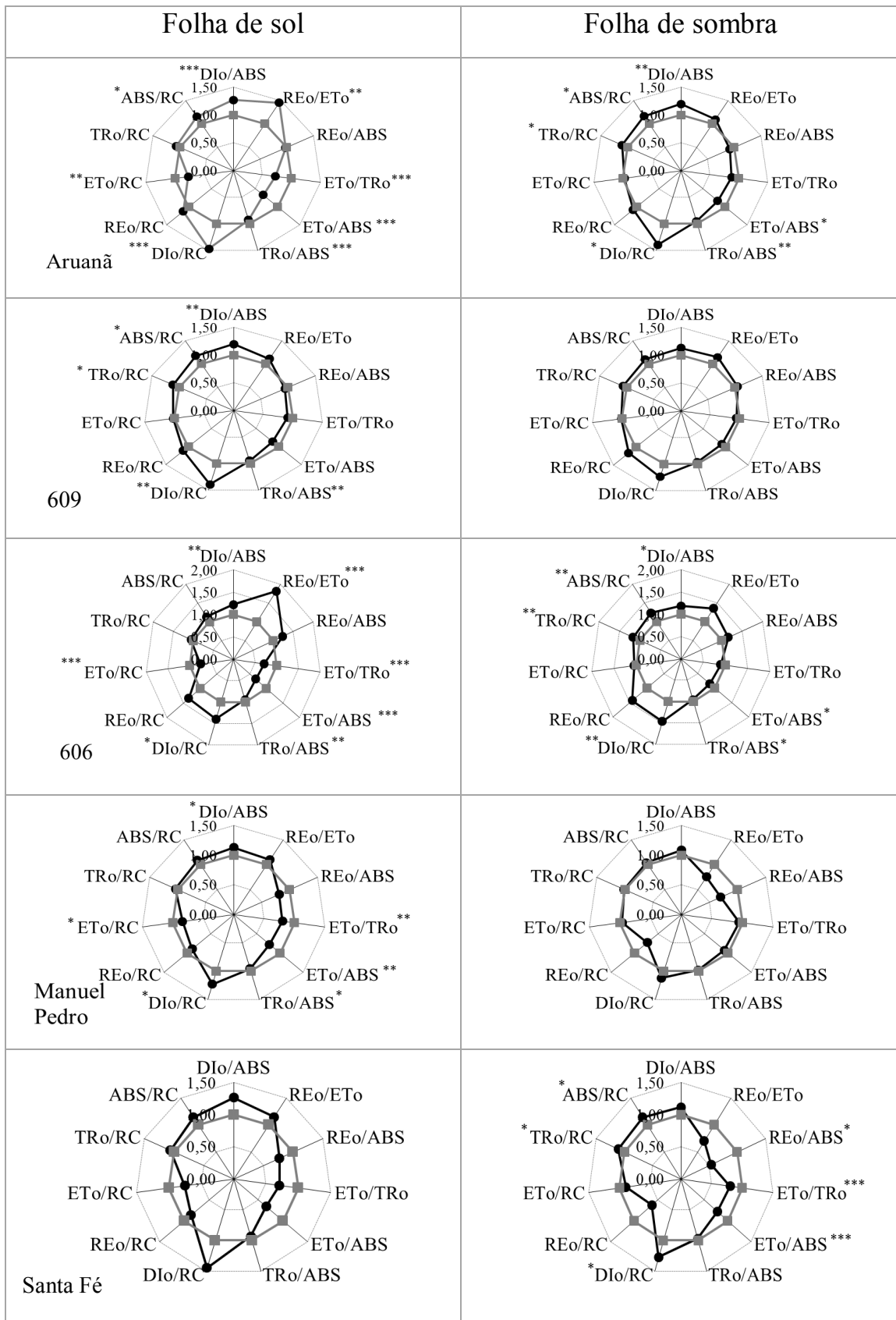


Fig. 2. Variáveis do teste JIP em clones de *B. excelsa* em resposta aos períodos de alta e baixa precipitação. Os valores obtidos no período de alta precipitação foram usados como referência e fixados como unidade. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

de 43 e 87% sob alta e baixa precipitação, respectivamente). O clone Manuel Pedro, por sua vez, apresentou valores semelhantes em ambos os períodos de precipitação. Embora estes padrões tenham sido verificados para os valores absolutos, houve poucas diferenças significativas. Talvez fosse necessário maior esforço amostral para confirmação ou não pelo método estatístico as tendências observadas.

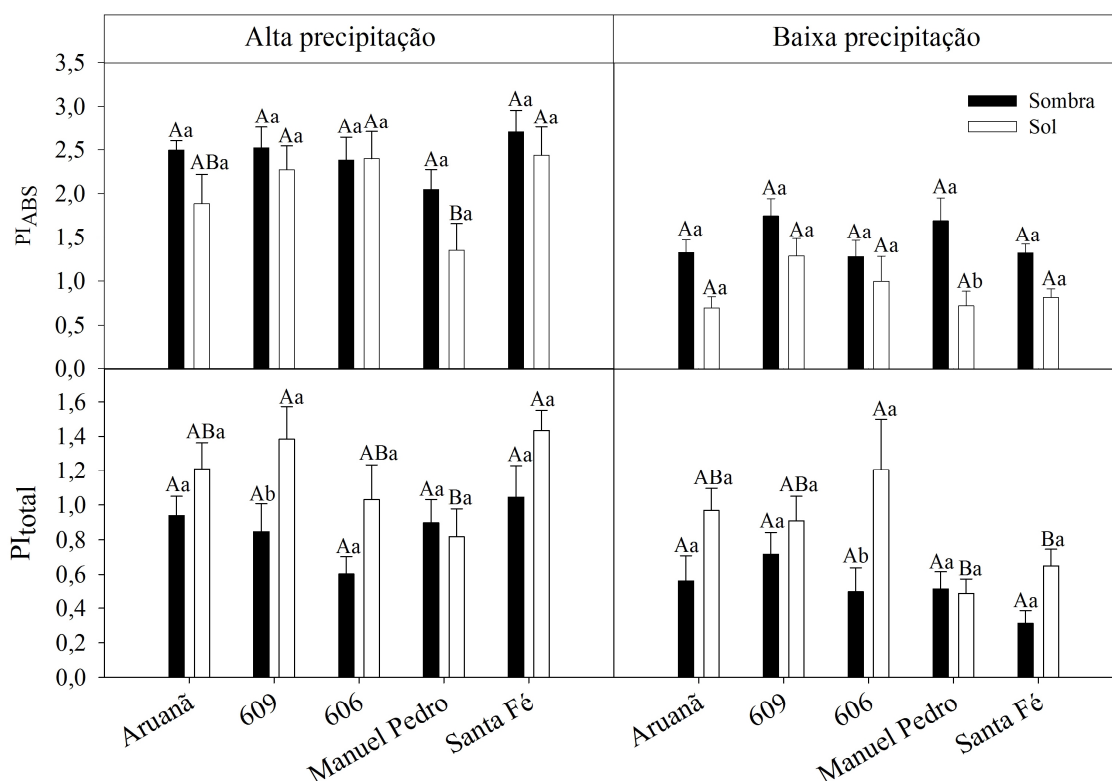


Fig. 3. Índices de desempenho (PI_{ABS} e PI_{total}) em clones de *B. excelsa* em folhas de sol e sombra durante os períodos de alta e baixa precipitação. Média±erro-padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para clone, e minúscula, para tipo de folha, não diferem estatisticamente ($p \geq 0,05$) ($n=10$).

As análises de expressão das bandas L (reflete maior ou menor conectividade entre os complexos antenas do PSII), K (expressa o funcionamento do complexo de evolução de oxigênio - CEO) e da fase IP (indica a abundância relativa de PSI em relação a de PSII) mostraram que esta última teve maior contribuição para as diferenças observadas entre folhas de sol e sombra quanto ao processo de transferência de elétrons em todos os clones em ambos os períodos de precipitação (Fig. 4).

As reduções observadas nos índices de desempenho (PI_{ABS} e PI_{total}) sob baixa precipitação foram principalmente influenciadas pela menor eficiência dos processos de

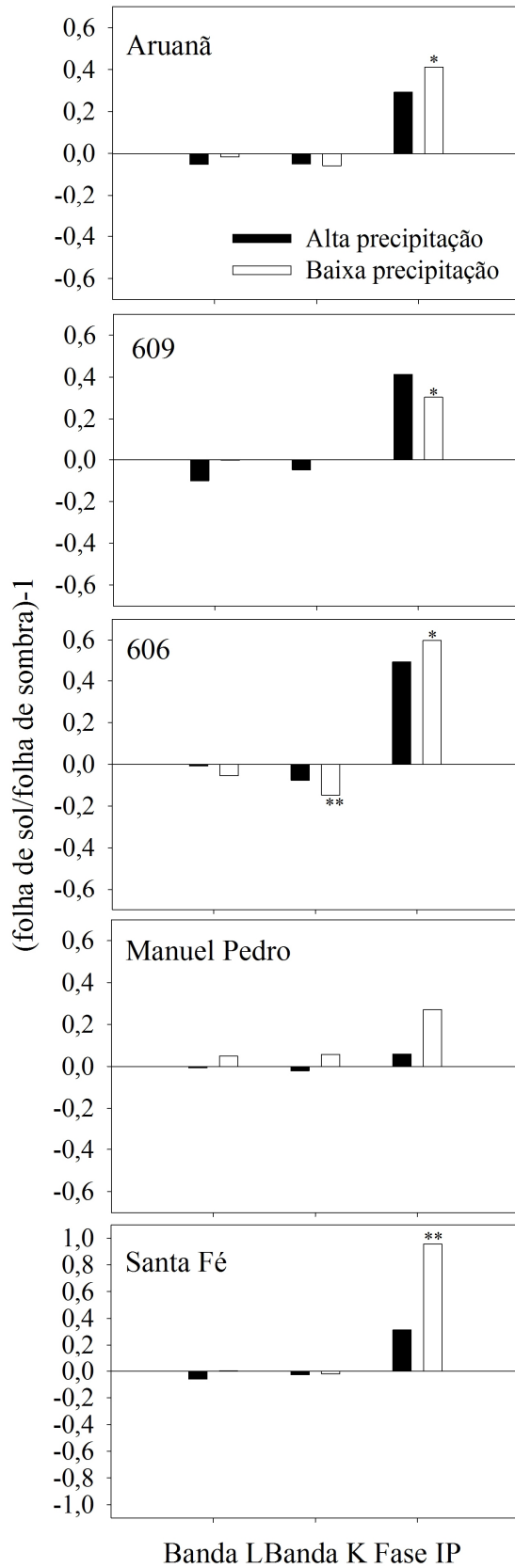


Fig. 4. Diferença relativa entre folhas de sol e sombra quanto à expressão das bandas L, K e da fase IP ($n=10$). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

transferência de elétrons ao longo das três etapas iniciais da cadeia de transporte de elétrons (RC/ABS, $\varphi_{P_0}/1-\varphi_{P_0}$ e $\Psi_0/1-\Psi_0$) (Fig. 5). Em grande parte dos clones, folhas de sol sofreram maior impacto quando comparadas às folhas de sombra durante o período de baixa precipitação. Enquanto o clone Manuel Pedro foi menos afetado ao longo das duas etapas iniciais (RC/ABS e $\varphi_{P_0}/1-\varphi_{P_0}$), 609 apresentou menor susceptibilidade na etapa $\Psi_0/1-\Psi_0$. A exceção das folhas de sombra dos clones Manuel Pedro e Santa Fé, todos os demais apresentaram aumento em $\delta_{R_0}/1-\delta_{R_0}$ sob baixa precipitação, em especial, folhas de sol dos clones Aruanã e 606. Nestes clones os valores de $\delta_{R_0}/1-\delta_{R_0}$ foram 130 e 172% superiores no período de baixa precipitação em folhas de sol.

Discussão

Os resultados dos fluxos específicos e das razões de fluxo (rendimentos) mostraram que todos os clones de *B. excelsa* aumentaram os valores de dissipação não fotoquímica no período de baixa precipitação (Fig. 2). As taxas de dissipação foram maiores em folhas expostas à alta irradiância (folhas de sol). A estratégia utilizada pode estar associada ao fato de que, em regiões tropicais, o período de baixa precipitação é caracterizado, além da redução no volume de chuvas, pelo incremento significativo dos níveis de irradiância total em função da menor nebulosidade (Wright and van Schaik 1994). Embora o total de chuvas (426 mm) nos meses de baixa precipitação tenha sido semelhante à média observada ao longo dos últimos onze anos (407 mm) (Fig. 1a), os valores de insolação diária dos quatro meses referentes ao período de baixa precipitação foram sempre maiores que as médias observadas para o mesmo período nos últimos onze anos (Fig. 1b). Ao mesmo tempo, o total de insolação diária destes quatro meses foi 65% superior ao registrado no período de alta precipitação no ano de estudo (Fig. 1b). Assim, a maior incidência de irradiância (período de baixa precipitação) sobre a superfície foliar pode ter induzido elevação das taxas de dissipação não fotoquímica como demonstrado a partir das variáveis DI_0/ABS e DI_0/RC (Fig. 2). Em condições de alta irradiância é comum o aumento das taxas de dissipação não fotoquímica como estratégia de proteção do aparato fotossintético vegetal no sentido de prevenir eventuais danos resultantes do estresse oxidativo (Gonçalves *et al.* 2007, Gonçalves *et al.* 2010). Paralelamente às maiores taxas de dissipação no período de baixa precipitação, verificou-se significativas reduções no rendimento quântico máximo do PSII (TR_0/ABS

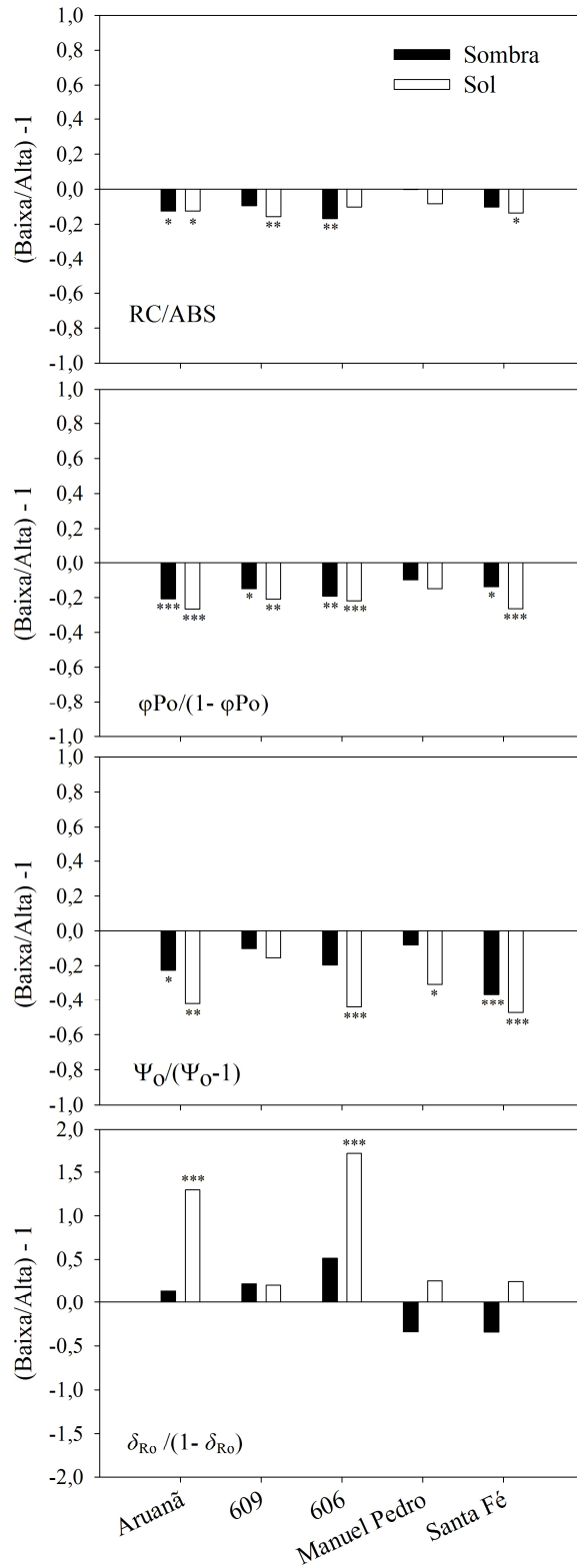


Fig. 5. Diferença relativa entre períodos de precipitação (alta e baixa) nas etapas que compreendem o transporte de elétrons ao longo dos fotossistemas PSII e PSI ($n=10$). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

= F_v/F_m) em folhas expostas à alta irradiância (folhas de sol). Este resultado difere do encontrado por [Morais et. al \(2007\)](#) que não observou diferenças para a mesma espécie entre períodos de alta e baixa precipitação. Novamente, o significativo aumento da insolação no ano de realização do presente estudo comparado às médias dos últimos onze anos pode explicar as diferenças não observadas por [Morais et. al \(2007\)](#). A semelhança do parâmetro F_v/F_m , o índice PI_{ABS} demonstrou que sob baixa precipitação todos os clones apresentaram pior desempenho fotoquímico, inclusive quanto as folhas de sombra (Fig. 3). Analisando-se as etapas individuais que compõem o índice PI_{ABS} pode-se perceber que, a exceção do clone 609 todos os demais sofreram maior diminuição no rendimento do processo de transferência de elétrons ao longo da etapa $\Psi_O/1-\Psi_O$, que expressa a probabilidade da energia de excitação capturada pelos RCs do PSII mover um elétron após a Q_A^- (Fig. 5). Assim como ocorrido para PI_{ABS} , todos os clones apresentaram redução do índice de “vitalidade” PI_{total} no período de baixa precipitação. No entanto, é importante ressaltar que os clones Aruanã e 606 parecem apresentar maior efetividade no processo de transferência de elétrons ao longo do PSI por apresentarem maiores valores do rendimento energético para redução dos aceptores finais do PSI ($\delta_{R_0}/1-\delta_{R_0}$) (Fig. 5). Exceto para o clone 606 sob alta precipitação, todos os demais clones exibiram maior PI_{ABS} em folhas de sombra se comparadas às folhas de sol. Resultado contrário ocorreu para o PI_{total} , verificando-se maiores valores deste índice nas folhas de sol em relação às folhas de sombra, sendo que o clone Manuel Pedro apresentou valores semelhantes em ambos os períodos de precipitação (Fig. 3). O sombreamento resultante da cobertura vegetal pode afetar tanto a intensidade quanto o espectro de luz ao qual a superfície foliar está exposta. Neste caso, folhas adaptadas ao espectro de luz de sombra podem exibir ajustes no tamanho do complexo antena do PSII ou ainda na estequiometria PSI/PSII ([Hogewoning et al. 2012](#)). No presente estudo, a primeira resposta não foi observada, uma vez que o parâmetro ABS/RC, que expressa o tamanho efetivo do complexo antena do PSII, não exibiu diferenças entre ambientes de luz (Tabela 1). No entanto, as análises de expressão das bandas revelaram maior amplitude da fase IP, que indica abundância relativa de PSI comparada a de PSII ([Schansker et al. 2003](#), [Ceppi et al. 2012](#)), em folhas de sol em relação às folhas de sombra nos dois períodos de precipitação (Fig. 4). Assim, embora o PSI seja mais eficiente no uso da luz no espectro do vermelho distante (abundante em ambiente sombreado pela cobertura vegetal), diferenças na proporção PSI/PSII entre folhas de sol e sombra, com as folhas de sol exibindo maiores valores desta razão podem indicar as

mudanças observadas nas análises de PI_{ABS} e PI_{total} , uma vez que o primeiro não considera as reações de oxirredução que ocorrem no lado acceptor de elétrons do PSI. A mais alta razão PSI/PSII pode favorecer a rápida redução da ferredoxina e, conseqüentemente, melhor eficiência na assimilação de CO_2 durante a fase bioquímica da fotossíntese exigindo mais rápido *turnover* de ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (Desotgiu *et al.* 2012). Adicionalmente, com o objetivo de se investigar os clones que apresentaram melhor desempenho fotoquímico considerando a análise conjunta de todas as etapas da transferência de elétrons entre os fotossistemas PSII e PSI efetuou-se a correlação entre as funções log de PI_{total} e log de PI_{ABS} em seus valores relativos (Fig. 6). Nesta análise, os clones 609 e Santa Fé se destacaram e apresentaram os melhores desempenhos em ambos os índices. O clone 609, em especial, mostrou melhor eficiência tanto nas etapas iniciais da transferência de elétrons vinculadas ao PSII (PI_{ABS}) quanto da etapa final associada ao PSI (PI_{total}) (valores mais positivos nos dois eixos). Considerando todos os fatores em conjunto (clone, tipo de folha e período de precipitação) pode-se observar distinto padrão de distribuição refletindo o melhor desempenho (PI_{ABS} e PI_{total}) de todos os clones sob alta precipitação e ainda a superioridade das folhas de sombra em relação às folhas de sol quanto ao índice PI_{ABS} , o contrário do observado para a análise de PI_{total} .

Conclusões

O estudo da fluorescência da clorofila *a* permitiu concluir que os clones de *B. excelsa* apresentaram diferentes respostas quanto à eficiência de captação e uso da irradiância. Todos os clones exibiram piores desempenhos durante o período de baixa precipitação com significativas reduções dos índices de “vitalidade” PI_{ABS} e PI_{total} . Por último, há indícios que as diferenças quanto à eficiência no uso da irradiância entre folhas de sol e sombra dependem do índice de “vitalidade” considerado, uma vez que o espectro de luz predominante em cada ambiente deve induzir mudanças na estequiometria PSI/PSII.

Apêndice A. Resumo das variáveis do teste JIP calculadas a partir de dados extraídos do transiente de emissão de fluorescência da clorofila *a*.

Definições e fórmulas	
Valores de fluorescência medidos	
$F_O = F_{50\mu s}$	Intensidade de fluorescência a 50 μs
$F_J = F_{2ms}$	Intensidade de fluorescência a 2 ms
$F_I = F_{30ms}$	Intensidade de fluorescência a 30 ms
$F_M = F_P$	Intensidade de fluorescência máxima
$F_{100\mu s}$	Intensidade de fluorescência a 100 μs
$F_{300\mu s}$	Intensidade de fluorescência a 300 μs
Variáveis calculadas	
V_J	Fluorescência variável relativa a 2 ms $[(F_{2ms} - F_{50\mu s}) / (F_m - F_{50\mu s})]$
V_I	Fluorescência variável relativa a 30 ms $[(F_{30ms} - F_{50\mu s}) / (F_m - F_{50\mu s})]$
M_O	Taxa líquida de PSII fechados $[4 (F_{300\mu s} - F_{50\mu s}) / (F_m - F_{50\mu s})]$
Fluxos específicos (RC)	
DI_O/RC	Dissipação efetiva do RC ativo $[(ABS/RC) - (TR_O/RC)]$
ABS/RC	Tamanho efetivo do complexo antena por RC ativo $[(TR_O/RC) / (TR_O/ABS)]$
TR_O/RC	Máxima captação do fotossistema (PS) II (M_O/V_J)
ET_O/RC	Taxa de transporte de elétrons por RC ativo $[(TR_O/RC) (ET_O/ TR_O)]$
RE_O/RC	Fluxo de elétrons para redução dos aceptores finais do lado acceptor do fotossistema (PS) I por centro de reação $[(M_O (1/V_J) (1-V_I))]$
Razões de fluxo ou Rendimentos	
$\phi_{D_O} (DI_O/ABS)$	Eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica $[DI_O/ABS = 1 - \phi_{P_O} = (F_{50\mu s} / F_M)]$
$\phi_{P_O} (TR_O/ABS)$	Eficiência quântica máxima do fotossistema (PS) II $[F_V/F_m = 1 - (F_{50\mu s} / F_M)]$
$\Psi_O (ET_O/TR_O)$	Probabilidade da energia de excitação capturada pelo RC II mover um elétron após a $Q_A^- (1-V_J)$
$\phi_{E_O} (ET_O/ABS)$	Probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após a $Q_A^- \{ \phi_{P_O} \cdot \Psi_O = [1 - (F_{50\mu s} / F_M)] (1-V_J) \}$
$\delta_{R_O} (RE_O/ET_O)$	Probabilidade de um elétron do processo de transferência inter-sistemas reduzir os aceptores finais do PSI $[(1-V_i) (1-V_j)]$
$\phi_{R_O} (RE_O/ABS)$	Rendimento quântico para redução dos aceptores finais de elétrons do PSI $[(1-(F_O/F_M)) (1-V_i)]$
Índices de "vitalidade"	
PI_{ABS}	Índice de desempenho na base ABS $\{(RC/ABS)[\phi_{P_O}/(1 - \phi_{P_O})][\Psi_O/(1 - \Psi_O)]\}$
PI_{total}	Índice de desempenho total $\{PI_{ABS} [\delta_{R_O} / (1 - \delta_{R_O})]\}$

Force *et al.* (2003), Strasser *et al.* (2010)

Conclusões gerais

Considerando a hierarquia de análises estabelecida e a partir dos fatores: material genético (clones), períodos de precipitação (alta e baixa precipitação) e ambientes de luz (folhas de sol e de sombra), as principais conclusões são as seguintes:

Os clones de *Bertholletia excelsa* apresentam diferentes respostas quanto ao desempenho fisiológico em condições de plantios de produção;

O clone Aruanã exibe maior potencial para assimilação de carbono e eficiência fotossintética no uso dos nutrientes foliares (N, P e K);

Os clones 609 e Santa Fé apresentam maior eficiência de captação e uso da irradiância;

Os clones não apresentam limitação estomática à absorção de carbono durante o período de baixa precipitação;

Diferenças mais expressivas entre períodos de precipitação são associadas a características estruturais da folha (e.g. área foliar específica) com ausência de deficiência hídrica às plantas;

Diferenças entre folhas de sol e sombra são maiores durante o período de baixa precipitação, principalmente referentes às taxas de respiração no escuro, transpiração, condutância estomática, irradiâncias de compensação e de saturação;

Portanto, foram confirmadas as hipóteses elaboradas, de que mudanças significativas de ordem funcional acontecem nas folhas de diferentes clones a partir das diferenças morfofisiológicas das mesmas. Os períodos de precipitação são determinantes para o desempenho fotoquímico das folhas, embora a assimilação de carbono seja pouco afetada. O ambiente de luz influencia tanto o funcionamento dos processos fotoquímicos quanto o metabolismo do carbono.

Referências bibliográficas

Introdução geral⁵

- Bonpland, A. 1808. *Bertholletia*. In: von Humboldt, A. & Bonpland, A. (Ed.). *Plantes Équinoxiales*. Paris, p.122-127.
- Binkley, D.; Stape, J.L.; Bauerle, W.L.; Ryan, M.G. 2010. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 259: 1704-1713.
- Costa, J.R.; Castro, A.B.C.; Wandelli, E.V.; Coral, S.C.T.; Souza, S.A.G. 2009. Aspectos silviculturais da castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*) em sistemas agroflorestais na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 39: 843-850.
- Craven, D.; Dent, D.; Braden, D.; Ashton, M.S.; Berlyn, G.P.; Hall, J.S. 2011. Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. *Forest Ecology and Management*, 261: 1643–1653.
- Ferreira, M.J.; Gonçalves, J.F.C.; Ferraz, J.B.S. 2012. Crescimento e eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetidas à adubação. *Ciência Florestal*, 22: 393-401.
- Homma, A.K.O.; Menezes, A.J.E.A. 2008. *Avaliação de uma indústria beneficiadora de castanha-do-Pará, na microrregião de Cametá, PA*. Embrapa, Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Úmido. Comunicado Técnico, 213: 1-10.
- Mori, S.A. 1992. The Brazil nut industry - past, present, and future. In: Plotkin, M. & Famolare, L. (Ed.). *Sustainable Harvest and Marketing of Rain Forest Products*. Island Press, Washington, D.C., p.241-251.
- Mori, S.A.; Prance, G.T. 1990. Taxonomy, ecology and economic botany of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. and Bonpl.: Lecythidaceae). *Advance and Economic Botany*, 8: 130-150.
- Müller, C.H. 1982. Quebra da dormência da semente e enxertia em castanha-do-Brasil. Embrapa, Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Úmido. Documentos, 16: 40p.

⁵ Escrito conforme as normas da revista Acta Amazonica

- Onyekwelu, J.C.; Stimm, B.; Evans, J. 2011. Plantation Forestry. In: Gunter, S.; Weber, M.; Stimm, B.; Mosandl, R. (Ed.). *Silviculture in the Tropics*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p.399-454.
- Pereira, D.; Santos, D.; Vedoveto, M.; Guimarães, J.; Veríssimo, A. 2010. *Fatos Florestais da Amazônia*. IMAZON, Belém, 2010, 124p.
- Poorter, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*, 15: 113–123.
- Ryan, M.G.; Stape, J.L.; Binkley, D.; Fonseca, S.; Loos, R.A.; Takahashi, E.N.; Silva, C.R.; Silva, S.R.; Hakamada, R.E.; Ferreira, J.M.; Lima, A.M.N.; Gava, J.L.; Leite, F.P.; Andrade, H.B.; Alves, J.M.; Silva, G.G.C. 2010. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, 259: 1695-1703.
- Scoles, R.; Gribel, R.; Klein, G.N. 2011. Crescimento e sobrevivência de castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) em diferentes condições ambientais na região do rio Trombetas, Oriximiná, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi: Ciências Naturais*, 6: 273-293.
- Sendall, K.M.; Vourlitis, G.L.; Lobo, F.A. 2009. Seasonal variation in the maximum rate of leaf gas exchange of canopy and understory tree species in an Amazonian semi-deciduous forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21: 65-74.
- Shepard Jr, G.; Ramirez, H. 2011. “Made in Brazil”: Human Dispersal of the Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in Ancient Amazonia. *Economic Botany*, 65: 44-65.
- Silva, C.E.M.; Gonçalves, J.F.C.; Alves, E.G. 2011. Photosynthetic traits and water use of tree species growing on abandoned pasture in different periods of precipitation in Amazonia. *Photosynthetica*, 49: 246-252.
- Stoian, D. Cosechando lo que cae: la economia de la castaña (*Bertholletia excelsa* H.B.K.) em la amazônica boliviana. 2004. In: Alexiades, M.N.; Shanley, P. (Ed). *Productos forestales, medios de subsistencia y conservación de productos forestales no maderables*. Borgor, Cifor, p.89-116.
- Wadt, L.H. de O.; Kainer, K.A. Domesticação e Melhoramento de Castanheira. 2009. In: Borém, A.; Lopes, M.T.G.; Clement, C.R. (Eds). Domesticação e Melhoramento: Espécies Amazônicas. UFV, Viçosa, p.297-317

Capítulo 1⁶

- Alárcon JGS, Peixoto AL (2008) Use of Terra Firme Forest by Caicubi Caboclos, Middle Rio Negro, Amazonas, Brazil. A Quantitative Study. *Economic Botany* 62:60-73
- Cai Z-Q, Schnitzer SA, Bongers F (2009) Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Oecologia* 161:25-33
- Chen JW, Zhang Q, Li XS, Cao K (2010) Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. *Tree Physiology* 30:876-885
- Choudhury BJ (2001) Estimating gross photosynthesis using satellite and ancillary data: approach and preliminary results. *Remote Sensing and Environment* 75:1–21
- Clement CR (2000) Castanha-do-pará. In: Clay JW, Sampaio PTB, Clement CR (Eds.). *Biodiversidade amazônica: exemplos e estratégias de utilização*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, SEBRAE, Manaus. 119-132
- Costa JR, Castro ABC, Wandelli EV, Coral SCT, Souza SAG (2009) Aspectos silviculturais da castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*) em sistemas agroflorestais na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 39:843-850
- Craven D, Dent D, Braden D, Ashton MS, Berlyn GP, Hall JS (2011) Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. *Forest Ecology and Management* 261:1643–1653
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:503-537
- Ferreira MJ, Gonçalves JFC, Ferraz JBS (2009) Photosynthetic parameters of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. *Photosynthetica* 47:616-620
- Ferreira MJ, Gonçalves JFC, Ferraz JBS (2012) Crescimento e eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetidas à adubação. *Ciência Florestal* 22:393-401

⁶ Escrito conforme as normas da revista *New Forests*

- Ferreira LMM, Tonini H (2009) Comportamento da castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*) e da cupiúba (*Goupia glabra*) em sistema agrosilvicultural na região da Confiança, Cantá – Roraima. *Acta Amazonica* 39:835-842
- Graham EA, Mulkey SS, Kitajima K, Phillips NG, Wright SJ (2003) Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:572-576
- Homma AKO, Menezes AJEA (2008) Avaliação de uma indústria beneficiadora de castanha-do-Pará, na microrregião de Cametá, PA. Embrapa, Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Úmido. Comunicado Técnico 213:1-10
- Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – INPE (2011) Disponível em: <<http://www.inpe.br>>. Acesso em: 07.09.2011.
- Iqbal RM, Rao Aur.-R, Rasul E, Wahid A (1997) Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki M (Ed.). *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker Inc.. New York. 803–810
- Kainer KA, Wadt LHO, Staudhammer CL (2007) Explaining variation in Brazil nut fruit production. *Forest Ecology and Management* 250:244-255
- Kalliola R, Flores P (2011) Brazil nut harvesting in Peruvian Amazonia from the perspective of ecosystem services. *Fennia – International Journal of Geography* 189:1-13
- Kato AK (1995) Dinâmica da entrada de nutrientes via liteira em plantios de castanheira-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* H.B.K.) em ecossistemas de pastagens degradadas e de floresta primária. Tese de doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 180 p.
- Kitajima K, Mulkey SS, Wright SJ (2005) Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. *Annals of Botany* 95:535-547
- Köppen W (1948) *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica México. 479 p.
- Marshall JD, Brooks JR, Lajtha K (2007) Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In: Mitchener R, Lajtha K (Eds.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Scientific. Oxford. 22–60
- Maués MM, Oliveira PEAM (2010) Consequências da fragmentação do habitat na ecologia reprodutiva de espécies arbóreas em florestas tropicais, com ênfase na Amazônia. *Oecologia Australis* 14:238-250

- Morais RR (2003) Ecofisiologia de espécies arbóreas crescidas sob condições de plantios na Amazônia central. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 158 p.
- Mori SA (1992) The Brazil nut industry - past, present, and future. In: Plotkin M, Famolare L (Eds.). Sustainable Harvest and Marketing of Rain Forest Products, Island Press, Washington, D.C., 241-251
- Müller CH (1982) Quebra da dormência da semente e enxertia em castanha-do-Brasil. Embrapa, Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Úmido. Documentos 16: 40 p.
- Mulkey SS, Kitajima K, Wright J (1996) Plant physiological ecology of tropical forest canopies. *Tree* 11:408-412
- Nunes F, Soares-Filha B, Giudice R, Rodrigues H, Bowman M, Silvestrini R, Mendoza E (2012) Economic benefits of forest conservation: assessing the potential rents from Brazil nut concessions in Madre de Dios, Peru, to channel REDD⁺ investments. *Environmental Conservation* 39:132–143
- Peña-Claros M, Boot RGA, Dorado-Lora J, Zonta A (2002) Enrichment planting of *Bertholletia excelsa* in secondary forest in the Bolivian Amazon: effect of cutting line width on survival, growth and crown traits. *Forest Ecology and Management* 161:159-168
- Randriamanana T, Wang F, Lehto T, Aphalo PJ (2012) Water use strategies of seedlings of three Malagasy *Adansonia* species under drought. *South African Journal of Botany* 81:61-70
- Santiago LS, Mulkey SS (2003) A test of gas exchange measurements on excised canopy branches of ten tropical tree species. *Photosynthetica* 41:343-347
- Santos Junior UM, Gonçalves JFC, Fearnside PM (2012) Measuring the impact of flooding on Amazonian trees: photosynthetic response models for ten species flooded by hydroelectric dams. *Trees* 27:193-210
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 39-46
- Scoles R, Gribel R, Klein GN (2011) Crescimento e sobrevivência de castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) em diferentes condições ambientais na região do rio Trombetas, Oriximiná, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 6:273-293

- Shimazaki K, Doi M, Assmann SM, Kinoshita T (2007) Light regulation of stomatal movement. *Annual Review of Plant Biology* 58:219–247
- Sulzman EW (2007) Stable isotope chemistry and measurement: a primer. In: Mitchener R, Lajtha K (Eds.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Scientific. Oxford. 1-21
- Suresh K, Nagamani C, Ramachandrudu K, Mathur RK (2010) Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll *a* fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica* 48:430-436
- Tonini H, Costa P, Kaminski PE (2008a) Manejo de produtos florestais não madeireiros na Amazônia (castanheira-do-Brasil). Embrapa, Centro de Pesquisa Agroflorestal de Roraima. *Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento* 2:31 p.
- Tonini H, Kaminski PE, Costa P (2008b) Relação da produção de sementes de castanha-do-Brasil com características morfométricas da copa e índices de competição. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 43:1509-1516
- Turner NC (1981) Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil* 58:339-366
- Williams M, Malhi Y, Nobre AD, Rastetter EB, Grace J, Pereira MGP (1998) Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in a Brazilian rain forest: a modelling analysis. *Plant, Cell and Environment* 21:953-968
- Wright SJ, van Schaik CP (1994) Light and the Phenology of Tropical Trees. *The American Naturalist* 143:192-199
- Zuidema PA (2003) Ecology and management of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*). PROMAB Scientific Series 6, PROMAB, Riberalta, Bolivia.

Capítulo 2⁷

- Baligar, V.C., Fageria, N.K., He, Z.L. 2001. Nutrient use efficiency in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 32, 921-950.

⁷ Escrito conforme as normas da revista *Forest Ecology and Management*

- Blair, G .1993. Nutrient efficiency—what do we really mean. Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition. pp. 205–213. In: P. J. Randall, E. Delhaize, R. A. Richards, and R. Munns. (eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Camargos, S.L. 1999. Diagnose de deficiência, concentração e acúmulo de nutrientes em castanheira-do-brasil. Tese de Doutorado, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 90 p.
- Clement, C.R. 2000. Castanha-do-pará. In: Clay, J.W., Sampaio, P.T.B., Clement, C.R. (Eds.). Biodiversidade amazônica: exemplos e estratégias de utilização. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, SEBRAE, Manaus. 119-132.
- Costa, J.R., Castro, A.B.C., Wandelli, E.V., Coral, S.C.T., Souza, S.A.G. 2009. Aspectos silviculturais da castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*) em sistemas agroflorestais na Amazônia Central. Acta Amazonica 39, 843-850.
- DeJong, T.M., Day, K.R., Johnson, R.S. 1989. Partitioning of leaf nitrogen with respect to within canopy light exposure and nitrogen availability in peach (*Prunus persica*). Trees 3, 89-95.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1997. Manual de métodos de análises de solos. Rio de Janeiro. 212p.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 2003. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. Brasília. 627p.
- Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves C3 plants. Oecologia 78, 9-19.
- Evans, J.R., Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. Plant, Cell & Environment 24, 755-767.
- Fageria, N.K., Baligar, V.C., Li, Y.C. 2008. The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century. Journal of Plant Nutrition 31, 1121-1157.
- Ferreira, M.J. 2009. Crescimento, estado nutricional e características fotossintéticas de *Bertholletia excelsa* sob tratamentos de adubação em área degradada na Amazônia central. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 67 p.
- Ferreira, M.J., Gonçalves, J.F.C., Ferraz, J.B.S. 2009. Photosynthetic parameters of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. Photosynthetica 47, 616-620.

- Ferreira, M.J., Gonçalves, J.F.C., Ferraz, J.B.S. 2012. Crescimento e eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetidas à adubação. *Ciência Florestal* 22, 393-401.
- Ferreira, L.M.M., Tonini, H. 2009. Comportamento da castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*) e da cupiúba (*Goupia glabra*) em sistema agrosilvicultural na região da Confiança, Cantá – Roraima. *Acta Amazonica* 39, 835-842.
- George, T.S., Richardson, A.E. 2008. Potential and limitations to improving crops for enhanced phosphorus utilization. In: White, P.J., Hammond, J.P. (Eds.). *The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions*. Springer Science, pp. 247-270.
- Gomes, I.B. 2012. Respostas ecofisiológicas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* Bonpl. submetidas à fertilização em plantio homogêneo. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 59 p.
- Gonçalves, J.F.C., Vieira, G., Marengo, R.A., Ferraz, J.B.S., Santos Junior, U.M., Barros, F.C.F. 2005. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environments. *Acta Amazonica* 35, 23-27.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 83–107.
- Hidaka, A., Kitayama, K. 2009. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus-use efficiency versus nitrogen-use efficiency of tree leaves along nutrient-availability gradients. *Journal of Ecology* 97, 984-991
- Iqbal, R.M., Rao, Aur.-R., Rasul, E., Wahid, A. 1997. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki M (Ed.). *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker Inc.. New York. 803–810.
- Kainer, K.A., Wadt, L.H.O., Staudhammer, C.L. 2007. Explaining variation in Brazil nut fruit production. *Forest Ecology and Management* 250, 244-255.
- Kato, A.K. 1995. Dinâmica da entrada de nutrientes via liteira em plantios de castanheira-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* H.B.K.) em ecossistemas de pastagens degradadas e de floresta primária. Tese de doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 180 p.
- Kirkby, E. 2012. Introduction, definition and classification of nutrientes.. In: Marschner, P. (Ed.). *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. Elsevier, pp. 3-5.
- Kirkby, E.A., Römheld, V. 2004. Micronutrients in plant physiology: functions, uptake and mobility. *Proceedings International Fertilizer Society* 543, 1-51.

- Köppen, W. 1948. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Econômica México. 479 p.
- Kositsup, B., Kasemsap, P., Thanisawanyangkura, S., Chairungsee, N., Satakhun, D., Teerawatanasuk, K., Ameglio, T., Thaler, P. 2010. Effect of leaf age and position on light-saturated CO₂ assimilation rate, photosynthetic capacity, and stomatal conductance in rubber trees. *Photosynthetica* 48, 67-78.
- Marenco, R.A., Gonçalves, J.F.C., Vieira, G. 2001. Photosynthesis and leaf nutrient contents in *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae). *Photosynthetica* 39, 539-543.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Bongers, F. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany* 94, 515-525.
- Marschner, P. 2012. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. 3^o edição, Elsevier, 643 p.
- Mendes, A.D.R.; Oliveira, L.E.M.; Nascimento, M.N.; Reis, K.L.; Bonome, L.T.S. 2012. Concentração e redistribuição de nutrientes minerais nos diferentes estádios foliares de seringueira. *Acta Amazonica* 42, 525-532.
- Mendonça-Santos, M.L., dos Santos, H.G., Coelho, M.R., Bernardi, A.C.C., Machado, P.L.O.A., Manzatto, C.V., Fidalgo, E.C.C. 2006. Soil and land use in the Brazilian Amazon. In: Moreira, F.M.S. et al. (Eds.), *Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems*. CAB International, pp. 13-42.
- Miyazawa, M., Pavan, M.A., Muraoka, T., Carmo, C.A.F.S., Mello, W.J. 1999. Análise química de tecidos vegetais. In: Silva, F.C. (Ed.), *Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes*. EMBRAPA, Brasília, Brasil, pp. 172-223.
- Morais, R.R. 2003. Ecofisiologia de espécies arbóreas crescidas sob condições de plantios na Amazônia central. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 158 p.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86, 16-24.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., Uhl, C. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia* 97, 62-72.
- Rosatto, D.R., Takahashi, F.S.C., Silva, L.C.R., Franco, A.C. 2010. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 24, 640-647.

- Santiago, L.S., Wright, S.J. 2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21, 19-27.
- Santos Junior, U.M., Gonçalves, J.F.C., Feudpausch, T.R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management* 226, 299-309.
- Santos Junior, U.M., Gonçalves, J.F.C., Fearnside, P.M. 2012. Measuring the impact of flooding on Amazonian trees: photosynthetic response models for ten species flooded by hydroelectric dams. *Trees* 27, 193-210.
- Sardans, J., Peñuelas, J., Coll, M., Vayreda, J., Rivas-Ubach, A. 2012. Stoichiometry of potassium is largely determined by water availability and growth in Catalanian forests. *Functional Ecology* 26, 1077-1089.
- Scoles, R., Gribel, R., Klein, G.N. 2011. Crescimento e sobrevivência de castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) em diferentes condições ambientais na região do rio Trombetas, Oriximiná, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 6, 273-293.
- Silva, C.E.M., Gonçalves, J.F.C., Feldpausch, T.R., Luizão, F.J., Morais, R.R., Ribeiro, G.O. 2006. Eficiência no uso dos nutrientes por espécies pioneiras crescidas em pastagens degradadas na Amazônia central. *Acta Amazonica* 36, 503-512.
- Stoian D (2004) Cosechando lo que cae: la economía de la castaña (*Bertholletia excelsa* H.B.K.) em la amazônica boliviana. In: Alexiades MN, Shanley P (Eds). *Productos forestales, medios de subsistencia y conservación de productos forestales no maderables*. Borgor: Cifor. p. 89-116.
- Tonini, H. 2011. Fenologia da castanheira-do-brasil (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl., Lecythidaceae) no sul do estado de Roraima. *Cerne* 17, 123-131.
- Tonini, H., Arco-Verde, M.F., Sá, S.P.P. 2005. Dendrometria de espécies nativas em plantios homogêneos no Estado de Roraima - Andiroba (*Carapa guianensis* Aubl), Castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* Bonpl.), Ipê-roxo (*Tabebuia avellaneda* Lorentz ex Griseb) e Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). *Acta Amazonica* 35, 353-362.
- Valladares, F., Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 39, 237-257.
- Vance, C.P., Uhde-Stone, C., Allan, D.L. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157, 423-447.

- Vitti, G.C., Ferreira, A.C. 1997. Síntese de análises químicas em tecido vegetal. ESALQ – Departamento de Ciência do Solo.
- Walkley, A., Black, I.A. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37, 29-38.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* 15, 423-434.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.
- Wright, S.J., van Schaik, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist* 143, 192-199.

Capítulo 3⁸

- Alves, A.A., Guimarães, L.M.S., Chaves, A.R.M., DaMatta, F.M., Alfenas, A.C.: Leaf gas exchange and chlorophyll *a* fluorescence of *Eucalyptus urophylla* in response to *Puccinia psidii* infection. – *Acta Physiologiae Plantarum* **33**: 1831-1839, 2011.
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W. L., Ryan, M. G.: Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. – *Forest Ecology and Management* **259**: 1704-1713, 2010.
- Ceppi, M.G., Oukarroum, A., Cicek, N., Strasser, R.J., Schansker, G. The IP amplitude of the fluorescence rise OJIP is sensitive to changes in the photosystem I content of leaves: a study on plants exposed to magnesium and sulfate deficiencies, drought stress and salt stress. – *Physiologia Plantarum* **144**: 277-288, 2012.
- Chapin III, F.S.: Integrated responses of plants to stress. – *BioScience* **41**: 29-36, 1991.
- Chazdon, R.L., Fetcher, N.: Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. – *The Journal of Ecology* **72**: 553-564, 1984.
- Desotgiu, R., Pollastrini, M., Cascio, C., Gerosa, G., Marzuoli, R., Bussotti, F.: Chlorophyll *a* fluorescence analysis along a vertical gradient of the crown in a poplar

⁸ Escrito conforme as normas da revista *Photosynthetica*

- (Oxford clone) subjected to ozone and water stress. *Tree Physiology* **32**: 976-986, 2012.
- Evans, J.R., Poorter, H.: Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. – *Plant, Cell and Environment* **24**: 755-767, 2001.
- Force, L., Critchley, C., van Rensen, J.J.S.: New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. 1. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test. – *Photosynthesis Research* **78**: 17-33, 2003.
- Gonçalves, J.F.C., dos Santos, U.M., Jr., Nina, A.R., Jr., Chevreuil, L.R.: Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. – *Brazilian Journal of Plant Physiology* **19**: 171-184, 2007.
- Gonçalves, J.F.C., Silva, C.E.M., Guimarães, D.G., Bernardes, R.S.: Análise dos transientes da fluorescência da clorofila *a* de plantas jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. – *Acta Amazonica* **40**: 89-98, 2010.
- Govindjee: Chlorophyll *a* fluorescence: A bit of basics and history. – In: Papageorgiou, G.C., Govindjee (ed.): Chlorophyll fluorescence: A signature of photosynthesis. Pp. 1-42. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands 2004.
- Graham, E. A., Mulkey, S. S., Kitajima, K., Phillips, N. G., Wright, S. J.: Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**: 572-576, 2003.
- Hallik, L., Niinemets, Ü, Kull, O.: Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. – *Plant Biology* **14**: 88-99, 2012.
- Hogewoning, S.W., Wientjes, E., Douwstra, P., Trouwborst, G., van Ieperen, W., Croce, R., Harbinson, J.: Photosynthetic quantum yield dynamics: from photosystems to leaves. – *The Plant Cell* **24**: 1921-1935, 2012.
- INMET: [Instituto Nacional de Meteorologia – INMET – 2011.] (<http://www.inmet.gov.br>. Access: 30/07/2012). 2012. [In Portugal]
- Kato, A. K. Dinâmica da entrada de nutrientes via liteira em plantios de castanheira-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* H.B.K.) em ecossistemas de pastagens degradadas e de

- floresta primária. Tese de doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 180 p., 1995.
- Kenzo, T., Yoneda, R., Matsumoto, Y., Azani, M.A., Majid, N.M.: Growth and photosynthetic response of four Malaysian indigenous tree species under different light conditions. – *Journal of Tropical Forest Science* **23**: 271-281, 2011.
- Kitajima, K., Mulkey, S.S., Wright, J.: Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. – *Annals of Botany* **95**: 535-547, 2005.
- Köppen, W.: *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México. 479 p., 1948.
- Morais, R.R., Gonçalves, J.F.C., Santos Junior U.M., Dünisch, O., Santos, A.L.W.: Chloroplastid pigment contents and chlorophyll *a* fluorescence in Amazonian tropical three species. – *Revista Árvore* **31**: 959-966, 2007.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L., Iriarte, S.V.B.: Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. – *Ecology* **80**: 1908-1926, 1999.
- Papageorgiou, G.C., Govindjee: Photosystem II fluorescence: Slow changes – Scaling from the past. – *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biol.* **104**: 258-270, 2011.
- Poorter, L.: Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. – *Functional Ecology* **13**: 396-410, 1999.
- Poorter, L., Hayashida-Oliver, Y.: Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. – *Journal of Tropical Ecology* **16**: 481-498, 2000.
- Rossatto, D.R., Takahashi, F.S.C., Silva, L.C.R., Franco, A. C.: Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. – *Acta Botanica Brasilica* **24**: 640-647, 2010.
- Ryan, M.G., Stape, J.L., Binkley, D., Fonseca, S., Loos, R.A., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M., Silva, G.G.C.: Factors controlling *Eucalyptus* productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. – *Forest Ecology and Management* **259**: 1695-1703, 2010.
- Schansker, G., Srivastava, A., Govindjee, Strasser, R.J.: Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll *a* fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. – *Functional Plant Biology* **30**: 785-796, 2003.

- Strasser, R.J., Srivastava, A., Govindjee: Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria. – *Photochemistry and Photobiology* **61**: 32-42, 1995.
- Strasser, B.J., Strasser, R.J.: Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP-test. – In: Mathis, P. (ed.): *Photosynthesis: From Light to Biosphere*. Pp. 977-980, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1995.
- Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Qiang, S., Goltsev, V.: Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. – *Biochimica et Biophysica Acta* **1797**: 1313-1326, 2010.
- Tang, Y., Kachi, N., Furukawa, A., Awang, M.B.: Heterogeneity of light availability and its effects on simulated carbon gain of tree leaves in a small gap and the understory in a tropical rain forest. – *Biotropica* **31**: 268-278, 1999.
- Tsimilli-Michael, M., Strasser, R.J.: *In vivo* assessment of plant's vitality: applications in detecting and evaluating the impact of Mycorrhization on host plant's. – In: Varma, A. (ed.): *Mycorrhiza: State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics*. Pp. 679–703, Springer, Dordrecht, 2008.
- Williams, M., Malhi, Y., Nobre, A.D., Rastetter, E.B., Grace, J., Pereira, M.G.P.: Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in a Brazilian rain forest: a modelling analysis. – *Plant, Cell and Environment* **21**: 953-968, 1998.
- Wright, S.J.; van Schaik, C.P.: Light and the phenology of tropical trees. – *The American Naturalist* **143**: 192-199, 1994.