

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA-INPA
Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais
Programa Integrado de Pós-Graduação em Botânica

**MUDANÇAS FISIOLÓGICAS ASSOCIADAS À PRÉ-ACLIAMATAÇÃO EM
QUATRO ESPÉCIES FLORESTAIS DA AMAZÔNIA**

GRACILENE FERNANDES DA COSTA AZEVEDO

MANAUS, AMAZONAS
FEVEREIRO, 2013

GRACILENE FERNANDES DA COSTA AZEVEDO

**MUDANÇAS FISIOLÓGICAS ASSOCIADAS À PRÉ-ACLIAMATAÇÃO EM
QUATRO ESPÉCIES FLORESTAIS DA AMAZÔNIA**

ORIENTADOR: Dr. RICARDO ANTÔNIO MARENCO

CO-ORIENTADORA: Dra. ROSALEE COELHO

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em
Biologia Tropical e Recursos Naturais (PPG-BTRN),
como parte dos requisitos para a obtenção do título de
Doutor em BOTÂNICA.

MANAUS - AMAZONAS
FEVEREIRO, 2013

FICHA CATALOGRÁFICA

A994 Azevedo, Gracilene Fernandes da Costa
Mudanças fisiológicas associadas à pré-aclimação em
quatro espécies florestais da Amazônia / Gracilene Fernandes
da Costa Azevedo. --- Manaus: [s.n.], 2013.
xvii, 144 f. : il. color.

Tese (doutorado) --- INPA, Manaus, 2013.
Orientador: Ricardo Antonio Marenco
Coorientadora: Rosalee Coelho
Área de Concentração: Biodiversidade Vegetal da
Amazônia, Reprodução e Crescimentos de Vegetais.

1. Aclimação – Espécies florestais – Amazônia.
2. Fisiologia – Espécies florestais – Amazônia. I. Título.

1.

CDD 19. ed. 634.95

Sinopse:

Estudaram-se as mudanças fisiológicas associadas à pré-aclimação em quatro espécies florestais da Amazônia. Espera-se que os resultados obtidos sobre as alterações fisiológicas e nutricionais durante a aclimação em condições de estresse ambientais, possam contribuir para programas de reflorestamento ou recuperação de áreas degradadas da Amazônia Central.

Palavras-chave: Aclimação, Amazônia, Fotossíntese.

Comissão Examinadora da aula de qualificação da tese:

- 1. Prof. Dr. Joaquim dos Santos – INPA/CPST**
- 2. Prof. Dr. Jochen Schongart – INPA/Maxplant**
- 3. Prof. Dr. Luiz Antônio Candido – INPA/CPRH**
- 4. Prof. Dr. Charles E. Zartman – INPA/Botânica**
- 5. Prof. Dr. Antonio Carlos Webbe – UFAM**
- 6. Prof. Dr. José Ferreira da Silva – UFAM**

Comissão Examinadora da Defesa Pública:

- 1. Prof. Dr. Antônio Rodrigues Fernandes – Instituto de Ciências Agrárias – UFRA.**
- 2. Prof. Dr. Luiz Antônio Cândido – CPRH – INPA.**
- 3. Profa. Dra. Astrid de Oliveira Wittmann – Diversidade Biológica – UFAM.**
- 4. Prof. Dr. Antonio Carlos Webber – Departamento de Biologia – UFAM.**
- 5. Prof. Dr. Charles E. Zartaman – Botânica – INPA.**

Dedico

À minha querida mãe Sebastiana Fernandes
Ao meu querido esposo João Batista,

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pela força nos momentos de dúvida, pela proteção, sabedoria e por permitir com que eu chegasse neste momento tão almejado da minha vida.

À minha família, em especial a minha querida mãe Sebastiana e as minhas irmãs por estarem sempre do meu lado.

À memória póstuma do meu querido pai, Antonio Cardoso, que mesmo não estando mais aqui junto de mim, continua me protegendo e me dando forças para continuar essa caminhada.

Ao meu querido e amado esposo João Batista, pelos incentivos, pela força nos momentos de fraqueza, pela paciência e ajuda a cada momento, a cada dia dessa caminhada.

Ao meu orientador, Dr. Ricardo Marengo, pelos ensinamentos, paciência e incentivos em todos os momentos dessa caminhada científica. Pela orientação recebida desde o primeiro momento que ingressei na pós-graduação e durante todo o desenvolvimento desta pesquisa.

À minha coorientadora, Dra. Rosalee Coelho pelas observações sugeridas no decorrer do experimento.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais (PPG-BTRN/INPA), pela oportunidade de ingressar no curso de doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por conceder a bolsa de estudos.

Ao coordenador do curso de Botânica, Dr. Alberto Vicentini meus agradecimentos.

Aos professores do curso de Botânica, meu muito obrigado pelos ensinamentos adquiridos na sala de aula.

Aos Professores Doutores Eliemar Campostrini, Victor José Cardoso, Carlos Henrique Prado e Pedro Dantas Fernandes pelas valiosas correções no projeto da tese.

Aos Professores Doutores Joaquim dos Santos, Jochen Schongart, Luiz Candido, Charles Zartman, Antonio Webber e José Ferreira da Silva pelos comentários e sugestões na aula de qualificação.

Aos Professores Doutores Antônio Fernandes, Luiz Cândido, Astrid Wittmann, Antonio Webber e Charles Zartman por aceitarem formar parte da Comissão Examinadora da Defesa Pública e pelas valiosas sugestões que contribuíram ainda mais o enriquecimento da tese.

A mestra Hilma Couto pela ajuda nas análises laboratorias.

À Universidade Federal do Amazonas, em particular a Profa. Dra. Eva Atroch, ao Prof. Dr. Carlos Webber e a Profa. Dra. Gracimar Pacheco pelo auxílio e ensinamentos durante o estágio supervisionado. Agradeço também aos alunos pela atenção e compreensão.

Ao Instituto Federal do Amazonas, em particular a Profa. Dra. Lucilene Paes pelo auxílio, dedicação e ensinamentos durante o desenvolvimento do estágio supervisionado. Agradeço também aos alunos pela atenção e dedicação que tiveram durante esse período.

Agradeço a secretaria do curso de Botânica, em particular a Neide, Jéssica e a Léia pelas informações fornecidas em todas as ocasiões.

Ao seu Alcione, a Valdecira e a Raimunda por toda a ajuda no decorrer do desenvolvimento dessa pesquisa.

Ao seu Manuel Cursino pela disponibilidade de doação das sementes de *Hymenaea courbaril*.

Agradeço a fazenda Aruanã pela disponibilidade na doação das sementes de *Bertholletia excelsa*.

Aos colegas do laboratório de ecofisiologia vegetal: Miguel, Saul, Simone, Helena, Keila, Giordane, Marina e em especial a Priscila pela ajuda na coleta e pelo companheirismo, sugestões e informações.

Às amigas de todo o sempre, Isabel, Juliana, Leocinira, Sheron e em especial a minha amiga Gisele pelo incentivo, ajuda, dedicação, paciência em todos os momentos dessa caminhada meu muito obrigado.

E a todos que contribuíram para a elaboração desta tese, meus agradecimentos.

“O SENHOR é o meu pastor, nada me faltará. Deitar-me faz em verdes pastos, guia-me mansamente a águas tranquilas. Refrigera a minha alma; guia-me pelas veredas da justiça, por amor do seu nome. Ainda que eu andasse pelo vale da sombra da morte, não temeria mal algum, porque tu estás comigo; a tua vara e o teu cajado me consolam. Preparas uma mesa perante mim na presença dos meus inimigos, unges a minha cabeça com óleo, o meu cálice transborda. Certamente que a bondade e a misericórdia me seguirão todos os dias da minha vida; e habitarei na casa do SENHOR por longos dias. [Salmo 23 - O bom pastor]”.

RESUMO GERAL

Informações sobre os aspectos silviculturais e ecofisiológicos da maioria das espécies arbóreas para programas de reflorestamento, conservação ou recuperação de áreas degradadas são ainda limitadas. A radiação solar é um dos principais fatores que influenciam a sobrevivência, o crescimento e o desenvolvimento dos vegetais. Todavia, a natureza da resposta morfogênica pode variar, consideravelmente, entre espécies, de acordo com a capacidade de aclimação, assim como as mudanças fisiológicas observadas em espécies florestais sob estresse hídrico. O objetivo geral foi obter informações de como as mudas de *Bertholletia excelsa*, *Carapa guianensis*, *Swietenia macrophylla* e *Hymenaea courbaril* respondem a alterações no ambiente físico durante o processo de aclimação. As trocas gasosas, a área foliar específica (AFE), a fluorescência da clorofila *a* (relação F_v/F_m), a taxa de sobrevivência, o incremento mensal em altura e diâmetro, os teores de nutrientes foliares e a produção da matéria seca foram avaliados ao final do experimento (30+120 dias) em seis tratamentos independentes de pré-aclimação a luz solar plena (TPS) (0, 90, 180, 360, 540 e 720 min) e dois tratamentos hídricos (TH): mudas mantidas na capacidade de campo, chamado de sem estresse hídrico (SE) e mudas submetidas à restrição hídrica, chamado de com estresse hídrico moderado (CE). A maior média da fotossíntese máxima (A_{max}) foi encontrada em *C. guianensis* e *S. macrophylla* em condições de CE. A velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax25}) e a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max25}) foram maiores no ambiente a pleno sol do que sob sombreamento em todas as espécies estudadas. Os valores da AFE foram similares nos TPS, assim como nos TH em todas as espécies estudadas, já, em *H. courbaril* foram encontrados os maiores valores nas mudas sem estresse hídrico. A diminuição nos valores de F_v/F_m após a transferência para a luz solar plena mostrou a ocorrência de danos aos centros de reação do fotossistema II, sendo mais evidente em *B. excelsa* e *H. courbaril* sob condições de CE. A maior taxa de sobrevivência encontrada foi de 100% em *C. guianensis* do que nas outras espécies. Para *H. courbaril* as mudas submetidas ao tempo de pré-aclimação de 720 min com estresse hídrico moderado, mostrou-se inadequado uma vez que nesse tratamento a taxa de sobrevivência foi de 0%. As taxas de incremento mensal em altura e diâmetro foram maiores em *S. macrophylla* do que nas outras espécies. Observou-se também que *S. macrophylla* teve seu crescimento reduzido quando exposta a baixa intensidade de luz (TPS = 0). A média dos valores de nitrogênio foliar nas espécies foi maior no tratamento com estresse hídrico moderado do que no sem estresse hídrico. Para o fósforo e o potássio os valores foram similares entre as espécies nos tempos de pré-aclimação. Os conteúdos de cálcio e o magnésio foram maiores em *S. macrophylla* e *C. guianensis* do que em *B. excelsa* e *H. courbaril*. O acúmulo de biomassa total foi maior em *S. macrophylla* e *C. guianensis*. Nessas espécies o maior acúmulo de biomassa ocorreu no caule no experimento sem estresse hídrico (143,4 g planta⁻¹) e na folha (27,2 g planta⁻¹) respectivamente. Em geral, os resultados obtidos nesta pesquisa, indicam que *C. guianensis* e *S. macrophylla* apresentam potencial para serem testadas em experimentos de campo numa faixa mais ampla de condições ambientais e por apresentarem maior tolerância ao estresse hídrico.

ABSTRACT

PHYSIOLOGICAL CHANGES ASSOCIATED WITH PRE-ACCLIMATION IN FOUR AMAZONIAN FOREST TREE SPECIES

OVERVIEW

Information on ecophysiological and silvicultural aspects of most tree species used for reforestation, conservation or reclamation of degraded lands is still limited. Solar radiation is a major factor influencing the survival, growth and development of plants. However, the nature of the morphogenic response may vary considerably among species, according to their acclimatization capability, as well as physiological changes observed in forest species under water stress. The overall objective was to obtain information about how *Bertholletia excelsa*, *Carapa guianensis*, *Swietenia macrophylla* and *Hymenaea courbaril* respond to changes in the physical environment during the acclimatization process. Gas exchanges, specific leaf area (AFE), chlorophyll fluorescence (the F_v/F_m ratio), survival rate, the monthly increase in height and diameter, leaf nutrient content and dry matter production were assessed in six independent pre-acclimation treatments to full sunlight (TPS) (0, 90, 180, 360, 540 and 720 min) followed by a whole-day exposure to full sunlight during 120 days. Every full sun acclimation treatment (30+120 days) was assessed at two water regimes: seedlings kept at field capacity (hereinafter termed without water stress, SE) and seedlings subjected to mild water restriction (herein termed with moderate water stress, CE). The mean highest maximum photosynthesis (A_{max}) was found in *C. guianensis* and *S. macrophylla* under CE conditions. The maximum carboxylation velocity of Rubisco (V_{cmax25}) and the maximum electron transport rate (J_{max25}) were higher under outdoor conditions than under shading, in all studied species. AFE values were similar in all TPS, as in TH in all species studied, however, in *H. courbaril* the highest values were found in seedlings under SE conditions. F_v/F_m values decreased after the plants were transferred to full sunlight, particularly in *B. excelsa* under CE and *H. courbaril*. The survival rate was maximum (100%) for *C. guianensis* than in the other species. For *H. courbaril*, a TPS of 720 min, under CE condition was inadequate since in these treatments the survival rate was 0%. The rates of monthly increase in height and diameter were higher in *S. macrophylla* than in other species. It was also observed that *S. macrophylla* had reduced growth when exposed to low light intensity (TPS = 0). The mean leaf nitrogen content across species was higher in the CE treatment than in the SE one. With regard to phosphorus, their values were similar over species for TPS. The same was true for potassium. Calcium and magnesium were higher in *S. macrophylla* and *C. guianensis* than in *B. excelsa* or *H. courbaril*. Total biomass gain was greater in *S. macrophylla* and *C. guianensis* than in the others. For species the largest biomass accumulation occurred in the stem under SE conditions (143.4 g plant⁻¹) and leaf (27.2 g plant⁻¹) respectively. In general, the results obtained in this study indicate that *C. guianensis* and *S. macrophylla* have potential to be tested in field experiments on a wide range of environmental conditions because of their high capability to endure stressful conditions caused by sudden exposure to full sunlight and water stress.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	xiii
INTRODUÇÃO GERAL	18
HIPÓTESES	23
OBJETIVOS	24
Objetivo geral.....	24
Objetivos específicos	24
CAPÍTULO I - Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em mudas de espécies florestais submetidas a diferentes tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e de níveis de regime hídrico	26
RESUMO	26
ABSTRACT.....	28
I.A. INTRODUÇÃO	30
I.B. MATERIAL E MÉTODOS	32
I.B.1. Local do experimento e espécies estudadas	32
I.B.2. Determinação dos tratamentos de pré-aclimatação à luz solar plena e aos tratamentos hídricos	33
I.B.3. Variáveis ambientais	34
I.B.4. Parâmetros fisiológicos	34
I.B.5. Teor relativo de clorofila e da área foliar específica	35
I.B.6. Fluorescência da clorofila <i>a</i> (relação F_v/F_m).....	36
I.B.7. Densidade estomática e do comprimento das células-guarda	36
I.B.8. Análise estatística	37
I.C. RESULTADOS.....	37
I.C.1. Condições ambientais durante o experimento.....	37
I.C.2. Teor relativo de clorofila e área foliar específica.....	38
I.C.3. Trocas gasosas.....	40
I.C.4. Fotossíntese potencial, velocidade máxima de carboxilação da Rubisco e taxa máxima de transporte de elétrons.....	46
I.C.6. Densidade estomática e comprimento das células-guarda	54
I.D. DISCUSSÃO	58
I.D.1 Características ambientais durante o experimento.....	58
I.D.2. Teor relativo de clorofila e área foliar específica.....	58
I.D.3. Trocas gasosas.....	59
I.D.4. Fotossíntese potencial, velocidade máxima de carboxilação da Rubisco e taxa máxima de transporte de elétrons.....	61
I.D.5. Relação F_v/F_m em <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i>	62
I.D.6. Densidade estomática (DE) e o comprimento das células-guarda (CG).....	63
I.E. CONCLUSÃO	65

CAPÍTULO II - Teores de nutrientes foliares e acúmulo de biomassa total em mudas de espécies florestais da Amazônia em resposta a tempos de pré-aclimatação a luz solar e regime hídrico	66
RESUMO	66
ABSTRACT	68
II.A. INTRODUÇÃO.....	69
II. B. MATERIAL E MÉTODOS	70
II. B.1 Local do experimento e espécies estudadas.....	70
II. B.2 Determinação dos tratamentos de pré-aclimatação à luz solar plena e dos tratamentos hídricos	70
II. B.3. Medição das variáveis ambientais.....	70
II.B.4 Teor de nutrientes foliares.....	71
II.B.5 Determinação da matéria seca da parte área e da raiz.....	71
II.B.6 Análise Estatística	71
II.C. RESULTADOS	72
II.C.1. Teor de nutrientes foliares e acúmulo de biomassa	72
II.D. DISCUSSÃO	85
II.D.1. Teor de nutrientes foliares e acúmulo de biomassa	85
II.E. CONCLUSÃO	88
CAPÍTULO III - Sobrevivência, crescimento e partição de assimilados em mudas de espécies florestais em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e a níveis de regime hídrico	89
RESUMO	89
ABSTRACT	91
III.A. INTRODUÇÃO	93
III B. MATERIAL E MÉTODOS.....	95
III.B.1. Local do experimento e espécies estudadas.....	95
III.B.2 Determinação dos tratamentos de pré-aclimatação à luz solar plena e dos tratamentos hídricos	95
III.B.3. Medição das variáveis ambientais	95
III.B.4. Determinações das variáveis de crescimento	95
III.B.5. Determinação da matéria seca da parte área e raiz	96
III.B.6. Análises Estatísticas.....	96
III.C.3. RESULTADOS	96
III.C.1. Incremento em altura, diâmetro e produção de folhas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i>	96
III.C.2. Partição de assimilados em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i>	100
III.C.3. Taxa de sobrevivência em <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i>	107
III. D. DISCUSSÃO.....	109
III.D.1 Incremento em altura, diâmetro e na produção de folhas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i>	109

III.D.2. Partição de assimilados em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i>	111
III.D.3. Taxa de sobrevivência em <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i>	113
III.E. CONCLUSÃO	114
CONSIDERAÇÕES FINAIS	115
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	116
ANEXOS	139

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I	26
Figura 1. Média mensal da radiação fotossinteticamente ativa (RFA, barra), temperatura (T °C, quadrados) e umidade relativa (UR%, círculos) registrada durante o experimento a pleno sol e na casa de vegetação. Barras e símbolos em azul e cinza indicam os valores obtidos a pleno sol e na casa de vegetação, respectivamente.....	38
Figura 2. Conteúdo relativo de clorofila (valores de SPAD) em resposta a tempos de pré-aclimação a luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de <i>B. excelsa</i> (A), <i>S. macrophylla</i> (B), <i>C. guianensis</i> (C) e <i>H. courbaril</i> (D). A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores de clorofila não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada barra indica a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).....	39
Figura 3. Área foliar específica (AFE) em resposta a tempos de pré-aclimação a luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de <i>B. excelsa</i> (A), <i>S. macrophylla</i> (B), <i>C. guianensis</i> (C) e <i>H. courbaril</i> (D). A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada barra indica a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).....	40
Figura 4. Fotossíntese máxima (A_{max}) em mudas de <i>B. excelsa</i> (A), <i>S. macrophylla</i> (B), <i>C. guianensis</i> (C) e <i>H. courbaril</i> (D) em resposta a tempos de pré-aclimação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).....	42
Figura 5. Condutância estomática (g_s) em mudas de <i>B. excelsa</i> (A), <i>S. macrophylla</i> (B), <i>C. guianensis</i> (C) e <i>H. courbaril</i> (D) em resposta a tempos de pré-aclimação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).....	44
Figura 6. Eficiência no uso da água (EUA) em resposta a tempos de pré-aclimação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de <i>B. excelsa</i> (A), <i>S. macrophylla</i> (B), <i>C. guianensis</i> (C) e <i>H. courbaril</i> (D). A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).....	45

Figura 7. Fotossíntese potencial (A_{pot}) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 47

Figura 8. Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax25}) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 49

Figura 9. Taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max25}) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 50

Figura 10. Efeito do tempo de exposição à luz solar plena na relação F_v/F_m em mudas de *B. excelsa* (A-B) e *S. macrophylla* (C-D). Círculos cheios (●) representam o controle e os círculos abertos (o,) mostram os valores de F_v/F_m em mudas mantidas à luz solar plena. A sigla SE e CE indica as mudas sem estresse hídrico e com estresse hídrico moderado, respectivamente. Cada símbolo corresponde à média de cinco plantas e duas folhas por planta..... 52

Figura 11. Efeito do tempo de exposição à luz solar plena na relação F_v/F_m em mudas de *C. guianensis* (A-B) e *H. courbaril* (C-D). Círculos cheios (●) representam o controle e os círculos abertos (o,) mostram os valores de F_v/F_m em mudas mantidas à luz solar plena. A sigla SE e CE indica as mudas sem estresse hídrico e com estresse hídrico moderado, respectivamente. Cada símbolo corresponde à média de cinco plantas e duas folhas por planta..... 53

Figura 12. Densidade estomática (DE) (A) e comprimento das células-guarda (CG) (B) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em função do regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 55

Figura 13. Densidade estomática (DE) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 56

Figura 14. Comprimento das células-guarda (CG) em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i> em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).....	57
CAPÍTULO II	66
Figura 1. Teores dos nutrientes foliares em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i> em função do regime hídrico. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).....	74
Figura 2. Teor de nitrogênio (N) em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i> em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).....	75
Figura 3. Teor de fósforo (P) em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i> em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).....	76
Figura 4. Teor de potássio (K) em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i> em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).....	77
Figura 5. Teor de cálcio (Ca) em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i> em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e aos níveis de regimes hídricos. A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).....	78
Figura 6. Teor de magnésio (Mg) em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i> em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).....	79
Figura 7. Matéria seca total (MST) em mudas de <i>B. excelsa</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>C. guianensis</i> e <i>H. courbaril</i> em resposta a tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em <i>H. courbaril</i> no TPS=720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade.....	80

Figura 8. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de nitrogênio foliar (N) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 81

Figura 9. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de fósforo (P) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 82

Figura 10. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de potássio (K) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 83

Figura 11. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de cálcio (Ca) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 84

Figura 12. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de magnésio (Mg) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 85

CAPÍTULO III..... 89

Figura 1. Incremento mensal em altura (IMA) em função dos tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regimes hídricos em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 98

Figura 2. Incremento mensal em diâmetro (IMD) em função do tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade..... 99

Figura 3. Produção mensal de folhas (PMF) em função do tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade..... 100

Figura 4. Partição da matéria seca da folha (MSF) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade..... 102

Figura 5. Partição da matéria seca do caule (MSC) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade..... 103

Figura 6. Partição da matéria seca de raiz (MSR) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade..... 104

Figura 7. Matéria seca da parte aérea (MSPA) e relação entre a parte aérea e raiz (MSPA/Raiz) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em função dos níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P)..... 105

Figura 8. Partição da matéria seca da folha (MSF), caule (MSC) e raiz (MSR) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* função dos níveis de regime hídrico..... 106

Figura 9. Taxa de sobrevivência em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em função dos tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e dos níveis de regime hídrico. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade..... 108

INTRODUÇÃO GERAL

Em decorrência do aumento do desmatamento na região amazônica ao longo do tempo (Nepstad *et al.* 2008), torna-se importante saber como as espécies florestais podem responder às mudanças repentinas no ambiente físico. Desta forma, a produção de mudas florestais, em qualidade e quantidade, é uma das fases mais importantes para o estabelecimento de bons povoamentos florestais com espécies nativas (Gonçalves *et al.* 2000). Em geral, espécies de dossel passam por diferentes condições de luminosidade dentro da floresta até atingir a maturidade de modo que a plasticidade fotossintética e a aclimação são importantes características ecofisiológicas. A radiação, por ser fonte primária de energia relacionada à fotossíntese (Campos e Uchida 2002) e fenômenos morfogenéticos (Taiz e Zeiger 2004) é também um dos principais fatores que influenciam o crescimento e o desenvolvimento dos vegetais. Entretanto, não se sabe como espécies de diferentes estádios sucessionais na Floresta Amazônica responderão a estas variações ambientais (Boeger e Wisniewski 2003). Todavia, a natureza da resposta morfogênica pode variar, consideravelmente, entre espécies, de acordo com a capacidade de aclimação e a dependência da quantidade ou qualidade da luz. A aclimação é o aumento da tolerância da planta ao estresse, devido à exposição prévia a condições sub-ótimas ou supra-ótimas (Taiz e Zeiger 2004), está mais relacionada à plasticidade fisiológica do que às características morfológicas, pois quando plantas de sombra são colocadas no sol apresentam uma maior taxa de crescimento relativo, derivada de uma maior taxa fotossintética (Azevedo 2009). Variações intra-específicas na fisiologia e características morfofisiológicas, entretanto, tornam complexa a resposta ao ambiente físico nas diferentes espécies: Primeiro, devido às variações intrínsecas (componente genético) entre indivíduos; segundo, devido à interação

genótipo/ambiente (Falconer 1981). Diferenças no grau de aclimatação entre indivíduos podem também resultar de modificações ontogenéticas, ou seja, diferenças morfológicas e fisiológicas na passagem da fase juvenil para a fase adulta (Popma e Bongers 1991). A aclimatação ao estresse hídrico ocorre devido ao acúmulo de compostos osmoticamente compatíveis (por exemplo, betaínas, sorbitol, prolina), através de osmorregulação (Larher *et al.* 2009), tendo-se observado que a exposição repetida ao estresse hídrico diminui o efeito da escassez de água na fotossíntese, ou seja, favorece o processo de aclimatação da planta à baixa disponibilidade de água (Matthews e Boyer 1984). Talvez porque a aclimatação ao estresse hídrico aumenta a resistência do fotossistema II à alta temperatura (Valladares e Pearcy 1997), comumente associadas ao estresse hídrico, a transpiração tem como efeito indireto o arrefecimento da folha. O aumento da frequência estomática em folhas expostas à elevada luminosidade pode ser um mecanismo importante de adaptação a condições mais áridas, já que a ocorrência de estômatos está associada à condutância estomática (Wiebel *et al.* 1994). Altas temperaturas podem levar ao fechamento dos estômatos, enquanto que baixas concentrações de CO₂ na câmara subestomática da folha provocam a abertura dos mesmos, o fechamento é estimulado por alta concentração de CO₂ (Boeger e Wisniewski 2002). Na falta de água do solo, a transpiração excessiva gera um déficit hídrico nas folhas estimulando o fechamento dos estômatos, que reduz a transpiração (Larher 2006). A regulação da condutância estomática é um processo extremamente complexo envolvendo fatores do ambiente e da própria planta. Os fatores do ambiente afetam diretamente a transpiração pelo seu efeito direto no déficit de pressão de vapor (Valladares e Pearcy 1997). A irradiância, a umidade e a temperatura do ar concorrem, também, para a regulação estomática, pois estes fatores afetam a condutância estomática (Willmer e Fricker 1996). A condutância

estomática, em geral, diminui durante o dia conforme aumenta o déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera (Schulze e Hall 1982).

Um dos parâmetros para avaliar a resistência do aparato fotossintético da planta em condições de estresse é a fluorescência da clorofila *a*. A fluorescência da clorofila *a* é a re-emissão de fótons em um comprimento de onda maior que aquele que incidiu na folha, podendo dissipar entre 1 a 3% da energia recebida pela planta (Muller *et al.* 2001). Os processos fotoquímicos dentre eles a fotossíntese, a fotorrespiração e o ciclo água-água, conhecido como reação Mehler (Asada 1999) podem dissipar até 45% da energia absorvida pela folha (Björkman e Demming-Adams 1995), com a fração restante sendo dissipada por processos não fotoquímicos (NPQ). Medindo-se a fluorescência da clorofila *a* pode-se obter informações acerca de mudanças na eficiência fotoquímica e dissipação de calor (Maxwell e Johnson 2000). Alguns parâmetros são importantes na medição da fluorescência, dentre estes destacam-se a fluorescência máxima (F_m), a fluorescência inicial (F_o) e a relação entre a fluorescência variável (F_v) e máxima (F_v/F_m). Os valores da fluorescência inicial parecem ser muito úteis para se inferir sobre a ocorrência de fotoinibição crônica ou dinâmica (Dias e Marengo 2006).

Em florestas primárias, em que a quantidade de energia luminosa que atinge o sub-bosque é muito pequena, o nível de crescimento em altura de mudas é bastante inferior ao observado em áreas abertas e em florestas secundárias (Maciel *et al.* 2002). O crescimento da planta, medido pelo acúmulo de biomassa, é o resultado da diferença entre os ganhos de carbono via fotossíntese e a perda via respiração. Por isso, é importante conhecer quais são os fatores que afetam esses dois processos básicos. A fotossíntese consiste na oxidação da água e na redução de CO_2 para formar compostos orgânicos, levando finalmente à síntese de carboidratos. Adicionalmente, a fotossíntese é um processo que atenua o impacto do acúmulo de carbono na atmosfera. Deste

modo, o método mais prático consiste em se medir diretamente a taxa de crescimento da planta. Este método tem duas vantagens: primeiro, o crescimento da planta integra os efeitos ambientais nos processos fisiológicos primários (fotossíntese e respiração); segundo, muitos estudos têm mostrado que parâmetros, tais como sobrevivência, capacidade competitiva e reprodução são fortemente correlacionadas com o tamanho da planta (Fetcher *et al.* 1994). O crescimento das árvores na Amazônia é relativamente lento (Clark e Clark 2001). As taxas de crescimento anual de 0,95 a 2,2 mm mês⁻¹ (Bauch e Dunisch 2000, Camargo e Marengo 2012), são comumente relatadas em pioneiras. Em contraste, espécies sucessionais tardias crescem mais lentamente, poucos milímetros por ano (Vieira *et al.* 2005). A espessura da folha em geral aumenta com a exposição da planta a radiação solar plena (Castro e Garcia 1996). Um efeito destas diferenças é que, embora os dois tipos foliares tenham taxas fotossintetizantes similares a baixas intensidades luminosas, as folhas de sombra não são adaptadas a altas intensidades luminosas e, conseqüentemente, têm taxas fotossintetizantes máximas consideravelmente menores sob estas condições (Raven e Evert 2001). Buscando estudar as mudanças fisiológicas associadas aos fatores de estresse do meio ambiente como a luz e a água através do processo de pré-aclimatação, foram selecionadas quatro espécies florestais tendo como critérios de escolha o valor econômico, ecológico e silvicultural. As espécies foram: castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*), mogno (*Swietenia macrophylla*), andiroba (*Carapa guianensis*) e jatobá (*Hymenaea courbaril*).

Bertholletia excelsa (Humb. Bonpl, Lecythidaceae) é uma das espécies florestais de maior importância sócio-econômica da região amazônica devido à importância das suas sementes. *B. excelsa* ocorre em toda a bacia Amazônica e nas Guianas (Mori e Prance 1990). Na fase juvenil, apresenta maior chance de sobrevivência em ambiente bem iluminado, apresentando tolerância intermediária ao sombreamento (Mostacedo e Fredericksen 1999), por isso tem sido classificada

como espécie que depende de aberturas no dossel para regeneração (Zuidema e Boot 2002). As árvores podem atingir até 50 m de altura, e a taxa média de crescimento em diâmetro ao longo da vida é de 6 mm ano⁻¹ (Camargo *et al.* 1994).

Swietenia macrophylla (King., Meliaceae) é considerada intermediária na escala de sucessão ecológica (Marenco *et al.* 2001). É encontrada com mais frequência na região sul do Pará (Lorenzi 2002). A regeneração ocorre em condições de distúrbios moderados, como a abertura de clareiras (Grogan *et al.* 2003). A madeira do mogno possui resistência moderada ao apodrecimento e ao ataque de cupins, porém, quando em contato com o solo e a umidade, observa-se, baixa durabilidade (Lorenzi 2002). Em plantios, as taxas de fotossíntese do mogno atingem valores de até 12 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, decrescendo durante o dia na medida em que aumenta o déficit de pressão de vapor (Marenco e Maruyama 2003).

Carapa guianensis (Aubl., Meliaceae) é uma espécie florestal, que atinge até 30 m de altura, apresenta crescimento rápido na fase juvenil (Lorenzi 2002). *C. guianensis* é encontrada em toda a região Amazônica, sendo destacada não apenas pela qualidade da sua madeira, mas também pelo seu valor ecológico e pelas propriedades medicinais do óleo, que pode ser extraído das suas sementes (Lorenzi 2002).

Hymeneae courbaril (L., Leguminosae - Caesalpinioideae) é uma árvore que cresce em solos arenosos e argilosos bem drenados de terra firme e em várzea alta, mas raramente em campos abertos, com crescimento lento o que pode ser explicado por ser espécie climácica, mais tolerante à sombra (Lorenzi 2002). *H. courbaril* pode ser plantada em sistemas agroflorestais, e sua madeira é empregada principalmente na construção civil (Flores e Benavides 1990).

O trabalho foi dividido em três capítulos. No primeiro capítulo foram estudadas as mudanças das trocas gasosas e da fluorescência da clorofila *a*, as características da área foliar

específica, a densidade estomática e o comprimento das células-guarda. No segundo capítulo, são descritos os teores do macronutrientes foliares e a relação entre o acúmulo da matéria seca total e os nutrientes. Já no terceiro capítulo avaliou-se a taxa de sobrevivência, o crescimento e a partição da produção da matéria seca nos diferentes tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e nos níveis de regimes hídricos. Espera-se que os resultados sobre as alterações fisiológicas em espécies florestais durante o processo de aclimatação, contribuam para a utilização de tais espécies em programas de reflorestamento ou recuperação de áreas degradadas da Amazônia Central.

HIPÓTESES

1. O tempo de exposição à luz solar plena e os níveis de regime hídrico influenciam o desempenho fisiológico de mudas de *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* e *Hymenaea courbaril*;
2. As trocas gasosas e a relação F_v/F_m são variáveis fisiológicas que podem ser utilizadas para avaliar o nível de estresse causado pela transferência à luz solar plena e variações no regime hídrico;
3. Durante o processo de aclimatação o crescimento e o acúmulo de biomassa total das mudas são influenciados pela exposição à luz solar plena e pelos níveis de regime hídrico.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Obter informações de como as espécies florestais da Amazônia respondem às alterações no ambiente físico durante o processo de aclimação à luz solar plena e a níveis de regime hídrico.

Objetivos específicos

- ✓ Determinar a fotossíntese máxima (A_{max}), potencial (A_{pot}) e a condutância estomática (g_s) em quatro espécies florestais submetidas a tempos de pré-aclimação à luz solar plena e a níveis de regime hídrico (Capítulo I);
- ✓ Avaliar a eficiência quântica máxima do fotossistema II (relação F_v/F_m) de espécies florestais em resposta aos tempos de pré-aclimação à luz solar plena e aos níveis de regime hídrico (Capítulo I);
- ✓ Avaliar os teores de macronutrientes foliares de espécies florestais em função de tempos de pré-aclimação à luz solar plena e de regime hídrico (Capítulo II);
- ✓ Determinar o acúmulo de biomassa total em espécies florestais em resposta aos tempos de pré-aclimação à luz solar plena e aos níveis de regime hídrico (Capítulo II);

- ✓ Avaliar o crescimento em resposta aos tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e aos níveis de regime hídrico (Capítulo III);

- ✓ Determinar a partição de assimilados em função de tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e de níveis de regime hídrico (Capítulo III);

- ✓ Verificar a taxa de sobrevivência de *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* e *Hymenaea courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e aos níveis de regime hídrico (Capítulo III).

Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em mudas de espécies florestais submetidas a diferentes tempos de pré-aclimação à luz solar plena e de níveis de regime hídrico

(Normas da Revista Acta Amazonica)

RESUMO

A luz e a água são importantes fatores que interferem no crescimento e no desenvolvimento de mudas de árvores tropicais devido alterarem a fotossíntese e as trocas gasosas. O objetivo foi avaliar as mudanças fisiológicas que ocorrem em mudas de *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* e *Hymenaea courbaril* durante o processo de pré-aclimação à luz solar plena e a níveis de regime hídrico. Foram usados seis tratamentos independentes de pré-aclimação à luz solar plena (TPS), sendo estes de (0, 90, 180, 360, 540 e 720 min) durante o período de 30 dias. Após esse período, todas as plantas ficaram expostas à luz solar plena por mais 120 dias durante o dia todo, com exceção daquelas do TPS = 0 min, que correspondeu a plantas mantidas constantemente em casa de vegetação até o final do experimento. Cada TPS foi submetido desde o início até o fim do experimento a dois tratamentos de estresse hídrico (TH), chamados de: com estresse hídrico moderado (CE) e sem estresse hídrico (SE). O tratamento CE correspondeu a um potencial hídrico da folha, mensurado entre 4:30 e 06:00 h, de -500 a -700 kPa. O tratamento SE correspondeu a plantas bem irrigadas (solo mantido à capacidade de campo e potencial hídrico foliar de -300 kPa. Ao final do experimento (30+120 dias), avaliou-se as taxas de fotossíntese máxima (A_{\max}) e potencial (A_{pot}), condutância estomática (g_s), velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax25}), a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max25}), a relação

F_v/F_m , a densidade estomática e o comprimento das células-guarda. Em geral, as taxas de A_{\max} foram maiores nos tratamentos à luz solar plena do que no ambiente sombreado para *B. excelsa* e *S. macrophylla*. No estresse hídrico moderado, a taxa média de A_{\max} foi maior em *C. guianensis* e em *S. macrophylla* do que em *B. excelsa* e *H. courbaril*. As taxas médias de $V_{\text{cmax}25}$ e $J_{\text{max}25}$ foram maiores em *C. guianensis* e em *H. courbaril*. A exposição das mudas à luz solar plena e ao estresse hídrico moderado entre as espécies causou uma diminuição repentina na relação F_v/F_m , com posterior aumento de F_v/F_m , ocasionando assim uma fotoinibição dinâmica.

PALAVRA-CHAVES: variáveis fisiológicas, relação F_v/F_m , espécies florestais, áreas degradadas

Gas exchange and chlorophyll fluorescence in seedlings of Amazonian tree species subjected to different times of pre-acclimation to full sunlight levels and water regime

ABSTRACT

Light and water are important factors that affect photosynthetic processes, growth and development of seedlings of tropical trees. The aim was to evaluate the physiological changes that occur in seedlings of *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* and *Hymenaea courbaril* in response to pre-acclimation to full sunlight levels and water regimes. We used six independent treatments of pre-acclimation to full sunlight (TPS), which were: 0, 90, 180, 360, 540 and 720 min for 30 days. After the 30-day-pre-acclimation period, all plants were exposed to full sunlight for 120 days during the whole day, except for TPS of 0 min, which corresponded to plants kept constantly under shading (in a greenhouse) until the end of the experiment. Each TPS was submitted from the beginning to the end of the experiment at two water regimes: with moderate water stress (CE) and without water stress (SE). The CE treatment corresponded to a leaf water potential, measured between 4:30 and 06:00, of -500 to -700 kPa. Treatment SE corresponded to well-watered plants (soil maintained at field capacity and leaf water potential of -300 kPa). At the end the experimental period (30+120 days) there were assessed maximum and (A_{\max}) and potential photosynthesis (A_{pot}), stomatal conductance (g_s), maximum carboxylation velocity of Rubisco ($V_{\text{cmax}25}$), the maximum rate of electron transport ($J_{\text{max}25}$), the F_v/F_m ratio. Overall, for *B. excelsa* e *S. macrophylla*, A_{\max} values were higher under outdoor conditions (TPS > 0) than under shading (TPS = 0). Regarding the effect of moderate water stress, mean A_{\max} was higher in *C. guianensis* and *S. macrophylla* than in *B. excelsa* and *H.*

courbaril. Mean values of $V_{\text{cmax}25}$ and $J_{\text{max}25}$ and were higher in *C. guianensis* and *H. courbaril* than in the others. Exposure of seedlings to full sunlight and moderate water stress caused a sudden decrease in the F_v/F_m ratio, with progressively increased over time as the leaves recovered from photoinhibition.

KEYWORDS: physiological parameters, F_v/F_m ratio, forest species, Amazonia degraded areas

I.A. INTRODUÇÃO

Na floresta, espécies de dossel passam por diferentes condições de luminosidade até a maturidade. A aclimação às mudanças na disponibilidade de luz está diretamente relacionada à maximização do ganho total de carbono na planta em resposta as mudanças de ambiente, de modo que a plasticidade fotossintética e a aclimação à luz intensa são importantes características ecofisiológicas (Athanasiou *et al.* 2010). O ajuste funcional decorre de mudanças nas propriedades fotossintéticas da folha envolvendo alterações fisiológicas e morfológicas (Oguchi *et al.* 2005) e mudanças na arquitetura da planta (Walters 2005; Krause *et al.* 2012). Durante o processo das trocas gasosas, a planta libera água na forma de vapor via transpiração ao mesmo tempo em que absorve dióxido de carbono durante a fotossíntese, desse modo, a eficiência no uso da água (relação A/E) está relacionada tanto ao funcionamento dos estômatos como ao acúmulo de proteínas foliares envolvidas na fotossíntese (Farquhar e Sharkey 1982; Hikosaka 2004). A aclimação ao estresse hídrico envolve o acúmulo de compostos osmoticamente compatíveis, via a osmorregulação (Ackerson e Hebert 1981), tendo-se observado que a exposição repetida ao estresse hídrico diminui o efeito da escassez de água na fotossíntese, ou seja, favorece o processo de aclimação da planta à baixa disponibilidade de água (Matthews e Boyer 1984). Isso possivelmente ocorre porque a aclimação ao estresse hídrico aumenta a resistência do fotossistema II às altas temperaturas (Valladares e Pearcy 1997) comumente associadas ao estresse hídrico. Em mudas aclimatadas à sombra, a exposição súbita a luz solar plena causa fotoinibição da fotossíntese e em casos extremos danos irreversível ao tecido foliar (Kursar e Coley 1999, Walters 2005). O aparato fotossintético da planta é altamente sensível às alterações na quantidade e qualidade da luz (Murchie *et al.* 1997). O grau de fotoinibição pode

ser determinado pela diminuição dos valores da relação F_v/F_m (eficiência quântica máxima do fotossistema II). Adicionalmente, danos causados pela alta temperatura no fotossistema II (FSII) podem ser inferidos a partir da medição do valor da fluorescência inicial (Kitao *et al.* 2000). Dependendo do tempo que uma planta leva para se recuperar a fotoinibição pode ser dinâmica (recuperação do estresse radiativo durante a noite) ou crônica, a planta leva mais de um dia para se recuperar do estresse fotoinibitório em condições de baixa luminosidade (Castro *et al.* 1995). Além disso, a velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) e a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) são importantes variáveis para descrever as características fotossintéticas de uma planta. Compreender como V_{cmax} e J_{max} variam entre as espécies ou são afetadas pelas condições ambientais são importantes variáveis que visam descrever o ganho de carbono diário e a taxa de fotossíntese (Wullschleger 1993). O aumento da ocorrência estomática em folhas expostas a elevada luminosidade pode ser um mecanismo importante de adaptação a condições mais áridas, já que a frequência de estômatos está associada à condutância estomática (Wiebel *et al.* 1994; Boeger e Wisniewski 2002; Pearce *et al.* 2006). A densidade estomática varia de 15 a 50 mm^{-2} em plantas suculentas (plantas CAM) a 200-600 mm^{-2} em árvores tropicais (plantas C_3), e o comprimento do poro varia de 10 μm em plantas suculentas a 10-25 μm em árvores tropicais (Larcher 2006). O objetivo deste trabalho foi estudar as trocas gasosas e a fluorescência da clorofila *a* em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* submetidas a tempos de pré-aclimação à luz solar plena e a diferentes níveis de regime hídrico, partindo-se da premissa que o processo de aclimação pode ser estimulado quando a planta é submetida gradativamente a fatores de estresses ambientais.

I.B. MATERIAL E MÉTODOS

I.B.1. Local do experimento e espécies estudadas

O experimento foi realizado em uma área de campo aberto (pleno sol) localizado no campus V8 do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) em Manaus-AM (03° 05'30"S, 59° 59'35"W). A cidade de Manaus apresenta características de clima equatorial úmido, com temperatura média de 27 °C, variando de 23 °C a 32 °C, precipitação anual de 2260 mm (média 1961- 1990, Inmet, 2010) e umidade relativa de 83% (Inmet, 2010). Foram utilizadas mudas de quatro espécies florestais: castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa*), mogno (*Swietenia macrophylla*), andiroba (*Carapa guianensis*) e jatobá (*Hymenaea courbaril*). O experimento iniciou-se em junho de 2010 com término em dezembro do mesmo ano. Devido à diferença na velocidade de crescimento das espécies, as sementes foram colocadas para germinar em épocas diferentes de modo a obter-se uniformidade no tamanho das mudas (altura) por ocasião do início do experimento.

As mudas de *B. excelsa* são oriundas de sementes coletadas de árvores matrizes localizadas na fazenda Aruanã, situada na rodovia AM-010, a cerca de 200 km de Manaus. As sementes foram colocadas para germinar em outubro de 2009, em bandejas de plástico, contendo como substrato areia e vermiculita. Em janeiro de 2010 foi realizada a repicagem para os sacos plásticos de polietileno de 10 kg contendo como substrato mistura de terra (60%), matéria orgânica (30%) e húmus (10%), sendo adicionado um fertilizante de liberação lenta (Basacote ®) contendo macro e micronutrientes (16% de N, na forma nítrica/amoniacoal; 8% de P na forma de anidrido fosfórico; 12% de K na forma de óxido de potássio; 2% de óxido de magnésio e 12% de anidrido sulfúrico). As sementes de *S. macrophylla* e *C. guianensis* são oriundas de árvores

matrizes localizadas no INPA - (campus V8) em Manaus. As sementes foram colocadas para germinar em março de 2010 em bandejas de plásticos contendo areia e vermiculita. Aos 20 dias após a semeadura, realizou-se a repicagem para os sacos plásticos de polietileno (10 kg) contendo substrato conforme descrito anteriormente. As sementes de *H. courbaril* foram coletadas de plantas matrizes provenientes da Estação Experimental de Fruticultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada na rodovia BR-174, km 38, a cerca de 60 km ao norte de Manaus. A semeadura ocorreu em janeiro de 2010 em bandejas de plástico com areia e vermiculita. Após 20 dias foi realizada a repicagem para sacos plásticos de polietileno (10 kg) contendo substrato conforme descrito anteriormente. Todas as mudas das espécies foram mantidas sob baixa luminosidade ($0,8 \text{ mol m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) na casa de vegetação até o início do experimento.

I.B.2. Determinação dos tratamentos de pré-aclimação à luz solar plena e aos tratamentos hídricos

As mudas das espécies após a repicagem foram mantidas com teor de água próximo a capacidade de campo (CC), quando, então foi realizada a divisão das mudas para os tratamentos independentes de pré-aclimação à luz solar plena (TPS) e para os diferentes tratamentos hídricos (TH). Foram usados seis tratamentos independentes de TPS, sendo estes de 0, 90 (11:15-12:45h), 180 (10:30-13:30h), 360 (09:00-15:00h), 540 (07:30-16:30h) e 720 min (06:00-18:00h) durante 30 dias. Após o período de 30 dias, os TPS ficaram expostos à luz solar plena por mais 120 dias durante o dia todo, com exceção de TPS = 0 min, que correspondeu a plantas mantidas constantemente em casa de vegetação.

Cada tratamento de TPS foi submetido desde o início (30 dias) até o final do experimento (120 dias) a dois tratamentos hídricos (TH): solo bem úmido (capacidade de campo de -300 kPa) chamado de sem estresse hídrico (SE) e solo moderadamente seco (aproximadamente de -500 a -700 kPa) chamado de com estresse hídrico (CE). Durante o experimento, o potencial hídrico da folha foi determinado utilizando-se sensores psicrométricos (L51A, Wescor, EUA), um método não destrutivo. Antes de iniciar o experimento, os sensores foram fixados à folha, a fim de se obter um valor estável. Após a aferição do potencial hídrico foi adicionada ao substrato água por capilaridade até atingir na folha o potencial hídrico desejado. Para evitar que a água da chuva alterasse o tratamento CE, a superfície dos sacos foi revestida com um plástico branco. As plantas dos tratamentos SE foram irrigadas diariamente para manter o solo na capacidade de campo. Para homogeneizar as condições experimentais, utilizou-se o plástico branco no tratamento SE. As mudas usadas no experimento estavam em bom estado fitossanitário.

I.B.3. Variáveis ambientais

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura (T) e umidade relativa do ar (UR) de ambos os ambientes (pleno sol e casa de vegetação) foram medidas utilizando de sensores específicos (Li-191SA, Li-Cor, NE, USA e Humitter 50Y Vaisala, Oyj, Finland) conectados a um datalogger (Li-1400 Li-Cor). Os dados foram coletados em intervalos de 15 minutos durante todo o experimento.

I.B.4. Parâmetros fisiológicos

No final do período do experimento (120 dias) foram realizadas as medidas das trocas gasosas; taxa de fotossíntese máxima (A_{\max}) e potencial (A_{pot}), a condutância estomática (g_s), a

eficiência no uso da água (EUA), a velocidade máxima de carboxilação da Rubisco ($V_{\text{cmax}25}$) e a taxa máxima de transporte de elétrons ($J_{\text{max}25}$). As medições de trocas gasosas foram coletadas utilizando um medidor de fotossíntese (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA) em cinco plantas e duas folhas por planta completamente expandidas da parte superior da planta. Os dados foram coletados entre 8:00-15:00h. As taxas de trocas gasosas foram determinadas em temperatura ambiente ($27 \pm 1^\circ\text{C}$), UR de $70 \pm 2\%$. A_{max} foi determinada com intensidade de luz saturante ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e $[\text{CO}_2]$ de $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$; a fotossíntese potencial com $[\text{CO}_2]$ de $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e intensidade de luz de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A EUA foi obtida pela relação A/E. As taxas de V_{cmax} e J_{max} foram determinadas conforme descrito por Farquhar *et al.* (1980), utilizando os parâmetros de Bernacchi *et al.* (2001):

$$P_c = [V_{\text{cmax}} (C_i - \Gamma^*)] / [C_i + K_c(1 + O/K_o)];$$

$$P_j = [J_{\text{max}} (C_i - \Gamma^*)] / ([4C_i + 8\Gamma^*]);$$

Onde: P_c e P_j significam a taxa de fotossíntese limitada pela atividade da Rubisco e pelo transporte de elétrons, respectivamente; Γ^* representa o ponto de compensação de CO_2 na ausência de luz; O , a concentração de oxigênio em cloroplastos; K_c ($404,9 \mu\text{mol mol}^{-1}$, a 25°C) e K_o ($278,4 \mu\text{mol mol}^{-1}$, a 25°C) representam a constante Michaelis-Mentem da Rubisco para CO_2 e O_2 , respectivamente. Os valores de V_{cmax} e J_{max} foram determinados com temperatura ambiente ($\sim 28^\circ\text{C}$) e normalizados a 25°C , conforme descrito por Medlyn *et al.* (1999), obtendo-se assim os valores de $V_{\text{cmax}25}$ e $J_{\text{max}25}$.

I.B.5. Teor relativo de clorofila e da área foliar específica

O conteúdo relativo de clorofila (SPAD) foi determinado usando o clorofilômetro (SPAD-502, Minolta, Japan), tirando a média de seis pontos de cada lado da folha, obtendo-se assim,

uma média com valor fixo. Para a área foliar específica (AFE) foi utilizado um integrador de área foliar (LI-3050, Li-Cor). Para determinar a massa foliar, as folhas foram colocadas para secar em estufa com circulação forçada de ar, a 72°C até massa constante.

I.B.6. Fluorescência da clorofila *a* (relação F_v/F_m)

A fluorescência da clorofila *a* (relação F_v/F_m) foi determinada em duas folhas por planta de cada tratamento por meio de um analisador da eficiência da planta (PEA, MK2 – 9600 – Hansatech, UK). Antes de efetuar a medição, a folha foi aclimatada à escuridão por 20 min. Posteriormente, em uma área de 4 mm de diâmetro foi aplicado um pulso de luz de 3000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. A relação F_v/F_m foi medida através do cálculo $(F_m - F_0)/F_m$, onde F_m e F_0 representam fluorescência máxima (F_m) e inicial (F_0) respectivamente. F_m foi obtida quando a folha estava mantida no escuro durante o tempo para a oxidação das quinonas (Björkman e Demmig 1987). F_0 é a intensidade de fluorescência quando todos os centros de reação do FS II estão abertos. Os dados de F_v/F_m foram coletados pela manhã (06:00-07:00h) desde o início até o final do experimento, sendo que nos primeiros 30 dias foram coletados todos os dias. Após esse período as medições foram realizadas duas vezes por semana até o final do experimento.

I.B.7. Densidade estomática e do comprimento das células-guarda

Para a determinação da densidade estomática (DE) e do comprimento da célula-guarda (CG) foram utilizadas duas folhas de cada cinco muda para cada espécie estudada. Foram retiradas impressões utilizando-se esmalte incolor. As impressões foram retiradas da região central da folha com fita adesiva transparente, evitando-se a nervura central, em seguida as

impressões foram colocadas numa lâmina onde foi feita a contagem usando microscópio ótico (Leica DM500, Alemanha), com a objetiva de 40x. Em cada lâmina foram contados quatro campos, dois campos para cada lado da nervura central da folha. Após a contagem foi medido o comprimento de quatro células-guarda por folha, escolhidos ao acaso utilizando uma objetiva de 100x. Para o cálculo da área de contagem e mensuração do tamanho dos estômatos foi utilizada uma lâmina, contendo uma escala graduada em micrômetros (precisão de um micrômetro). A DE e a CG foram determinados ao final do experimento.

I.B.8. Análise estatística

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado. Os tratamentos foram organizados em um arranjo fatorial 4x6x2 (Espécie, TPS e TH) com cinco repetições, e duas folhas por planta. Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA). O efeito dos tratamentos de TPS nas variáveis estudadas foi feito mediante análise de regressão. O programa Sigma Plot 11.0 (Systat Software, Inc, USA) foi utilizado nas análises estatísticas.

I.C. RESULTADOS

I.C.1. Condições ambientais durante o experimento

Durante o período de estudo a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) variou de 13 a 24 mol m⁻² dia⁻¹ (Figura 1) no ambiente a pleno sol. Na casa-de-vegetação a RFA foi em média 0,8 mol m⁻² dia⁻¹. Quanto à temperatura e umidade do ar os valores foram similares em ambos os ambientes com média de 27 °C e 80% respectivamente (Figura 1).

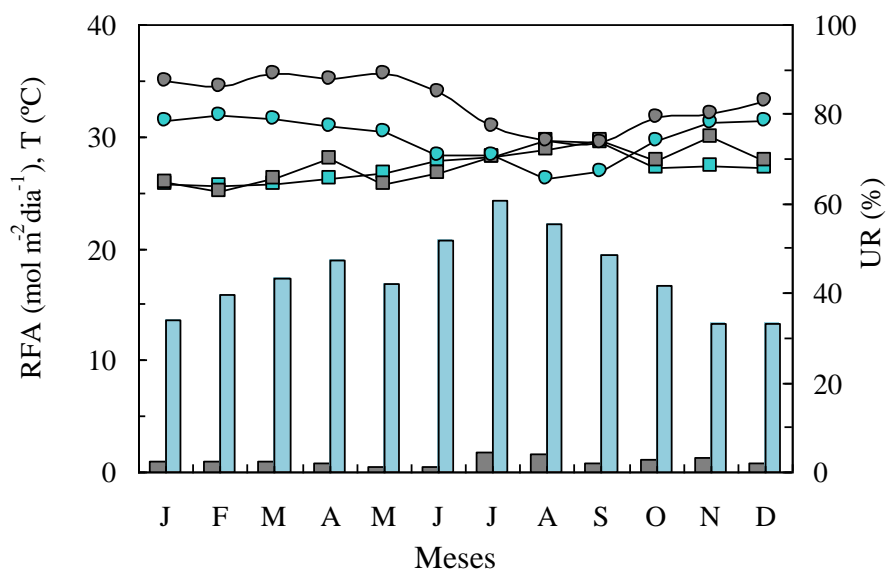


Figura 1. Média mensal da radiação fotossinteticamente ativa (RFA, barra), temperatura (T °C, quadrados) e umidade relativa (UR%, círculos) registrada durante o experimento a pleno sol e na casa de vegetação. Barras e símbolos em azul e cinza indicam os valores obtidos a pleno sol e na casa de vegetação, respectivamente.

I.C.2. Teor relativo de clorofila e área foliar específica

O teor de clorofila e a área foliar específica (AFE) foram influenciados pelas espécies, tempos de pré-aclimação (TPS), e nos tratamentos hídricos (TH) (Tabela 1A-Anexo). Houve interações entre as espécies e TPS, TPS e TH para valores de SPAD e AFE, com exceção para TPS E TH para AFE (Tabela 1A). O teor relativo de clorofila foi mais alto em todas as espécies estudadas sob baixa intensidade de luz (TPS = 0) com diferença entre os níveis de regimes hídricos (Figura 2). Em TPS = 0, as mudas de *C. guianensis* tiveram os maiores valores de clorofila (Figura 2C). No geral, as médias do teor de clorofila foram similares nas quatro espécies estudadas. As médias dos valores da AFE foram semelhantes para os TPS assim como para os TH em todas as espécies estudadas, porém, em *H. courbaril* os maiores valores foram

encontrados nas mudas SE (Figura 3D). Em *S. macrophylla* no TPS = 0 os valores foram maiores ($38,4 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ SE e $36,8 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ CE) do que em *C. guianensis* ($21,6 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ SE e $19,0 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ CE), *H. courbaril* ($20,3 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ SE e $20,4 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ CE) e *B. excelsa* ($19,4 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ SE e $16,5 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ CE) (Figura 3). No TPS de 720 min com estresse hídrico, *H. courbaril* não teve os valores determinados (ND), uma vez que houve 100% de mortalidade nas mudas dessa espécie.

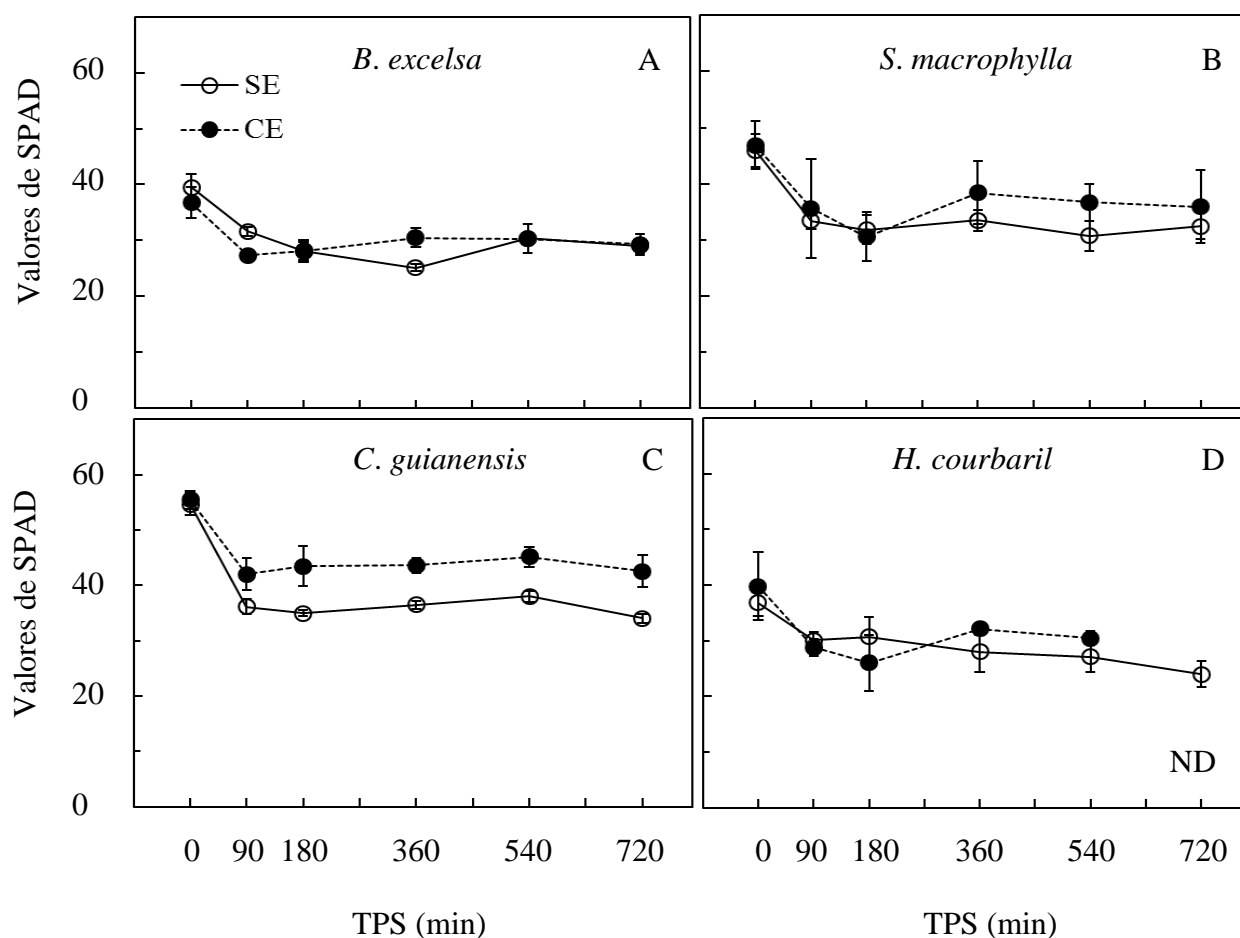


Figura 2. Conteúdo relativo de clorofila (valores de SPAD) em resposta a tempos de pré-aclimatação a luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores de clorofila não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada barra indica a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P.).

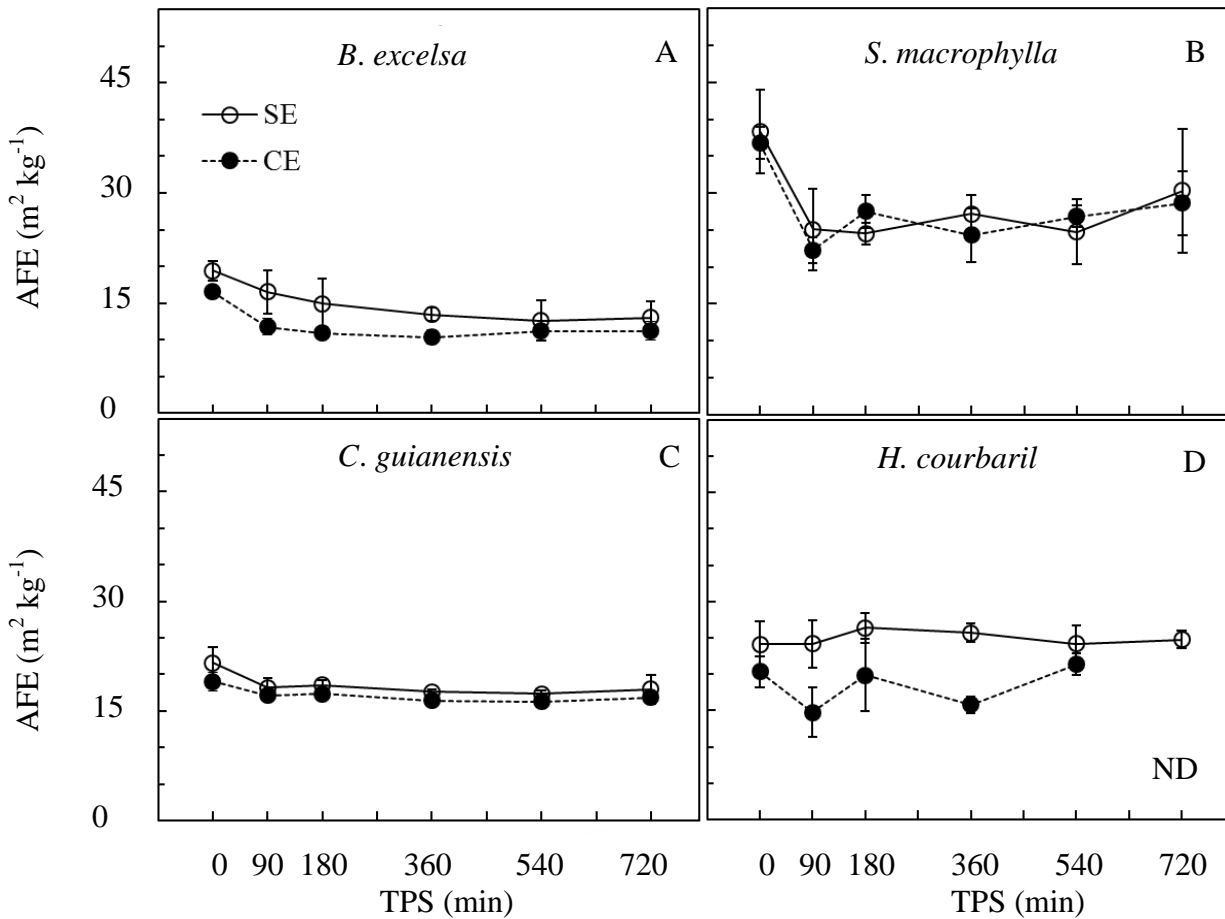


Figura 3. Área foliar específica (AFE) em resposta a tempos de pré-aclimatação a luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada barra indica a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

I.C.3. Trocas gasosas

Houve diferença significativa ($p \leq 0,01$ Tabela 1A) entre as espécies, bem como entre os tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) no que se refere à fotossíntese máxima (A_{\max}). Como as interações para esses fatores foram significativas, são mostradas as taxas de fotossíntese

para as diferentes espécies e TPS. Os valores de A_{\max} em *B. excelsa* oscilaram de 3,7 a 7,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre os TPS, sendo a média de A_{\max} nas mudas sem estresse hídrico de 5,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e nas com estresse hídrico de 5,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Em TPS de 360 min SE, observou-se o menor valor de A_{\max} (4,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 4A). Os valores de TPS = 0 foram semelhantes em ambos os níveis hídricos. Em *S. macrophylla* observou-se os maiores valores de A_{\max} em condição de estresse hídrico, com exceção de TPS = 360 min. Para essa espécie no TPS de 90 min foi encontrado o maior valor de A_{\max} (8,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). As mudas do tratamento sem estresse hídrico permaneceram com pouca variação no decorrer do experimento, oscilando de 4,7 a 6,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 4B). *C. guianensis* teve pouca oscilação nos TPS e TH com média de 7,4 e 6,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente nos tratamentos CE e SE (Figura 4C). Em média os valores de A_{\max} foram mais elevados nas mudas CE. Em *H. courbaril* a maior média de A_{\max} foi encontrada nas mudas SE (6,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 4D). No TPS de 360 min, as mudas de *H. courbaril* CE tiveram a maior taxa de A_{\max} (7,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) contra 7,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas mudas SE (TPS = 90 min).

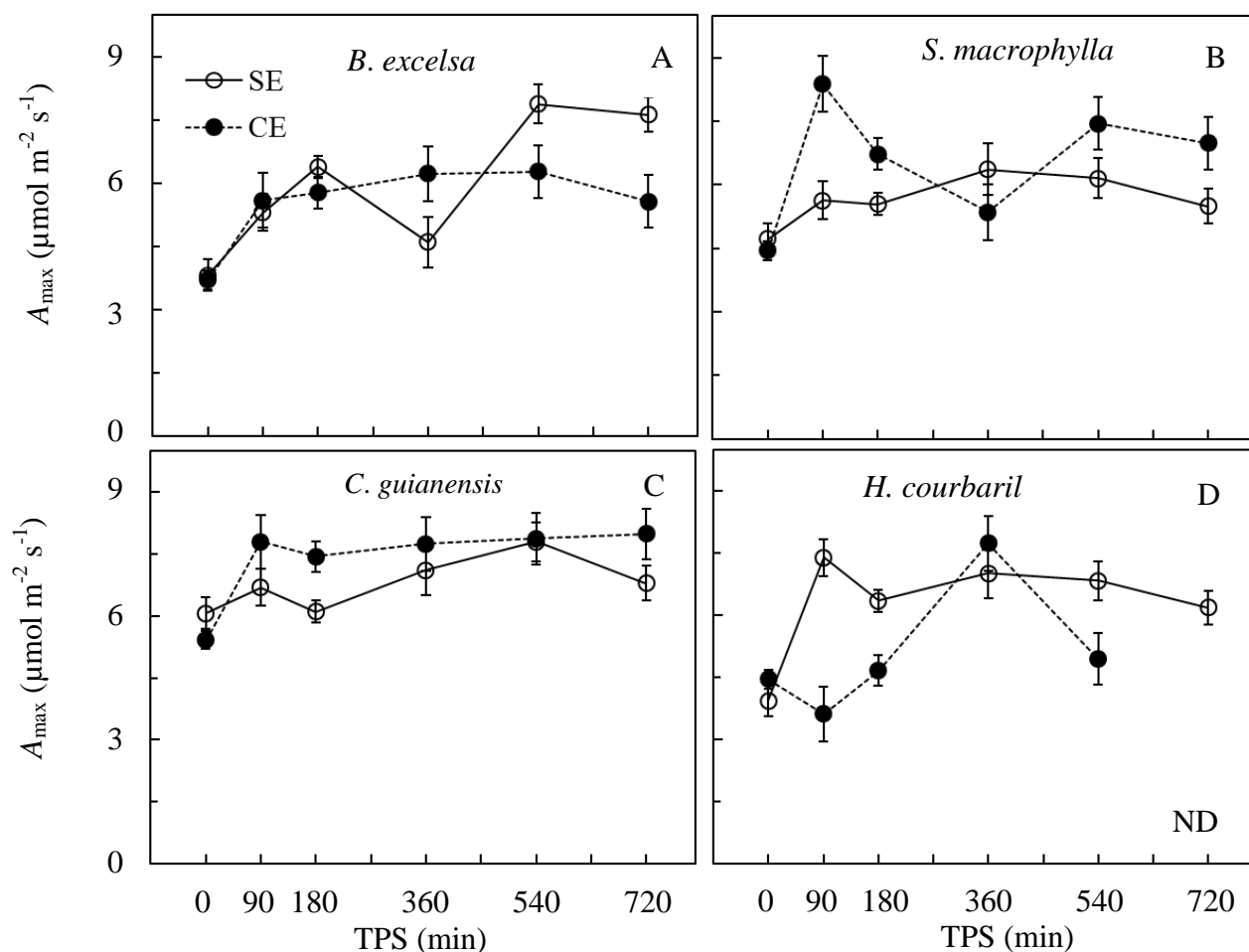


Figura 4. Fotossíntese máxima (A_{max}) em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

Houve diferença significativa ($p < 0,05$ Tabela 1A-Anexo) na condutância estomática (g_s) entre as espécies e nos TPS, assim como nos TH. Os valores de g_s entre as espécies oscilaram de 0,06 a 0,20 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 5). As menores médias foram encontradas em *B. excelsa* (0,09 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, CE) e *H. courbaril* (0,10 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, SE), por outro lado, *S. macrophylla* e *C. guianensis*

tiveram as maiores médias de g_s no tratamento CE (0,17 e 0,15 mol m⁻² s⁻¹, respectivamente) (Figura 5BC). Em *S. macrophylla*, houve um decréscimo em g_s (TPS = 360 min) em ambos os regimes hídricos, com aumento gradativo em TPS de 540 min e com posterior diminuição em 720 min (Figura 5B). No ambiente de pouca luminosidade (TPS = 0) observou-se os menores valores de g_s para as quatro espécies estudadas.

Para a eficiência no uso da água (EUA) observou-se que houve efeito entre as espécies, assim como nos TH (Tabela 1A-Anexo), o que demonstra que os efeitos dos TH diferiram entre as espécies. Os valores da EUA para *B. excelsa* foram similares entre os TPS, sendo maiores nas mudas sem estresse hídrico, com exceção para as mudas com pouca luminosidade (Figura 6A). Observou-se ainda que em TPS de 720 min, o valor encontrado foi maior (6,0 mmol (CO₂) mol (H₂O)) do que nos demais TPS. Em *S. macrophylla* a maior média (7,2 mmol (CO₂) mol (H₂O)), foi encontrada nas mudas bem irrigadas, assim como em *H. courbaril* (6,2 mmol (CO₂) mol (H₂O)) (Figura 6BD). *C. guianensis* apresentou a maior média da EUA nas mudas com deficiência hídrica, com valores oscilando de 3,5 a 6,8 mmol (CO₂) mol (H₂O) (Figura 6C).

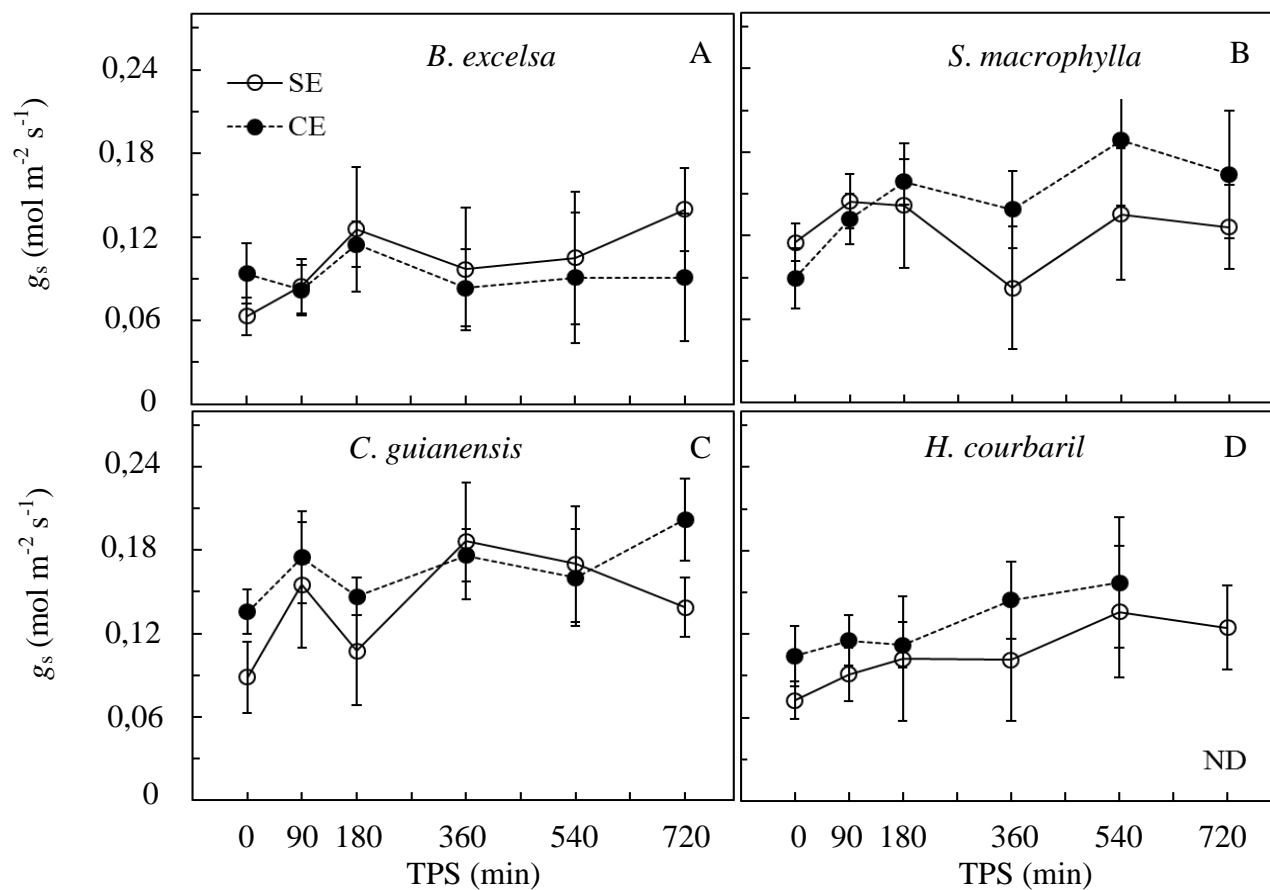


Figura 5. Condutância estomática (g_s) em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

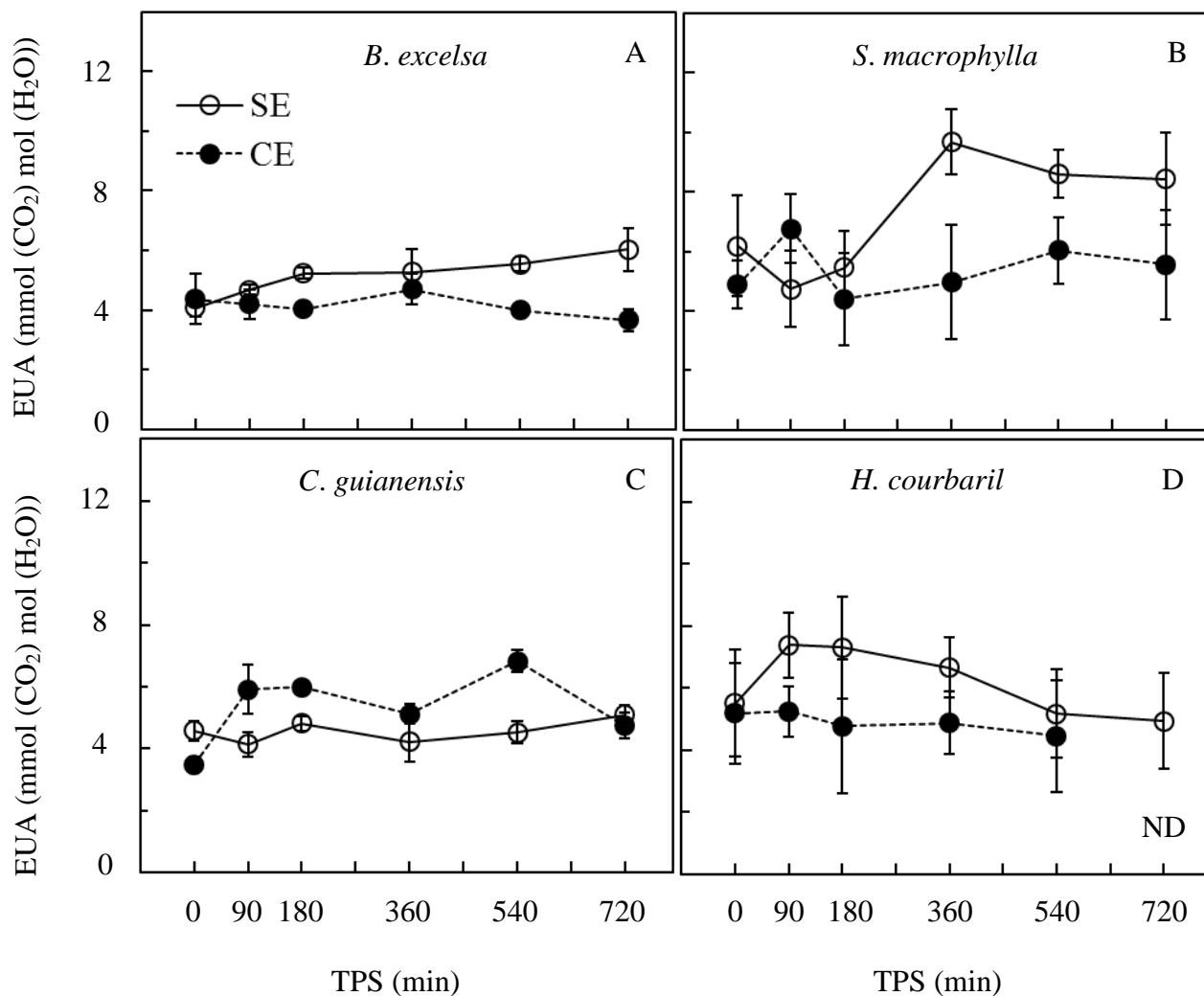


Figura 6. Eficiência no uso da água (EUA) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

I.C.4. Fotossíntese potencial, velocidade máxima de carboxilação da Rubisco e taxa máxima de transporte de elétrons

A taxa de fotossíntese potencial (A_{pot}) diferiu entre espécies, assim como entre os tratamentos de pré-aclimatação à luz solar plena ($p < 0,05$ Tabela 1A-Anexo). Em *B. excelsa* os valores de A_{pot} foram similares nos TPS, assim como nos tratamentos hídricos, com valores oscilando de 11,0 a 17,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 7A). Os menores valores foram observados em TPS = 0 em ambos os níveis hídricos. *S. macrophylla* teve os maiores valores de A_{pot} em TPS de 90 e 540 min no tratamento CE (16,5 e 15,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente) (Figura 7B). Já nas mudas SE os valores foram semelhantes entre os TPS, oscilando de 9,9 a 13,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nas mudas de *C. guianensis* os valores de A_{pot} foram similares nos TPS, oscilando de 12,4 a 17,3 e 12,0 a 17,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente nos tratamentos SE e CE (Figura 7C). Quanto a *H. courbaril* os valores entre os TPS SE oscilaram de 14,1 a 19,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e para os TPS CE os valores foram de 12,0 a 17,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 7D). Nas espécies estudadas com exceção de *H. courbaril* a relação A_{pot} apresenta sempre tendência de aumento com os TPS.

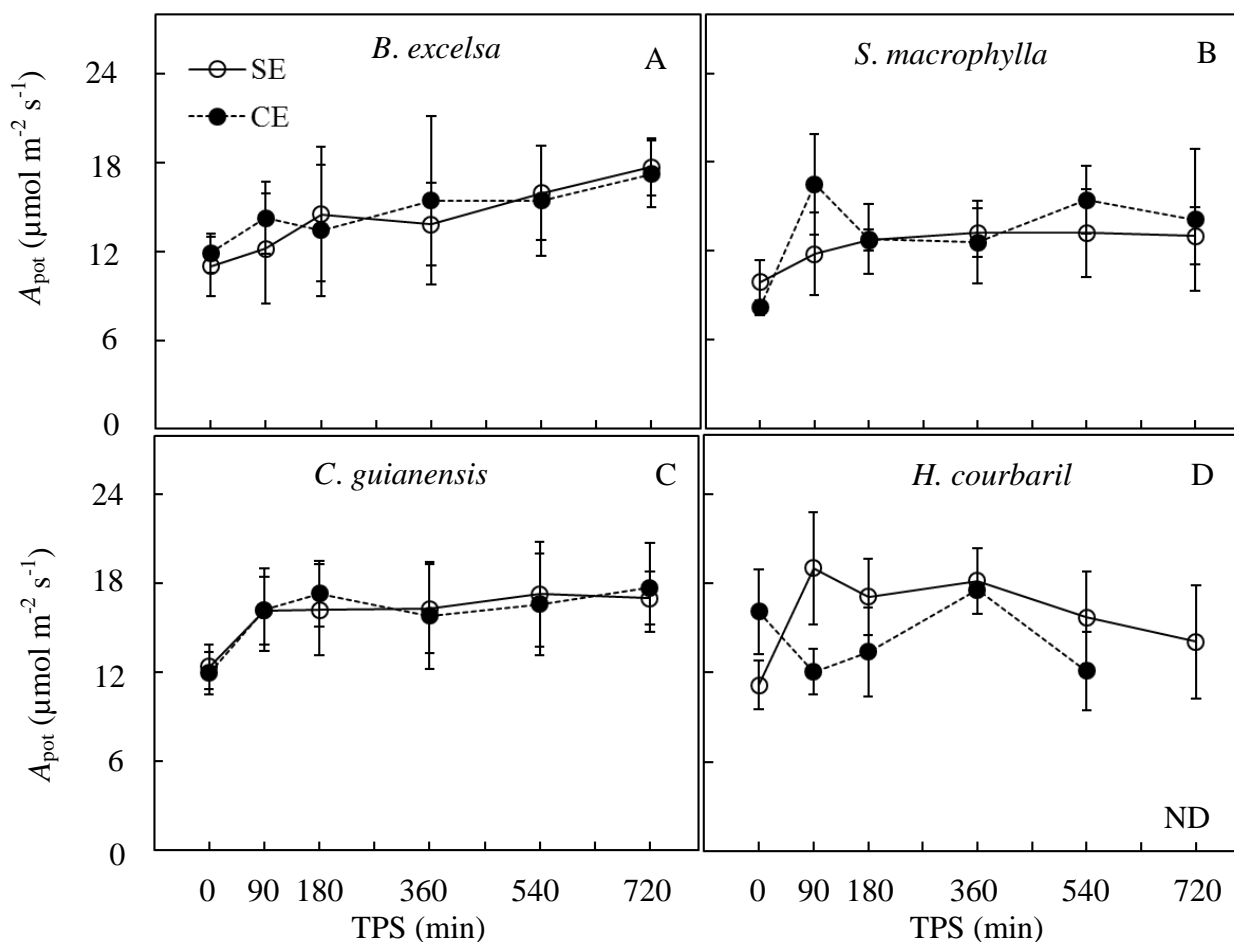


Figura 7. Fotossíntese potencial (A_{pot}) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

A variação da velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax25}) e a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max25}) variaram entre as espécies, TPS e TH. V_{cmax25} foi maior em *C. guianensis* com média de $28,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, seguida por *H. courbaril* ($27,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), *B. excelsa* ($26,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e *S. macrophylla* ($26,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 8). Em *S. macrophylla*,

observou-se as maiores taxas de V_{cmax25} em TPS de 90 min, seguido por um decréscimo e estabilidade nos tempos seguintes de pré-aclimatação a luz solar plena (Figura 8B). Já *C. guianensis* manteve-se constante e com pouca oscilação ao longo dos TPS, assim como nos tratamentos hídricos (Figura 8C). Em *H. courbaril*, os valores de V_{cmax25} foram maiores no tratamento irrigado do que no com estresse hídrico, e conforme aumento do TPS os valores diminuíram, chegando a $24,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aos 720 min (Figura 8D). Em TPS = 0, os valores de V_{cmax25} oscilaram de $15,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*B. excelsa*) a $21,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*H. courbaril*) (Figura 8). Em relação ao J_{max25} , observou-se em ambos os tratamentos hídricos que os valores de *B. excelsa* foram maiores conforme o aumento dos tempos de pré-aclimatação a luz solar plena (Figura 9A). Os maiores valores foram encontrados nas mudas SE do que nas CE, com média de 62,2 e 56,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente. Os valores de J_{max25} para *S. macrophylla* foram similares nos TPS assim como nos TH, com média de $53,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (SE) e $56,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (CE) (Figura 9B). *C. guianensis* também teve os valores de J_{max25} similares nos TPS com a maior média no tratamento CE ($64,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) do que no SE ($61,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 9C). *H. courbaril*, apresentou os maiores valores de J_{max25} nos TPS sem estresse hídrico, oscilando de $48,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (TPS = 0 min) a $77,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (TPS = 90 min) (Figura 9D). Em geral, a maior média de J_{max25} foi encontrada em *H. courbaril* no tratamento SE ($65,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

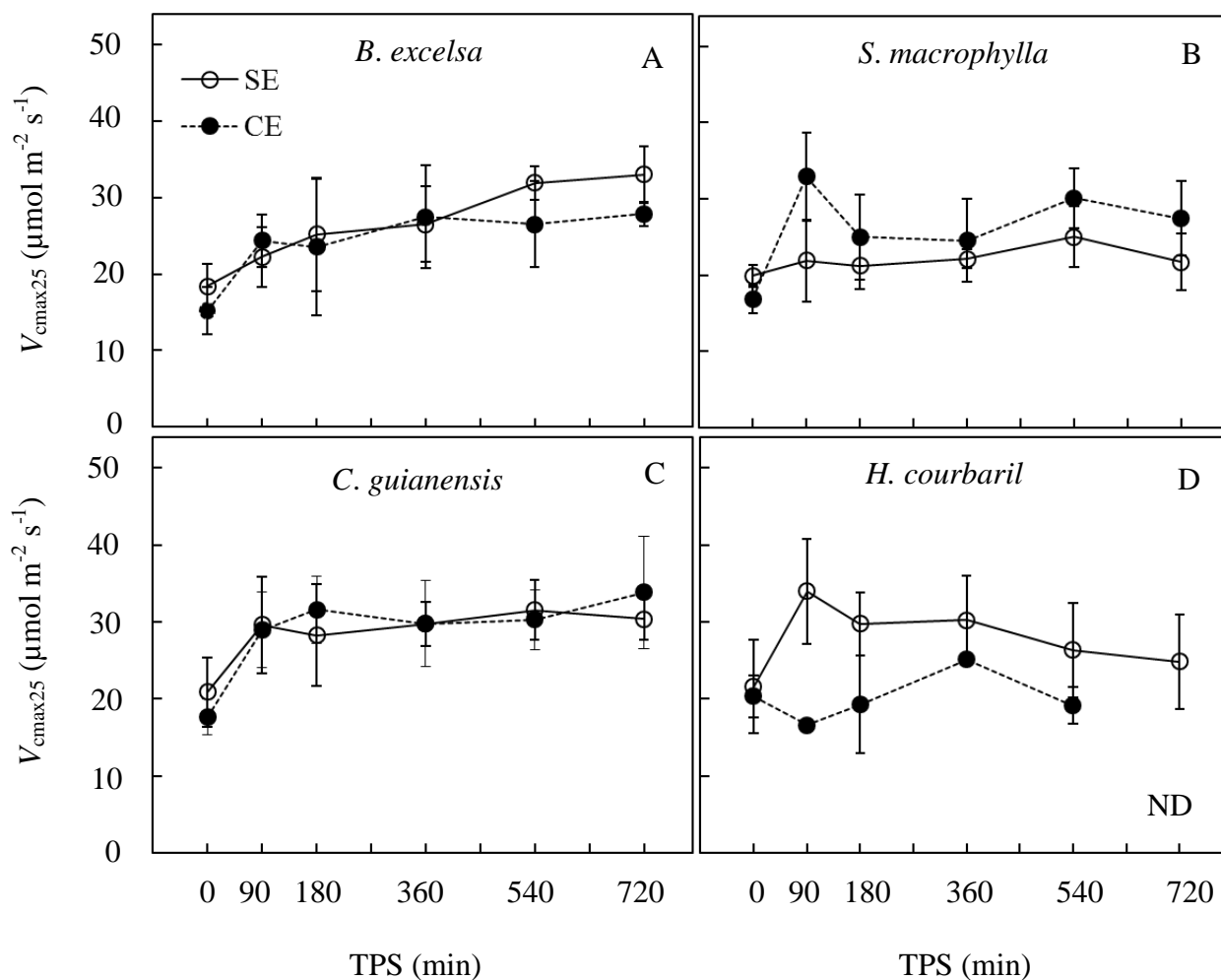


Figura 8. Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax25}) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

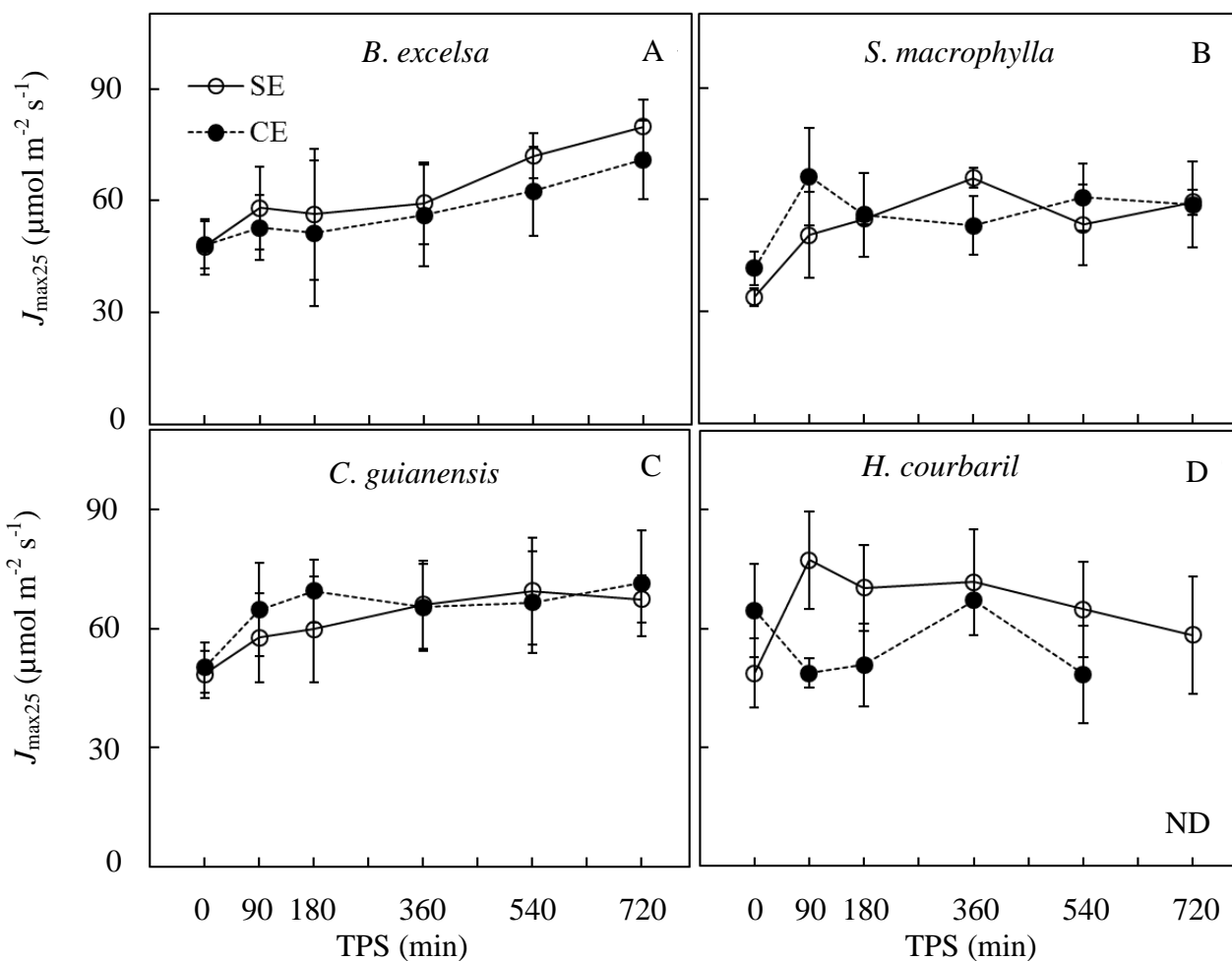


Figura 9. Taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max25}) em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

I.C.5. Relação F_v/F_m em *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*

Houve efeito dos tratamentos de pré-aclimatação à luz solar plena, assim como os tratamentos hídricos na relação F_v/F_m entre as espécies. Em geral, observou-se diminuição nos

valores da eficiência quântica do fotossistema II (relação F_v/F_m) nas primeiras semanas de exposição à luz solar plena. Em *B. excelsa*, houve uma diminuição nos primeiros quatro dias de exposição, sendo, mas acentuada nas plantas com estresse hídrico (CE) (Figura em destaque no gráfico 10-B) com decréscimo nos valores de F_v/F_m de 0,79 para 0,37 aos três dias após o início do período de aclimação, seguidos de recuperação gradual até atingir valores próximos ao controle (sombra) aproximadamente aos 40 dias. Mudanças de *S. macrophylla* SE sofreram redução em F_v/F_m de 0,78 para 0,59 aos nove dias, enquanto as mudas submetidas a restrição hídrica a diminuição de F_v/F_m foi de 0,48 aos três dias do início do experimento (Figura 10C-D) com posterior elevação até atingir os valores em torno de 0,78 a partir dos 30 dias para ambos regimes hídricos. Os valores do controle (sombra) mantiveram-se ao longo do experimento em torno de 0,8. A relação F_v/F_m nas mudas sem estresse hídrico de *C. guianensis* diminuiu de 0,79 para 0,57 aos três dias (Figura em destaque no gráfico 11-A). Já nas plantas com estresse hídrico os valores de F_v/F_m diminuíram de 0,79 para 0,51 aproximadamente aos dois dias após o início do experimento (Figura 11-B) com posterior aumento até chegar aos valores do controle aos 30 dias. A relação F_v/F_m em *H. courbaril* também diminuiu, sendo mais evidente nas mudas expostas ao estresse hídrico de 0,79 para 0,56 nos primeiros dias (Figura 11-D).

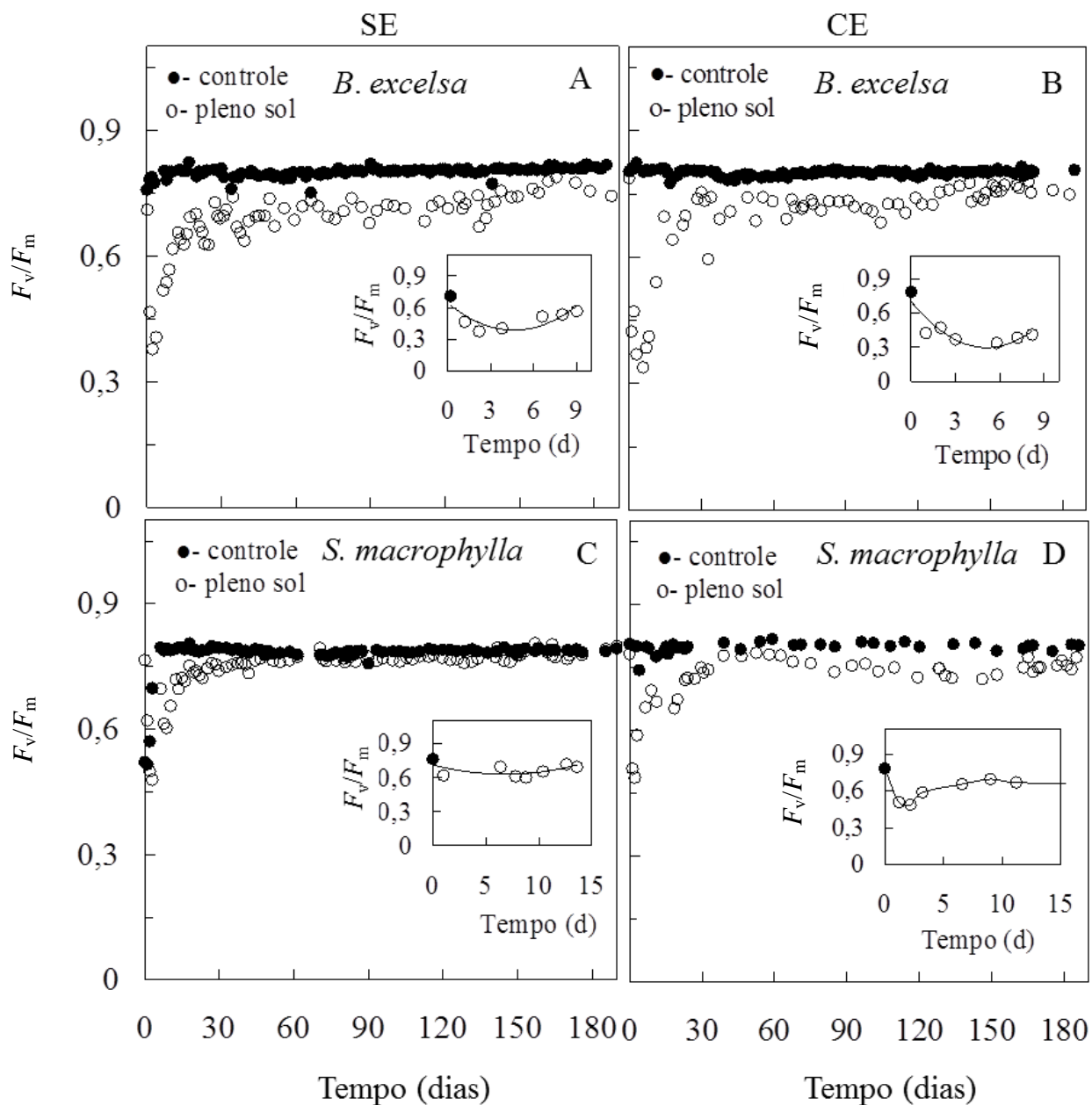


Figura 10. Efeito do tempo de exposição à luz solar plena na relação F_v/F_m em mudas de *B. excelsa* (A-B) e *S. macrophylla* (C-D). Círculos cheios (●) representam o controle e os círculos abertos (○) mostram os valores de F_v/F_m em mudas mantidas à luz solar plena. A sigla SE e CE indica as mudas sem estresse hídrico e com estresse hídrico moderado, respectivamente. Cada símbolo corresponde à média de cinco plantas e duas folhas por planta.

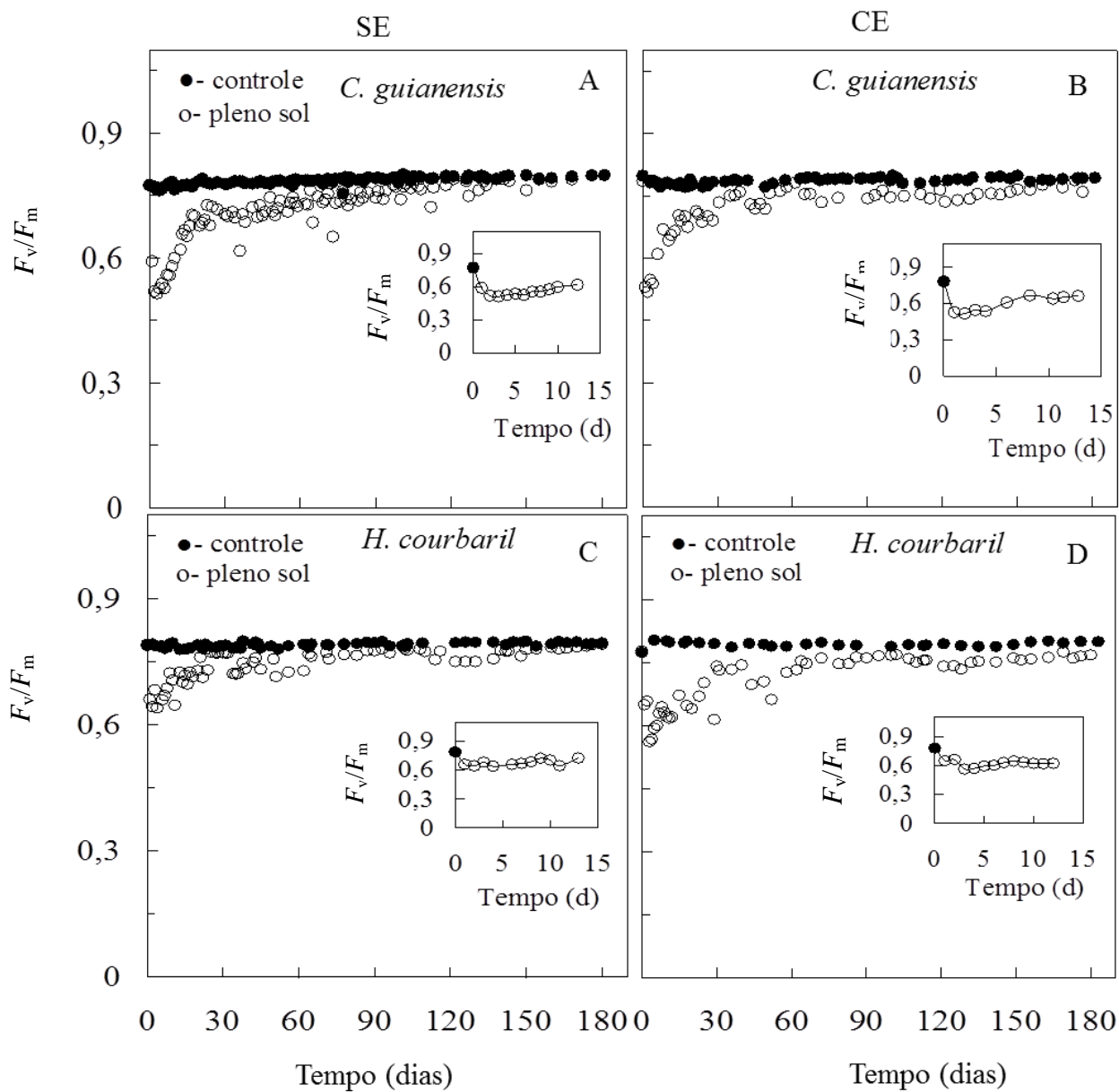


Figura 11. Efeito do tempo de exposição à luz solar plena na relação F_v/F_m em mudas de *C. guianensis* (A-B) e *H. courbaril* (C-D). Círculos cheios (●) representam o controle e os círculos abertos (○) mostram os valores de F_v/F_m em mudas mantidas à luz solar plena. A sigla SE e CE indica as mudas sem estresse hídrico e com estresse hídrico moderado, respectivamente. Cada símbolo corresponde à média de cinco plantas e duas folhas por planta.

I.C.6. Densidade estomática e comprimento das células-guarda

Houve diferença significativa na densidade estomática (DE) e no comprimento da célula-guarda (CG) ($p \leq 0,05$ Tabela 1A - Anexo) entre as espécies e entre os TPS, assim como nos TH. A densidade estomática em *S. macrophylla* e *C. guianensis* foi maior do que em *B. excelsa* e *H. courbaril*, independente do regime hídrico (Figura 12A). Por outro lado o comprimento da célula-guarda foi menor para essas espécies (Figura 12B). Os maiores valores da DE foram observados em *C. guianensis* sob TPS de 180 min sem deficiência hídrica foram de 806 mm^{-2} , seguida por *S. macrophylla* em TPS de 540 min (750 mm^{-2} , SE), *H. courbaril* e *B. excelsa* em TPS de 360 (512 – CE; 430 mm^{-2} – SE, respetivamente) (Figura 13). Em TPS = 0, todas as espécies apresentaram menor DE em relação aos outros tratamentos, com destaque para *H. courbaril* com média de 142 mm^{-2} (Figura 13B). Para o comprimento da célula-guarda, os valores encontrados nos TPS oscilaram de 19 a 27 μm (CE) e 20 a 26 μm (SE) para *H. courbaril*; 20 a 21, μm (SE) e 20 a 21 μm (CE) para *B. excelsa*; 16 a 19 μm (CE) e 16 a 21 (SE) para *C. guianensis* e de 15 a 17 μm (SE) e 15 a 16 μm (CE) para *S. macrophylla* (Figura 13, 14, 15). Em média *H. courbaril* foi a espécie com o maior comprimento da CG (21 μm) em condições de deficiência hídrica moderada (Figura 14).

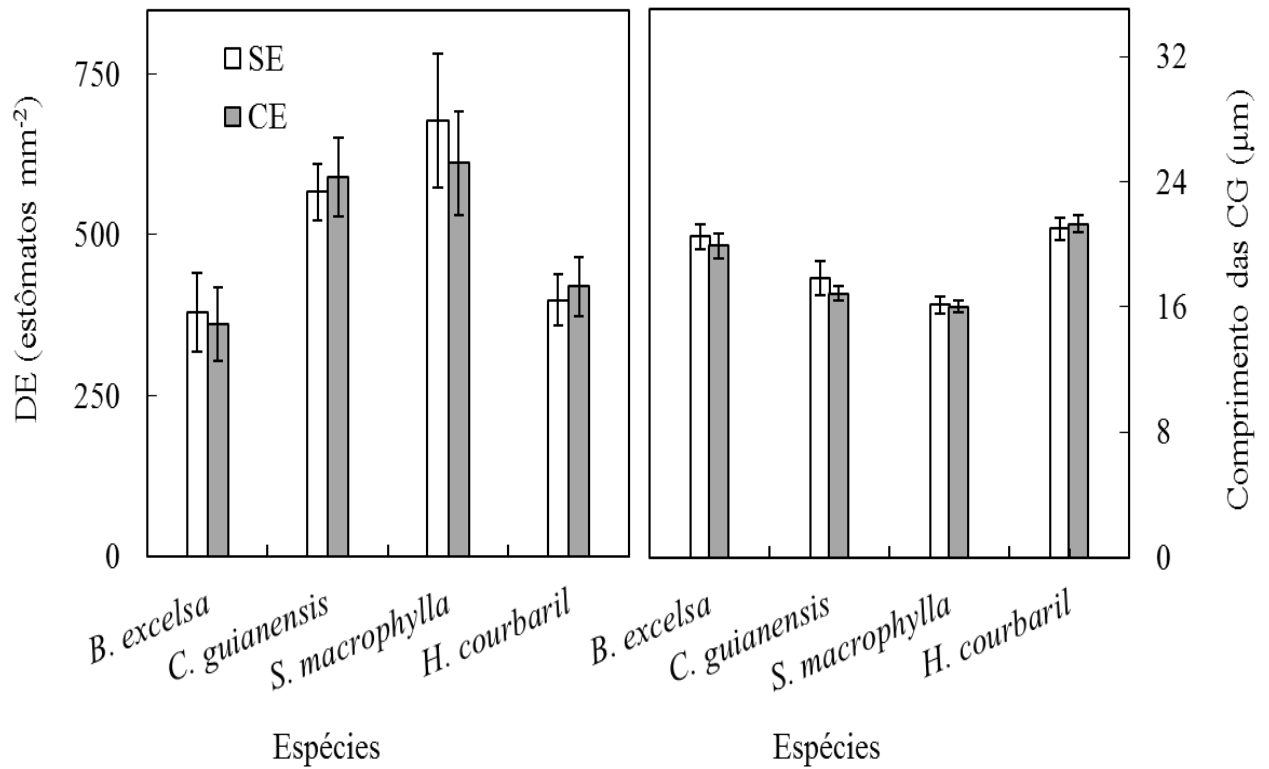


Figura 12. Densidade estomática (DE) (A) e comprimento das células-guarda (CG) (B) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em função do regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

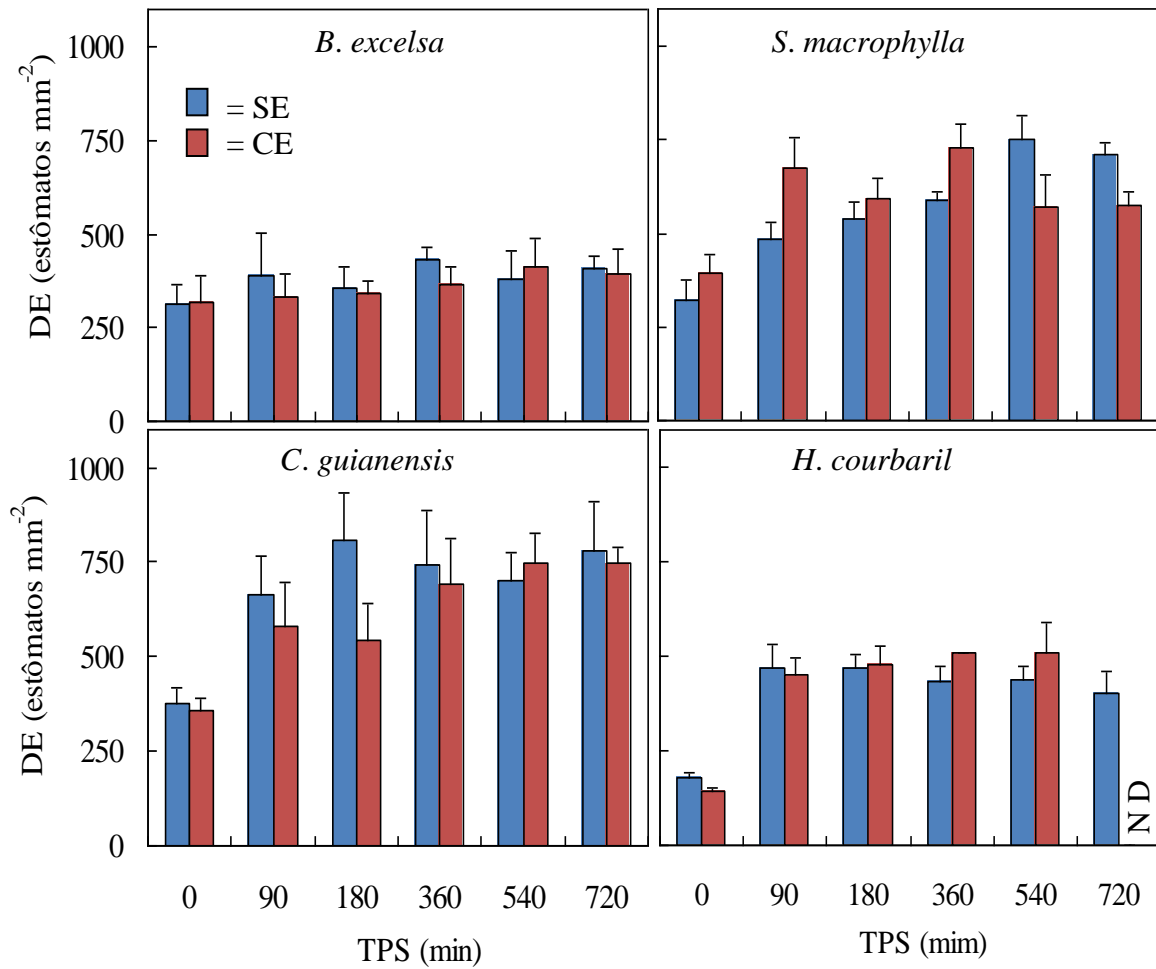


Figura 13. Densidade estomática (DE) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

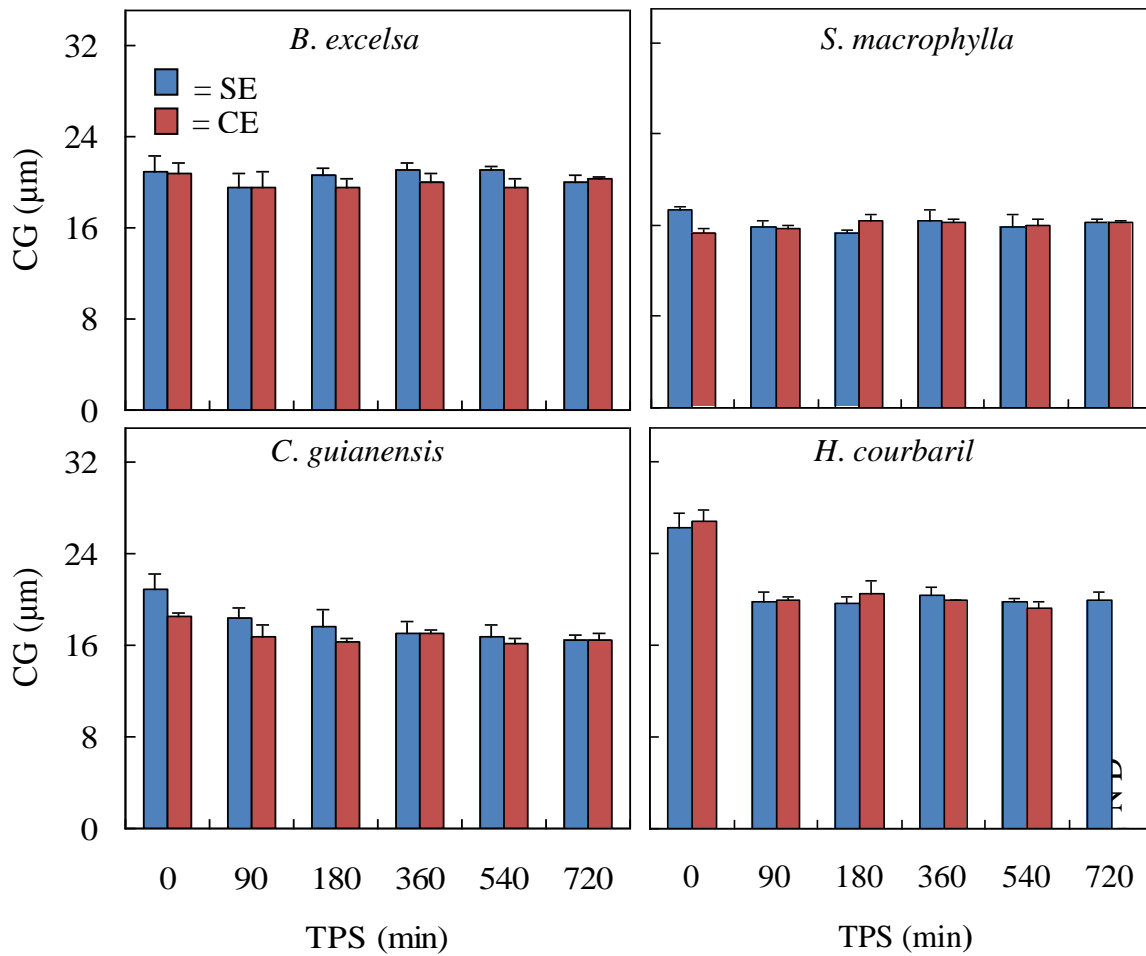


Figura 14. Comprimento das células-guarda (CG) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

I.D. DISCUSSÃO

I.D.1 Características ambientais durante o experimento

A intensidade de radiação solar observada no ambiente a pleno sol principalmente a partir de junho foi mais intensa na cidade de Manaus. Os valores das demais variáveis ambientais são similares aos relatados por outros autores para esta região da Amazônia Central (Dias 2009; Nascimento e Marengo 2010).

I.D.2. Teor relativo de clorofila e área foliar específica

Os valores mais altos de clorofila no ambiente de baixa luminosidade confirmam que plantas de sombra acumulam clorofila, a fim de aumentar a captura de luz (Lichtenthaler *et al.* 2007; Sarijeva *et al.* 2007). O maior teor de clorofila em mudas de *C. guianensis* a pleno sol sugere que a maior tensão de água no solo de alguma forma leve a melhor utilização dos nutrientes disponíveis para a construção de proteínas usadas na fotossíntese. Os resultados obtidos nesta pesquisa para os valores da AFE concordam com outros autores (Groninger *et al.* 1996; Lima-Junior 2005; Rego e Passamai 2006). A variação na AFE pode influenciar tanto nas taxas de fotossíntese como no crescimento da planta (Poorter e Bongers 2006). Vários estudos têm mostrado que a AFE tende a diminuir em plantas que crescem em ambientes abertos com alta luminosidade (Valladares e Niinemets 2008) ou no crescimento de plantas sob restrição hídrica (Cunningham *et al.* 1999; Westoby *et al.* 2002). A diminuição na área foliar pode ser considerada uma reação das plantas ao déficit hídrico (Taiz e Zeiger 2004). O fato de a área foliar ser maior

sob baixa luminosidade significa que a planta investe em maior superfície para a interceptação da luz (Niinemets e Fleck 2002). A diminuição de AFE em A_{\max} não foi observada em *B. excelsa*, em parte devido aos menores teores de clorofila observados nesta espécie. Diversos trabalhos têm mostrado correlação positiva entre a massa foliar específica (o inverso de AFE) e as taxas de fotossíntese (Niinemets 1999; Feng 2008) o que está associado a uma maior concentração de proteínas da fotossíntese em folhas mais espessas por unidade de área foliar (Hikosaka 2004).

I.D.3. Trocas gasosas

Os resultados obtidos na fotossíntese máxima (A_{\max}) demonstraram respostas diferentes quanto à pré-aclimatação à luz solar plena e à deficiência hídrica. Essas respostas podem estar relacionadas ao grupo sucessional de cada espécie. Geralmente, as espécies pioneiras respondem mais positivamente a vários tipos de estresses ambientais do que as espécies clímax (Silvestrine 2007; Azevedo 2009). Neste estudo os resultados encontrados de A_{\max} em *C. guianensis* e *S. macrophylla* foram elevados sob a exposição ao TPS e ao tratamento CE. Em *B. excelsa* e *H. courbaril* foi verificado maiores médias de A_{\max} no tratamento SE. Já no ambiente de baixa luminosidade (TPS = 0) observa-se os menores valores de A_{\max} entre as espécies. Resultados semelhantes também foram encontrados por outros autores, em espécies com diferentes níveis de luz e água (Abrams e Mostoller 1995; Baroni 2005; Ronquim *et al.* 2009). Marengo e Vieira (2005) também encontraram valores de A_{\max} similares aos relatados no presente trabalho. Camargo e Marengo (2012) encontraram valores semelhantes em estudo realizado com *C. guianensis* nas épocas seca e chuvosa. A menor taxa de A_{\max} observada em *B. excelsa* no tratamento com estresse hídrico moderado (Figura 2A) provavelmente está relacionada à maior

sensibilidade ao estresse hídrico, haja vista nesta espécie os valores da condutância estomática (g_s) foram menores no tratamento CE. Isto é, a restrição à difusão de CO_2 imposta pelo fechamento parcial dos estômatos resultou em valores menores de A_{max} , o que não foi observado, por exemplo, em *C. guianensis*. O efeito benéfico da aclimação ao sol, também foi observado por outros autores (Abrams e Mostoller 1995; Ronquim *et al.* 2009). Em *Tabebuia rosea*, uma espécie florestal do trópico, Kitajima e Hogan (2003) observaram valores de A_{max} de 8,94 e 3,96 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em plantas aclimatadas à alta e baixa luminosidade, respectivamente. A maior taxa fotossintética observada em *C. guianensis* e *S. macrophylla* após a aclimação a luz solar plena sugere que durante o processo de aclimação houve aumento na síntese de proteínas foliares diretamente envolvidos na assimilação do carbono (Björkman 1981; Walter 2005). Diversos trabalhos têm mostrado que a abertura do poro estomático diminui conforme aumenta a força evaporativa da atmosfera (Dai *et al.* 1992; Domec *et al.* 2009) o que limita a entrada de CO_2 nas cavidades subestomáticas da folha, influenciando dessa forma a eficiência no uso da água. A eficiência no uso da água está relacionada com diversos aspectos fisiológicos como a fotossíntese e a condutância estomática, pois o fechamento dos estômatos permite às plantas manterem o conteúdo de água nas células (Flexas *et al.* 2004). O aumento fotossintético geralmente é alcançado com valores elevados da condutância estomática (Walters 2005). Para Carvalho *et al.* (2006) a maior absorção de água, garante à planta capacidade de se aclimatar às taxas mais elevadas de fotossíntese.

Em *B. excelsa*, o fato de g_s ter-se mantido com pouca oscilação ao longo do tempo de pré-aclimação a luz solar plena indica que o efeito da exposição à luz foi contraposto pelo efeito negativo da diminuição do potencial hídrico em g_s , tendo-se como resultado final valores similares nas plantas mantidas na sombra e naquelas expostas à luminosidade plena. A restrição

hídrica normalmente leva a redução em g_s (Valladares e Pearcy 1997, Chaves *et al.* 2002), sendo este efeito contrário ao efeito da luz solar plena. Isto mostra que espécies tropicais de uma mesma região, podem apresentar respostas diferenciadas no que se refere ao processo de aclimação. Calbo e Moraes (2000) também observaram em *Euterpe oleracea* sob estresse hídrico, que durante os primeiros dias de estresse, os valores oscilaram entre 0,05 e 0,12 mol m⁻² s⁻¹. Observou-se que os valores de A_{max} e g_s oscilaram conforme a disponibilidade hídrica, com isso a EUA aumentou com a redução de g_s , indicando que o fechamento dos estômatos contribuiu para otimização da eficiência no uso da água nas plantas sob estresse (Gomes *et al.* 2002). As plantas geralmente apresentam uma relação direta entre a taxa fotossintética e a condutância estomática à medida que a deficiência hídrica se torna mais limitada (Silvestrini 2007).

I.D.4. Fotossíntese potencial, velocidade máxima de carboxilação da Rubisco e taxa máxima de transporte de elétrons

Os valores de fotossíntese potencial (A_{pot}) encontrados no presente trabalho estão de acordo com os relatados em plantas de *Bactris gasipaes*, *Vochysia divergens* e *Eucalyptus grandis* (Oliveira *et al.* 2002; Tatagiba *et al.* 2007; Dalmolin 2009). Evans (1989) relata que o fato das espécies apresentarem valores menores em baixa irradiância, indica que houve uma maior alocação de nitrogênio para as proteínas dos complexos coletores de luz. Por outro lado, Carswell *et al.* (2000) mencionam que plantas que crescem em alta luminosidade tendem ter a uma maior proporção de nitrogênio nas enzimas do ciclo de Calvin. Os valores de V_{cmax25} e J_{max25} relatados nesta pesquisa são semelhantes aos relatados por outros trabalhos. Carswell *et al.* (2000) em estudo realizado em uma floresta da Amazônia Central em diferentes níveis de altura,

observaram que os valores de $J_{\max25}$ oscilaram entre 35,8 e 103,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e os de $V_{\text{cmax}25}$ entre 20,5 e 42,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Os valores de $V_{\text{cmax}25}$ encontrados no presente trabalho são semelhantes àqueles observados por Magalhães *et al.* (2009) em plantas submetidas à alta irradiância quando comparadas a plantas em sombreamento. Em plantas de *Eucalyptus pauciflora* e *Oryza sativa*, Atkin *et al.* (2007) e Zhou *et al.* (2007) encontraram também valores de $V_{\text{cmax}25}$ e $J_{\max25}$ semelhantes aos relatados neste trabalho. O aumento de $V_{\text{cmax}25}$ e $J_{\max25}$ à luz solar plena indica maior investimento em proteínas associadas à rubisco (Hikosaka e Terashima 1995). Geralmente a diminuição da passagem de CO_2 do meio externo para o sítio de carboxilação é considerada a principal causa da redução da taxa de fotossíntese, em condições restritas de água (Pinheiro e Chaves 2011). Segundo Flexas *et al.* (2006) a redução da taxa de fotossíntese pode ser imposta pelas dificuldades no transporte de elétrons e na fotofosforilação. Cen e Sage (2005) mostraram que a velocidade de carboxilação é o principal fator limitante da fotossíntese em CO_2 ambiente.

I.D.5. Relação F_v/F_m em *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*

A diminuição nos valores de F_v/F_m após a transferência para a radiação solar plena, foi mais evidente em *B. excelsa* e *H. courbaril* sob condições de estresse moderado. Kitao *et al.* (2000) relatam que a diminuição nos valores de F_v/F_m após a transferência para a luz solar plena corrobora com o fato de plantas desenvolvidas à sombra serem mais sensíveis à fotoinibição do que plantas aclimatadas em ambientes ensolarados. Menos danos fotoinibitórios (maiores valores de F_v/F_m) foram observados em *S. macrophylla* e *C. guianensis*, isso indica que os mecanismos fotoprotetores operam de forma mais eficiente nessas espécies do que nas outras (*B. excelsa* e *H.*

courbaril). Fotoproteção inclui o uso de energia para transporte de elétrons (por exemplo, a fotossíntese) e a dissipação de calor, o que está associado com ciclo da xantofila (Demmig-Adams e Adams 2006). Ribeiro *et al.* (2005) em trabalho realizado com espécies arbóreas mencionam que o excesso de luminosidade causou diminuição na eficiência fotoquímica. Por outro lado, Souza *et al.* (2005) observaram em mudas de *Anacardium occidentale* a diminuição da eficiência do fotossistema II, com a ocorrência de fotoproteção sob irradiância excessiva. No entanto, Valladares e Pearcy (1997) relatam que o estresse hídrico favoreceu a resistência do fotossistema II em *Heteromeles arbustifolia*. A recuperação da fotoinibição ao longo do tempo está mais relacionada com um aumento dos níveis de pigmentos relacionado com o ciclo de xantofila (Havaux *et al.* 2000) e proteínas envolvidas na fotossíntese (Walters 2005). Reduções nos valores de F_v/F_m causados pelo excesso de luz também foram observadas por outros autores (Ribeiro *et al.* 2005; Magalhães *et al.* 2009). Em *Cariniana legalis*, Ribeiro *et al.* (2005) observaram que a relação F_v/F_m diminuiu de 0,7 em baixa luminosidade para cerca de 0,3 sob alta irradiância. Ao longo do período de aclimação observou-se que todas as espécies estudadas foram capazes de atingir os valores de F_v/F_m registrados nas plantas de controle em ambos regimes hídricos. De maneira geral, as espécies apresentaram fotoinibição dinâmica, uma vez que os danos causados aos aparatos fotossintéticos foram reversíveis (Demmig-Adams *et al.* 1996).

I.D.6. Densidade estomática (DE) e o comprimento das células-guarda (CG)

No presente trabalho todas as espécies estudadas apresentaram folhas do tipo hipoestomática com maior densidade estomática encontrada na superfície abaxial da folha. A

densidade estomática e o tamanho dos estômatos são características de cada espécie e podem ser alteradas em função do período de aclimação às condições ambientais (Larcher 2006). A DE e o CG encontrados em *C. guianensis* estão entre os valores relatos por Camargo e Marengo (2012) para a mesma espécie. A presença de estômatos na superfície abaxial indica uma característica fotoprotetora principalmente em ambiente de alta luminosidade (Dickison 2000). Mott *et al.* (1982) encontraram em *Ambrosia cordifolia* que a densidade estomática foi maior na superfície abaxial da folha com 390 estômatos por mm^{-2} . Resultados semelhantes a esta pesquisa foram encontrados por Boeger e Gluzezak (2006) em *Ipomoea pes-caprae* e *Canavalia rosea*. Os maiores valores da DE nos tratamentos de pré-aclimação a luz solar plena são resultados do aumento da incidência luminosa (Klich 2000). Marques *et al.* (1999) encontraram o maior número de estômatos em plantas de *Sebastiania myrtilloides* submetidas à alta irradiância (121 mm^{-2}). Para o CG Fahmy (1997) e Camargo e Marengo (2011) encontraram valores semelhantes aos relatos neste trabalho tanto para *C. guianensis* como para as outras espécies estudadas. No presente trabalho também observou-se aumento da densidade estomática com a diminuição do tamanho das células-guarda para *C. guianensis* e *S. macrophylla*, indicando que os fatores luz e água não influenciaram no desenvolvimento estomático. Resultados semelhantes foram encontrados também em estudo com 35 espécies da Amazônia (Camargo e Marengo 2011). O número de estômatos pode ser afetado pelas condições de luminosidade, uma vez que as trocas gasosas em folhas ocorrem principalmente através dos estômatos (Marengo e Lopes 2009).

I.E. CONCLUSÃO

Houve diferença significativa para as características fisiológicas (A_{\max} , A_{pot} , g_s , V_{cmax25} e J_{max25}) em comparação aos tempos de pré-aclimatação à luz solar plena, bem como aos níveis de regime hídrico. O comportamento fotossintético das mudas de *B. excelsa*, *C. guianensis* e *S. macrophylla* e *H. courbaril* indica que essas espécies apresentam respostas ecofisiológicas distintas. *C. guianensis* e *S. macrophylla* apresentaram melhor desempenho fotossintético quando submetidas à deficiência hídrica. V_{cmax25} e J_{max25} foram maiores no ambiente a pleno sol em todas as espécies. *H. courbaril* por ser uma espécie tolerante a sombra, mostrou-se mais sensível sob alta luminosidade, no entanto, apresentou alto ajuste fotossintético em condições de estresse por luz e água. As maiores médias da densidade estomática entre as espécies foram encontradas em *C. guianensis* seguida por *S. macrophylla*, *H. courbaril* e *B. excelsa*. Os resultados obtidos nesta pesquisa indicam que as mudanças fisiológicas são parâmetros utilizados para avaliar o grau de estresse causado pela transferência subida à luz solar plena e pelos níveis de estresse hídrico nas espécies, principalmente em *C. guianensis* e *S. macrophylla* que apresentaram potencialidade para serem testadas em experimentos de campos numa faixa mais ampla de condições de estresses ambientais.

Teores de nutrientes foliares e acúmulo de biomassa total em mudas de espécies florestais da Amazônia em resposta a tempos de pré-aclimação a luz solar e regime hídrico

(Normas da Revista Acta Amazonica)

RESUMO

Com o objetivo de estudar o efeito dos tempos de pré-aclimação à luz solar plena e os níveis de regimes hídricos sobre os teores de nutrientes foliares e o acúmulo de biomassa total foram utilizadas mudas de *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* e *Hymenaea courbaril*. Foram usados seis tratamentos independentes de pré-aclimação à luz solar plena (TPS), sendo estes de 0, 90, 180, 360, 540 e 720 min durante 30 dias. Após o período de 30 dias, os TPS ficaram expostos à luz solar plena por mais 120 dias durante o dia todo, com exceção de TPS = 0 min, que correspondeu a plantas mantidas constantemente em casa de vegetação até o final do experimento. Cada TPS foi submetido desde o início até o fim do experimento a dois tratamentos hídrico (TH); com estresse moderado (CE) e sem estresse (SE). O tratamento CE correspondeu a um potencial hídrico da folha, mensurado entre 4:30 e 06:00 h, de -500 a -700 kPa. O tratamento SE correspondeu a plantas bem irrigadas (solo mantido à capacidade de campo e potencial hídrico foliar de -300 kPa. Os valores encontrados dos macronutrientes foliares estão dentro dos valores esperados para as florestas tropicais. A média dos valores de nitrogênio foliar nas espécies foi maior no tratamento CE do que no SE. Para o fósforo em médias valores encontrados entre as espécies foram similares nos TPS, assim como

para o potássio. O cálcio e o magnésio foram maiores em *S. macrophylla* e *C. guianensis* do que em *B. excelsa* e *H. courbaril*. O acúmulo de biomassa total foi maior nas mudas de *S. macrophylla* e *C. guianensis*.

PALAVRAS-CHAVE: nutrientes foliares, matéria seca, luminosidade, deficiência hídrica, reflorestamento

Foliar nutrient content and total biomass gain in seedlings of Amazonian tree species in response to times of pre-acclimation to sunlight and levels of water regime

ABSTRACT

The aim of this study was to assess the effect of times of pre-acclimation to full sunlight and levels of water regime on leaf nutrient contents and total biomass gain. There were used seedlings of *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* and *Hymenaea courbaril*, and assessed six independent treatments of pre-acclimation to full sunlight (TPS), which were: 0, 90, 180, 360, 540 and 720 min for 30 days. After the 30 days pre-acclimation period, all plants were exposed to full sunlight for 120 days during the whole day, except for TPS of 0 min, which corresponded to plants kept constantly at low light (in a greenhouse) until the end of the experiment. Each TPS was submitted from the beginning to the end of the experiment at two levels of water regime: moderate water stress (CE) and without water stress (SE). The CE treatment corresponded to a leaf water potential, measured between 4:30 and 06:00, of -500 to -700 kPa. The SE treatment corresponded to well-watered plants (soil maintained at field capacity and leaf water potential of -300 kPa). The values found foliar macronutrients are within the expected values for tropical forests. Mean values of leaf nitrogen content was higher in the CE treatment than in the SE one. For phosphorous and potassium, their values were similar over TPS across species. Calcium and magnesium were greater in *S. macrophylla* and *C. guianensis* than in *B. excelsa* and *H. courbaril*. Accumulation of total biomass was greater in *S. macrophylla* and *C. guianensis*. In general, *B. excelsa* and *H. courbaril* were less tolerant to stress caused by light and water deficiency.

KEYWORDS: leaf nutrient concentration, dry matter, light, water stress, reforestation

II.A. INTRODUÇÃO

A aclimatação às mudanças na disponibilidade de luz (aumento ou diminuição) está diretamente relacionada à maximização do ganho total de carbono na planta. As mudanças ecofisiológicas constituem uma ferramenta importante sobre o comportamento de espécies tropicais da Amazônia. As exigências no conteúdo dos nutrientes foliares requeridas pelas espécies em diferentes ambientes podem ser afetadas por vários fatores, como a intensidade de luz, a idade da folha e a restrição de água (Thompson *et al.* 1992; Silva *et al.* 1998). O nitrogênio tem funções importantes no metabolismo da planta, estando diretamente envolvido na fotossíntese, entre outros processos metabólicos (Carvalho *et al.* 2000). O fósforo é importante no metabolismo energético (por exemplo, acúmulo de energia na forma de ATP) dos processos metabólicos da planta. O potássio e o cálcio atuam na regulação dos estômatos e como componentes da parede celular, respectivamente. O magnésio é o principal componente da molécula de clorofila (Malavolta *et al.* 1997). O nitrogênio e o fósforo são considerados os nutrientes essenciais que mais comumente limitam a produtividade primária em vários ecossistemas terrestres (Elser *et al.* 2007). Quando as plantas estão sob estresse hídrico, os nutrientes como o fósforo e o potássio se movem da parte aérea para a raiz através do mecanismo de difusão, podendo tornar-se limitantes, mesmo estando o solo bem suprido dos mesmos (Taiz e Zeig 2004).

Para Fumis e Pedras (2002) as plantas, quando expostas ao estresse hídrico, podem apresentar acúmulo de prolina, putrescina e poliaminas, podendo representar um mecanismo regulador da perda de água, mediante aumento da osmolaridade celular (diminuição do potencial osmótico). A troca de energia e de matéria no dossel de florestas tropicais ocorre primariamente

através da superfície foliar (Holbrook e Lund 1995). A diferença de características no uso da luz de plantas de sol e de sombra ou folhas de sol e de sombra de um mesmo indivíduo é essencial para se entender os distintos estádios da dinâmica de florestas tropicais (Larcher 2006). Nesse sentido o presente capítulo teve como objetivo estudar o efeito dos tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e os níveis de regimes hídricos sobre os teores de nutrientes foliares e sobre o acúmulo de biomassa total em *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* e *Hymenaea courbaril*.

II. B. MATERIAL E MÉTODOS

II. B.1 Local do experimento e espécies estudadas

Conforme mostrado no capítulo I, seção I. B.1.

II. B.2 Determinação dos tratamentos de pré-aclimatação à luz solar plena e dos tratamentos hídricos

Conforme mostrado no capítulo I, seção I. B.2.

II. B.3. Medição das variáveis ambientais

Conforme mostrado no capítulo I, seção I. B.3.

II.B.4 Teor de nutrientes foliares

Ao final do experimento (30 + 120 dias) foram determinados os teores de nutrientes foliares. O nitrogênio foliar (N) foi determinado pelo método de Kjeldahl, o fósforo (P) foi medido pelo método do molibdato de amônio (colorimetria), o potássio (K) por fotometria de chama; o cálcio (Ca) e magnésio (Mg) por espectrofotometria de absorção atômica conforme descrito pelo manual da Embrapa (Silva 2009). As amostras foram analisadas no Laboratório de Análise de Solos e Plantas da Embrapa Amazônia Ocidental.

II.B.5 Determinação da matéria seca da parte aérea e da raiz

A matéria seca foi determinada ao final do período experimental (30 dias + 120 dias). As mudas foram separadas em parte aérea (folha e caule) e raiz. A separação das raízes foi realizada por meio de lavagem em água corrente utilizando-se uma peneira com malha de um mm. Posteriormente, as partes aéreas e as raízes foram acondicionadas em sacos de papel e colocadas pra secar em estufa de ventilação forçada de ar a 72 °C, até massa constante. Em seguida, foram pesadas para obtenção da massa seca em uma balança analítica.

II.B.6 Análise Estatística

Conforme mostrado no capítulo I, seção I. B.8

II.C. RESULTADOS

II.C.1. Teor de nutrientes foliares e acúmulo de biomassa

Houve diferença ($p \leq 0,01$ Tabela 1B-Anexo) nos teores dos nutrientes foliares entre as espécies, bem como entre os tempos de pré-aclimatação (TPS). Com relação aos níveis hídricos (TH) unicamente N, Ca e Mg tiveram efeito significativo na concentração de nutrientes na folha. As interações entre os fatores foram significativas (Tabela IB). O nitrogênio foliar (N) oscilou entre as espécies de 10,6 a 30,6 g kg⁻¹ sendo que os maiores teores foram encontrados nas plantas submetidas à restrição hídrica moderada, em média de 26,9 g kg⁻¹ para *H. courbaril*; 22,6 g kg⁻¹ (*C. guianensis*); 22,5 g kg⁻¹ *S. macrophylla* e 15,5 g kg⁻¹ para *B. excelsa*.

Para as plantas submetidas à baixa luminosidade o teor de N foi maior do que em pleno sol, com variação de 14,4 a 30,6 g kg⁻¹, sendo que *C. guianensis* foi à espécie que teve maior teor de N (Figura 2). Para o fósforo (P) as médias entre as espécies oscilaram de 1,3 para as mudas de *S. macrophylla* sem estresse hídrico a 3,5 g kg⁻¹ para as de *H. courbaril* com estresse hídrico (Figura 1). Os efeitos dos níveis hídricos nos teores de P entre as espécies foram mais elevados em *H. courbaril* e *B. excelsa* do que nas outras duas espécies com média de 3,5 g kg⁻¹ e 2,4 g kg⁻¹ respectivamente (Figura 1). Os TPS de 180 a 720 min sem deficiência hídrica em *B. excelsa* apresentaram valores mais altos de fósforo (Figura 3). Para *S. macrophylla* e *C. guianensis* houve pouca oscilação entre os TPS (Figura 3). Já para *H. courbaril* os maiores teores de fósforo foram encontrados sob baixa intensidade de luz (TPS=0) (Figura 3). Quanto aos teores de potássio (K), observou-se variação em média de 9,7 g kg⁻¹ a 18,8 g kg⁻¹ (Figura 1). As espécies que apresentaram as maiores médias seguem na seguinte ordem: *S. macrophylla* (18,8 g kg⁻¹) nas

mudas sem deficiência hídrica; *H. courbaril* nas mudas submetidas à deficiência hídrica (17,7 g kg⁻¹); *C. guianensis* (17,5 g kg⁻¹) nas mudas sem deficiência hídrica e *B. excelsa* (9,9 g kg⁻¹) nas mudas com restrição hídrica (Figura 1 e 4). Nos tratamentos de TPS *C. guianensis* teve praticamente o dobro de K nas mudas mantidas em baixa luminosidade (TPS = 0) do que no ambiente a pleno sol (TPS de 90 a 720 min) (Figura 4). Em relação ao cálcio (Ca) as maiores médias foram encontradas em *S. macrophylla* (22,7 g kg⁻¹) e *C. guianensis* (11,8g kg⁻¹) (Figura 1). Em relação aos níveis hídricos a espécie *B. excelsa* e *H. courbaril* tiveram os menores teores de Ca do que em *S. macrophylla* e *C. guianensis* (Figura 1). Os teores de Ca em *S. macrophylla* apresentaram pouca oscilação com exceção do TPS = 0 que apresentou teor de cálcio mais elevado (Figura 5). Em *C. guianensis* também foram observados teores mais elevados nesse tratamento do que nos demais. Para o magnésio (Mg), houve pouca variação entre as espécies, destacando-se *S. macrophylla* e *H. courbaril* que tiveram em média os maiores teores, respectivamente 2,1 e 1,9 kg⁻¹ (Figura 1). Em ambos os níveis hídricos o Mg teve pouca oscilação entre as espécies (Figura 1). No TPS = 0, foram encontrados os maiores teores em *B. excelsa* e *H. courbaril* do que em *C. guianensis* e *S. macrophylla* (Figura 6). Já em *S. macrophylla* entre os TPS (90 a 720 min) foram observados teores mais elevados de Mg. De maneira geral, os nutrientes foliares variaram entre as espécies, assim como entre os tratamentos de pré-aclimação e tratamentos hídricos.

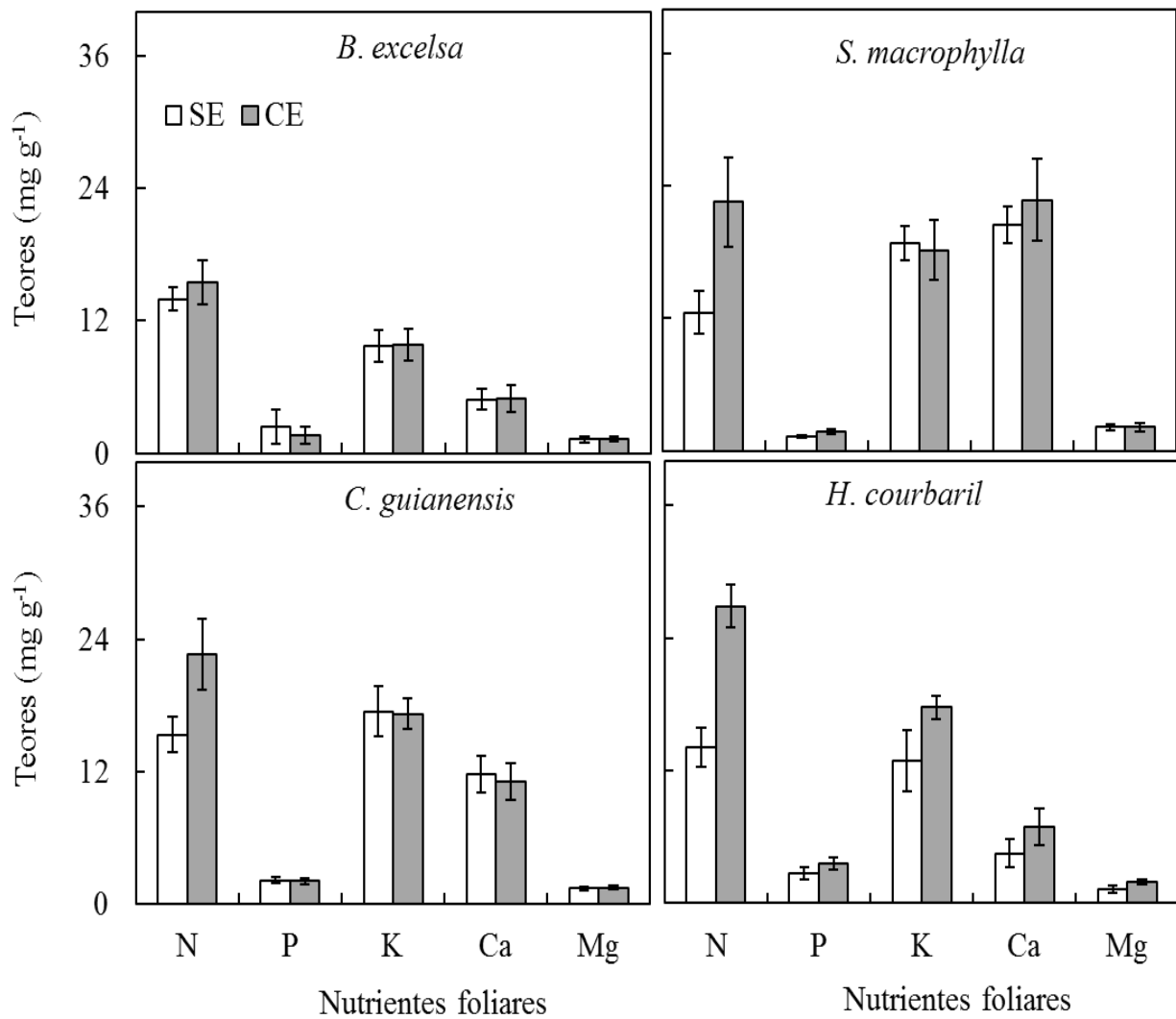


Figura 1. Teores dos nutrientes foliares em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em função do regime hídrico. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).

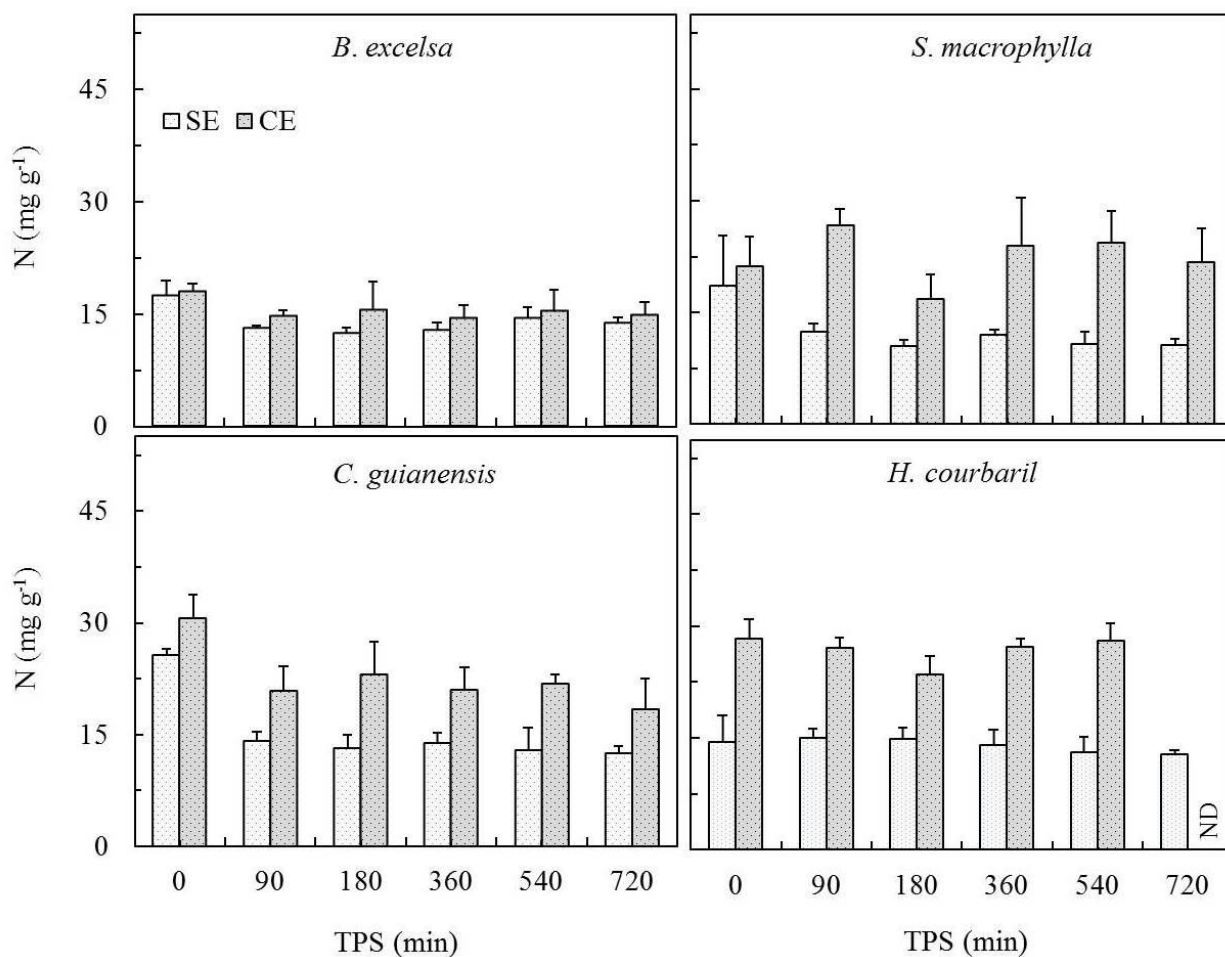


Figura 2. Teor de nitrogênio (N) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).

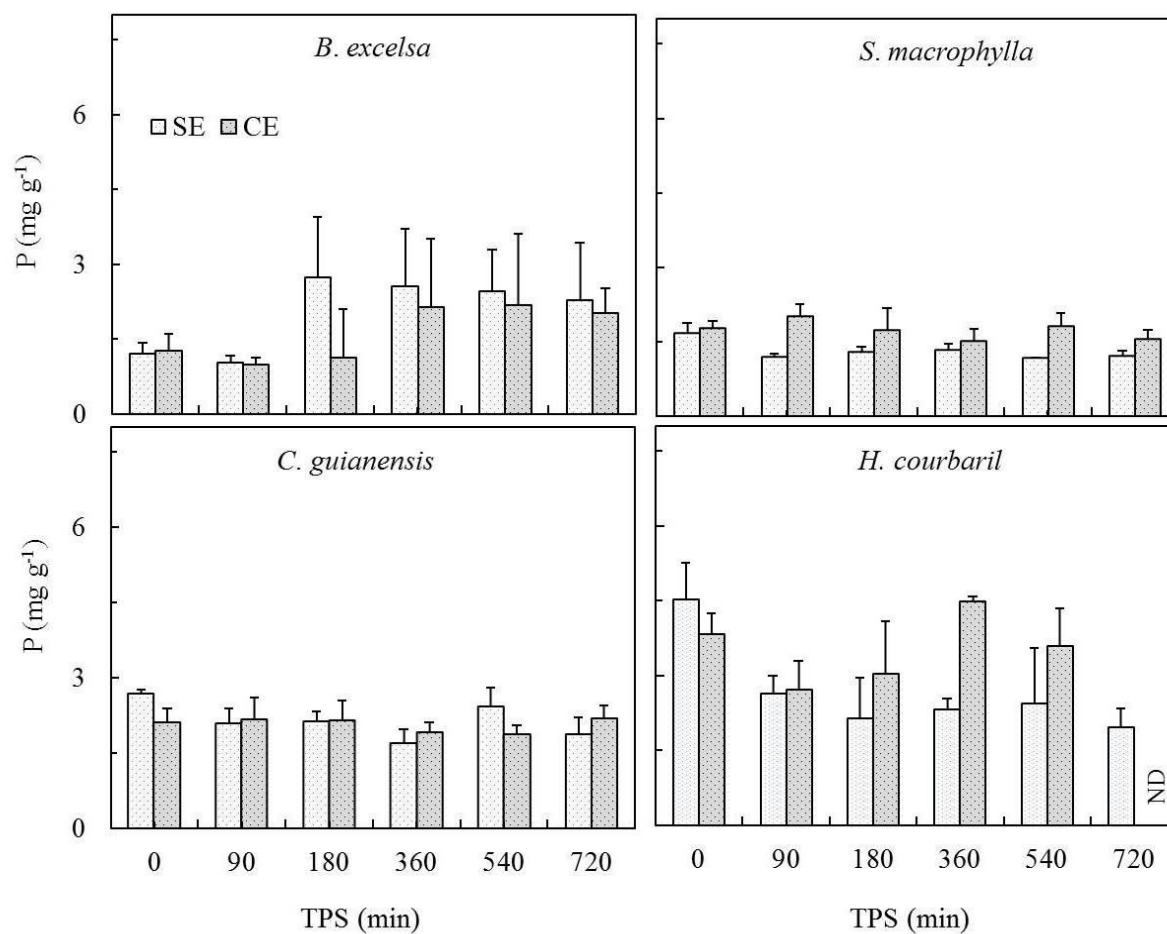


Figura 3. Teor de fósforo (P) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).

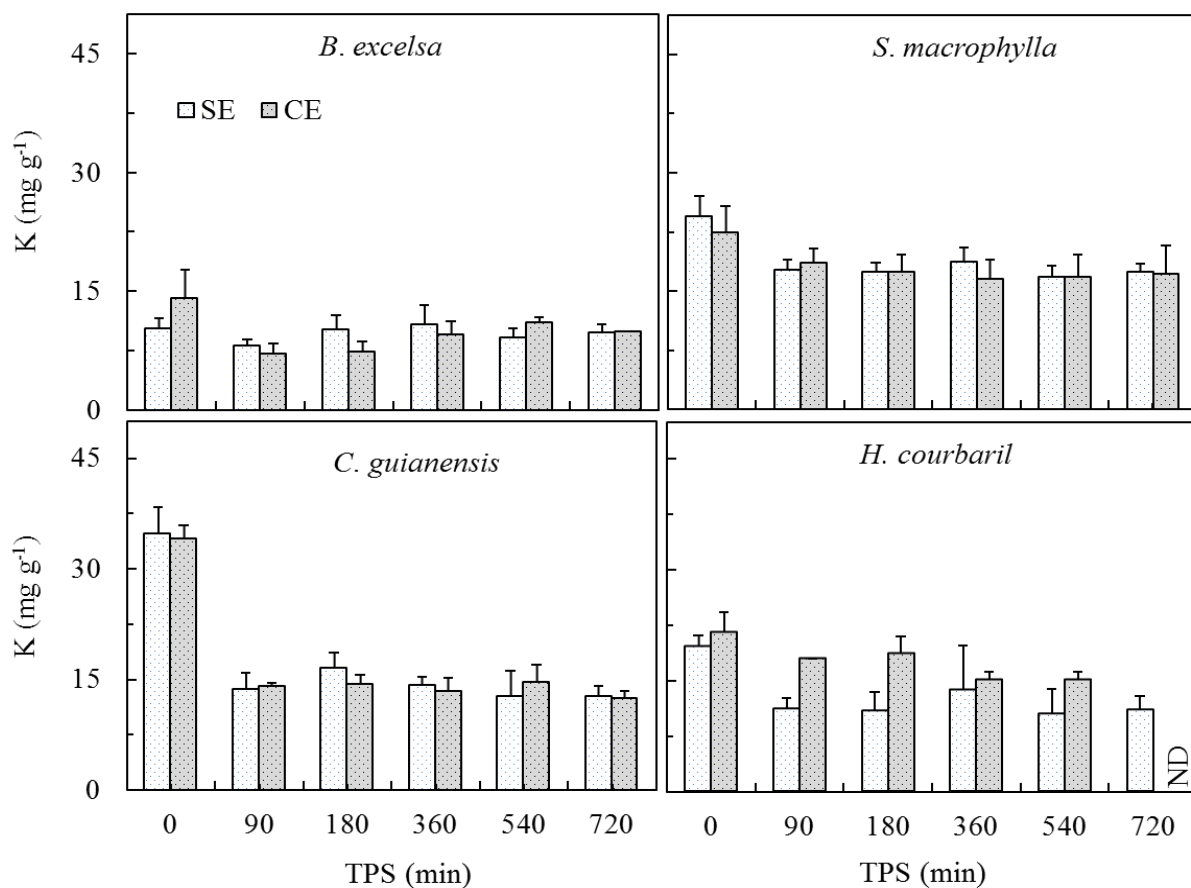


Figura 4. Teor de potássio (K) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).

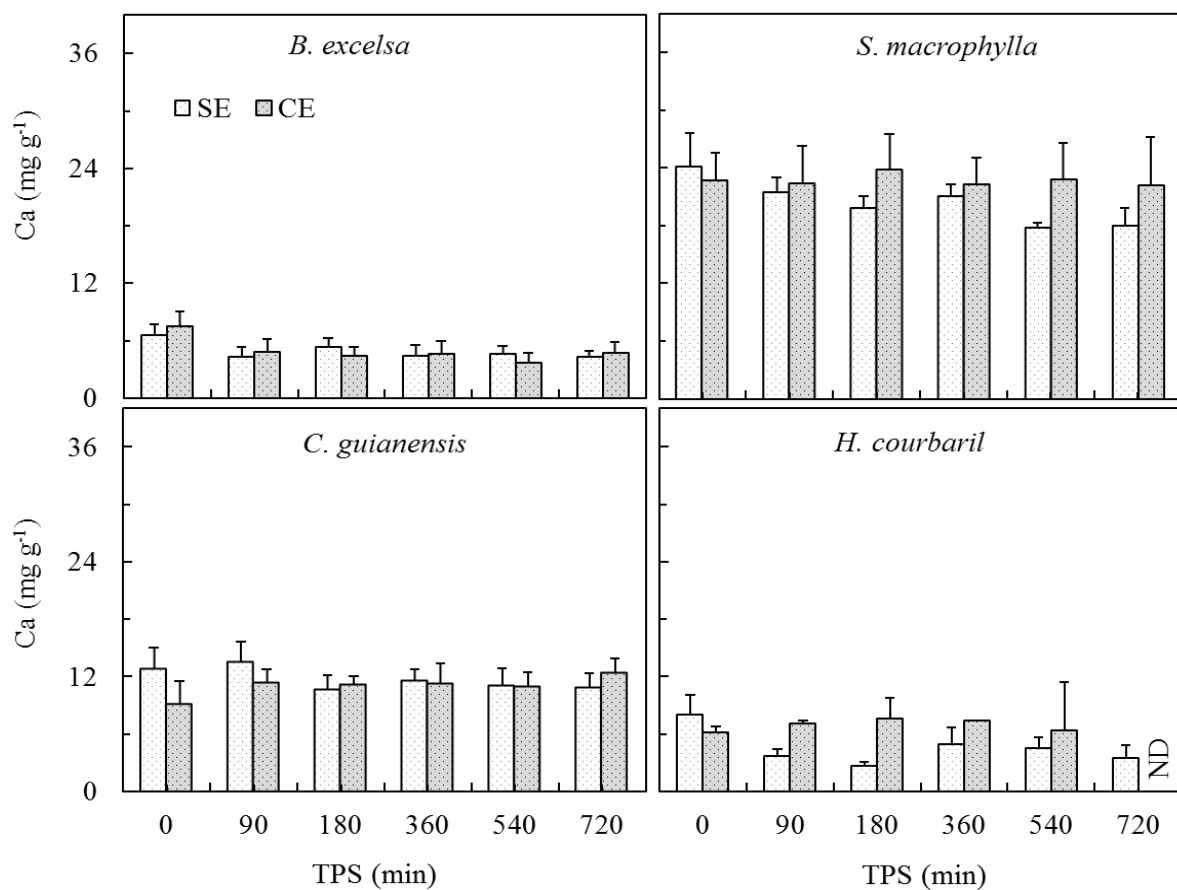


Figura 5. Teor de cálcio (Ca) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimação à luz solar plena (TPS) e aos níveis de regimes hídricos. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).

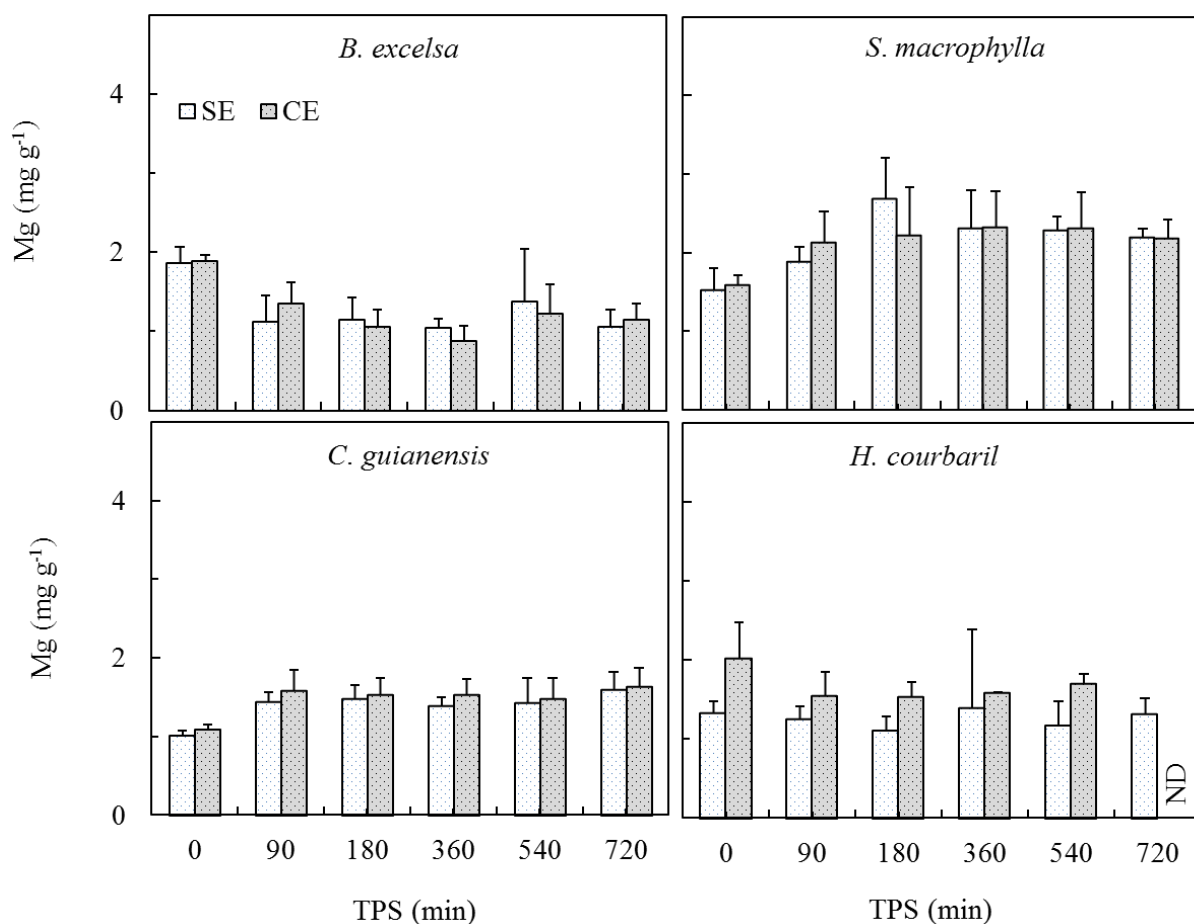


Figura 6. Teor de magnésio (Mg) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P).

Em relação à produção da matéria seca total (MST) houve diferença ($p < 0,01$ Tabela 1B-Anexo) entre as espécies e tempos de pré-aclimatação (TPS), assim como entre os níveis de regimes hídricos. Houve interações significativas, entre as espécies, TPS e os regimes hídricos (Figura 7). A matéria seca total foi maior em todos os tempos de pré-aclimatação nas mudas de *S. macrophylla* sem estresse hídrico do que naquelas com deficiência hídrica moderada. Para *S.*

macrophylla em TPS de 360 min sem estresse hídrico foram encontrados os maiores valores da matéria seca total (368,6 g planta⁻¹) seguida pela *C. guianensis* no tempo de pré-aclimatação de 720 min com estresse hídrico (94,1 g planta⁻¹); *B. excelsa* no TPS de 360 min submetido à restrição hídrica (36,5 g planta⁻¹) e *H. courbaril* no tempo de pré-aclimatação de 360 min sem estresse hídrico (26,9 g planta⁻¹). Em baixa intensidade de luz (TPS=0) e em ambos os níveis hídricos todas as espécies apresentaram menor acúmulo da matéria seca total com valores oscilando de 2,2 g planta⁻¹ para *H. courbaril* a 35,4 g planta⁻¹ para *S. macrophylla*.

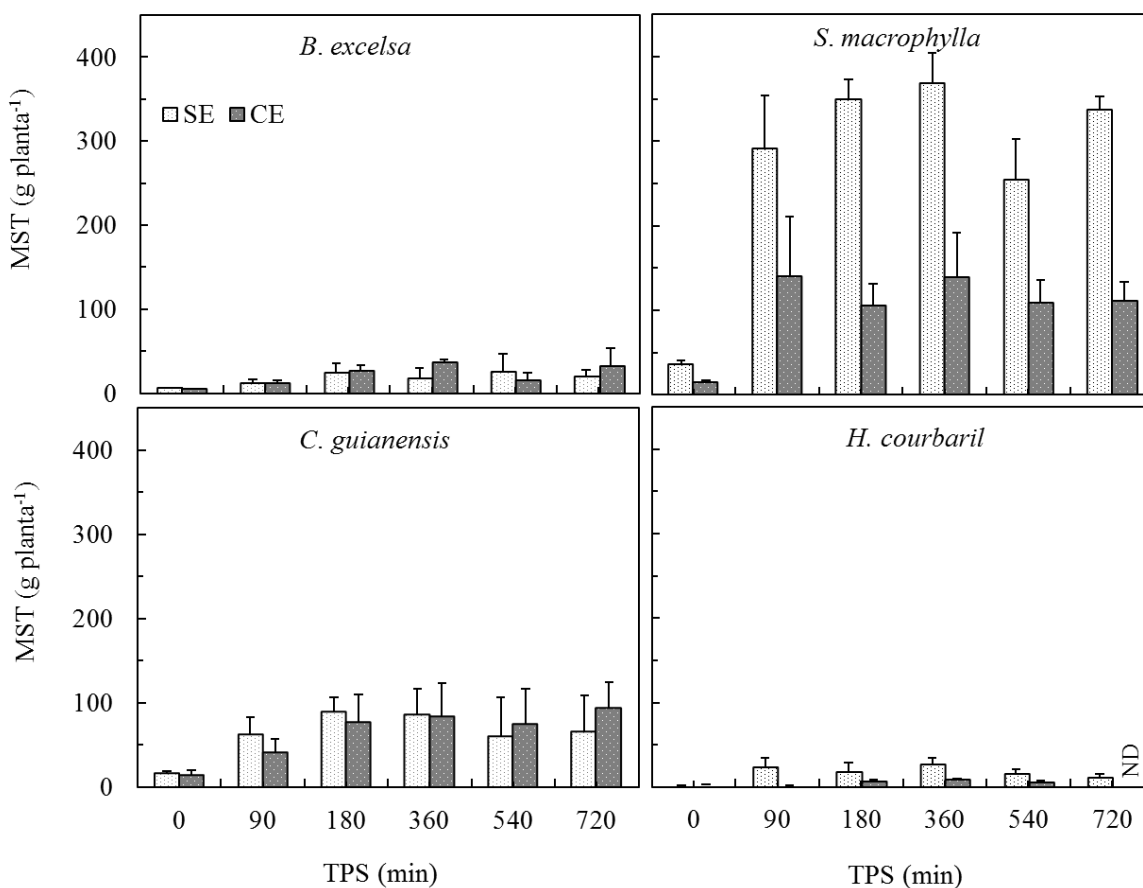


Figura 7. Matéria seca total (MST) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla

ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade.

A relação entre a matéria seca total e os teores de nutrientes foliares mostra um comportamento negativo, com uma tendência não bem definida nas espécies estudadas (Figura 8-12). Para *S. macrophylla* nas mudas sem estresse hídrico observa-se maior acúmulo de matéria seca em baixo teor de nitrogênio (Figura 8). A relação para o fósforo não foi significativa somente para *C. guianensis* (Figura 9). O efeito do potássio foi significativo em *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. Courbaril* (Figura 10). Quanto aos teores de cálcio e magnésio verificou-se efeito significativo em todas as espécies com exceção de cálcio para *B. excelsa* (Figura 11 e 12).

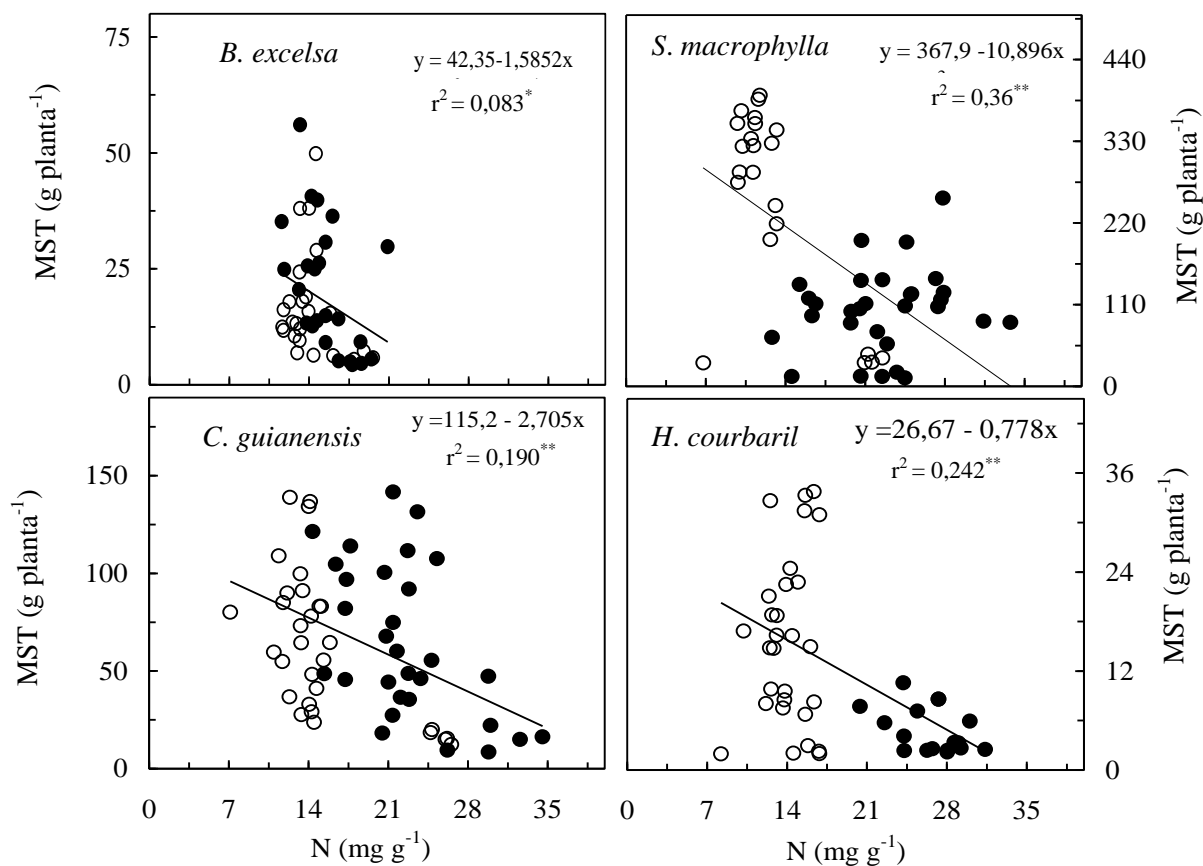


Figura 8. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de nitrogênio foliar (N) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas

submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

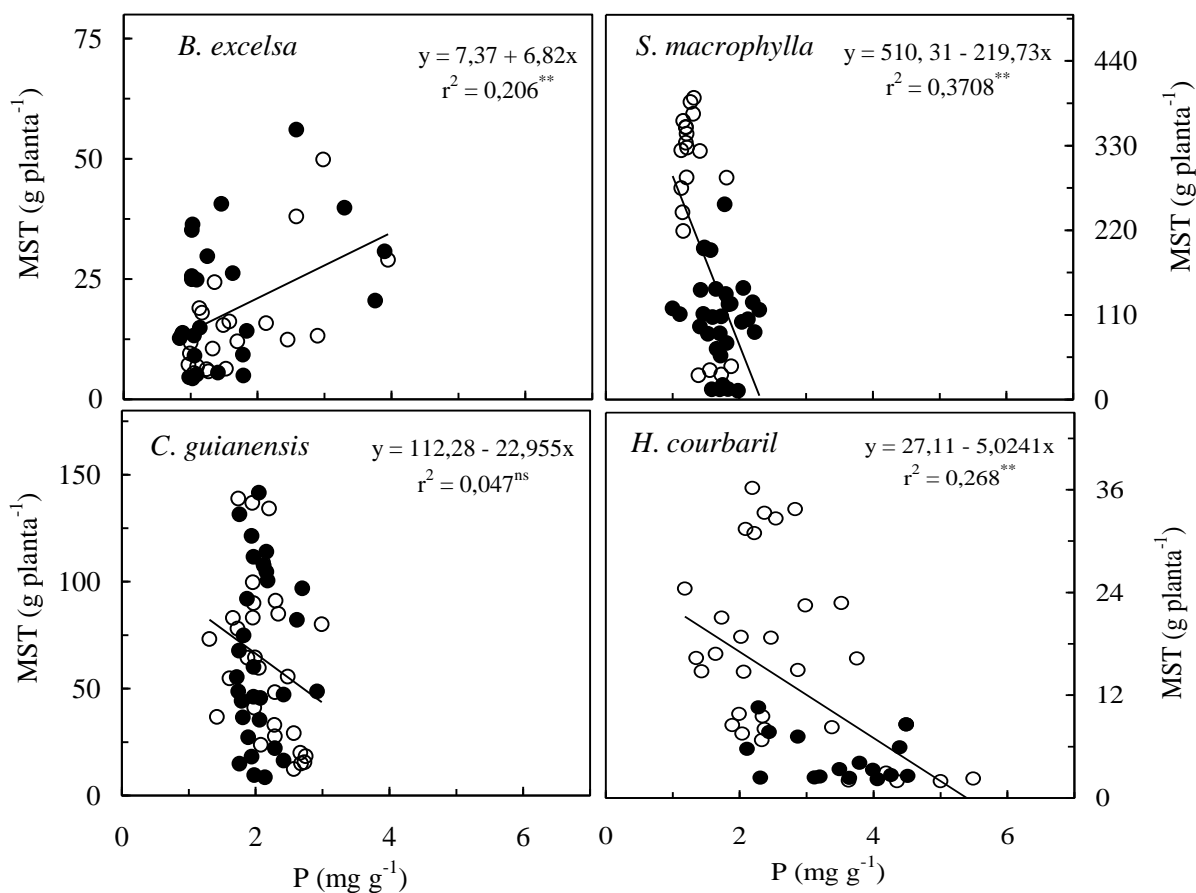


Figura 9. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de fósforo (P) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

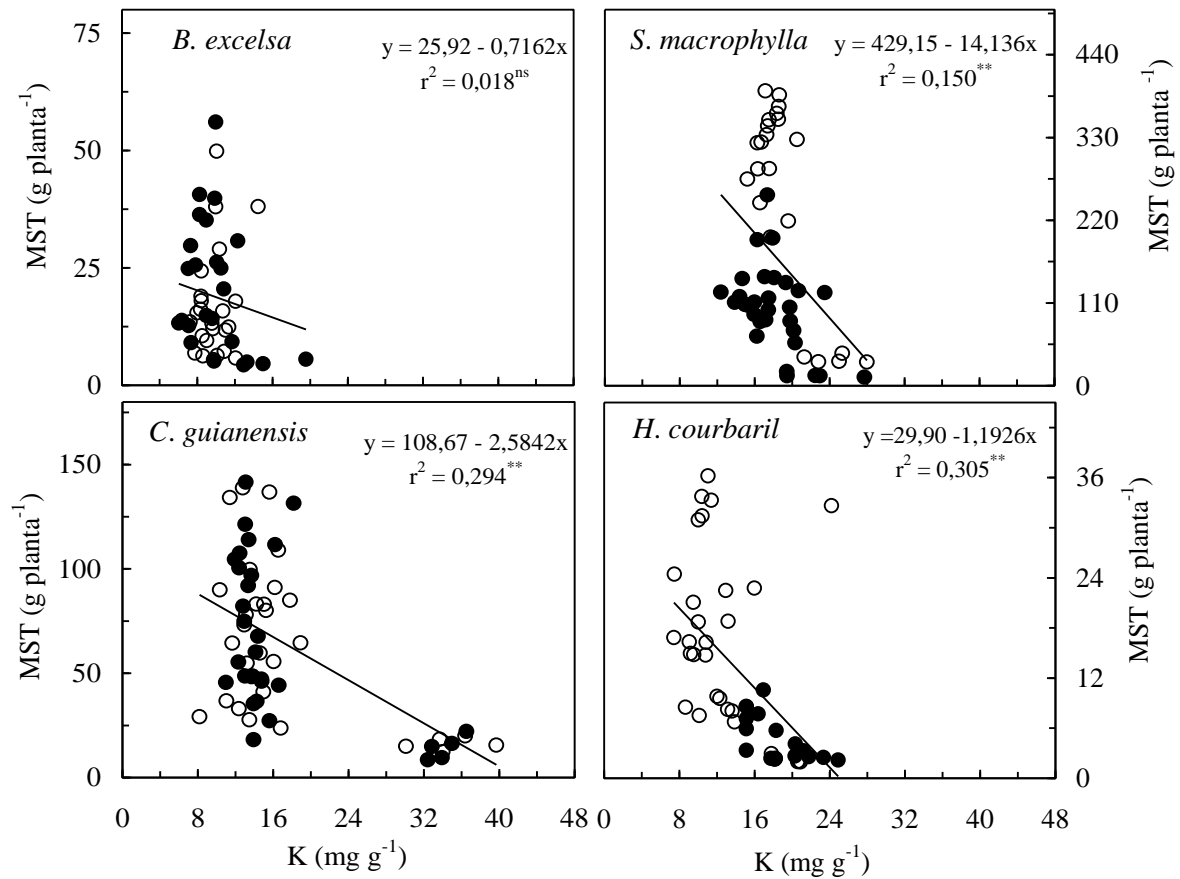


Figura 10. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de potássio (K) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

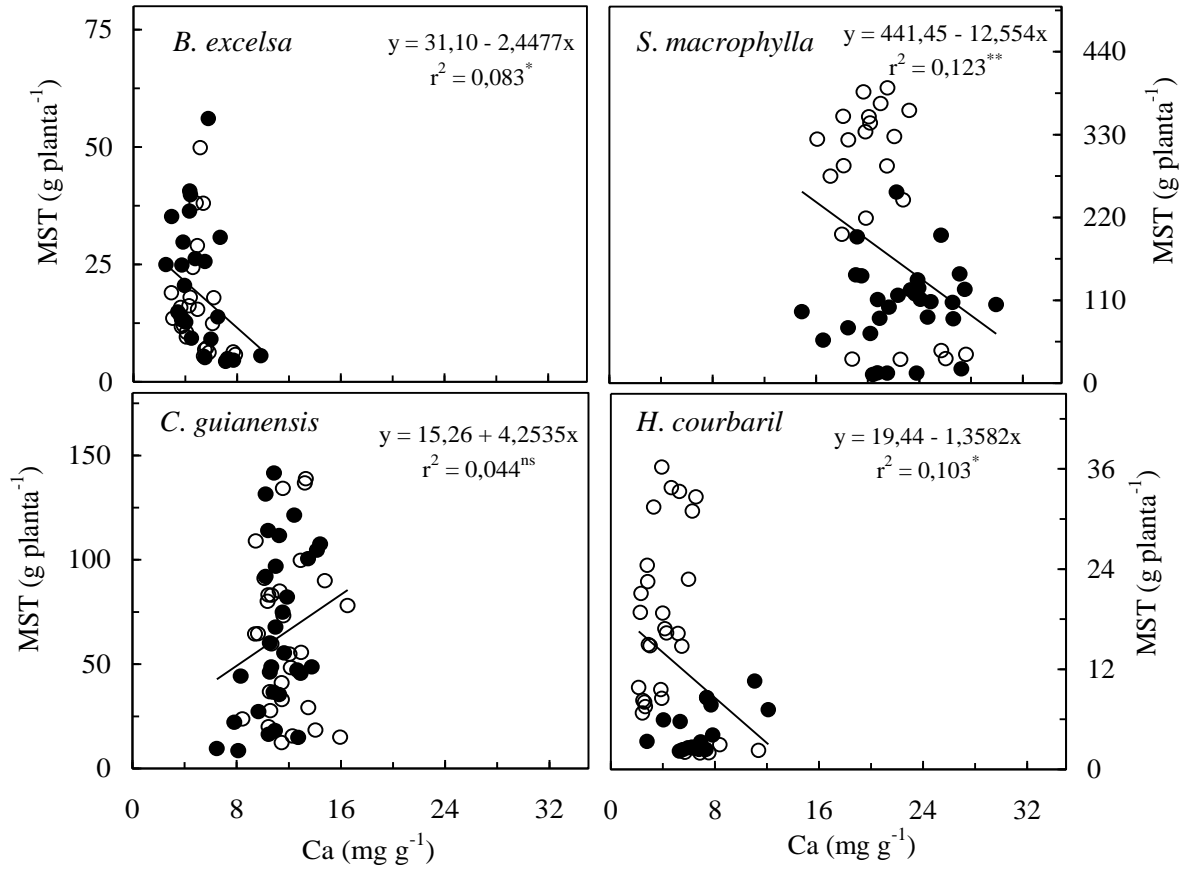


Figura 11. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de cálcio (Ca) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (± D.P.).

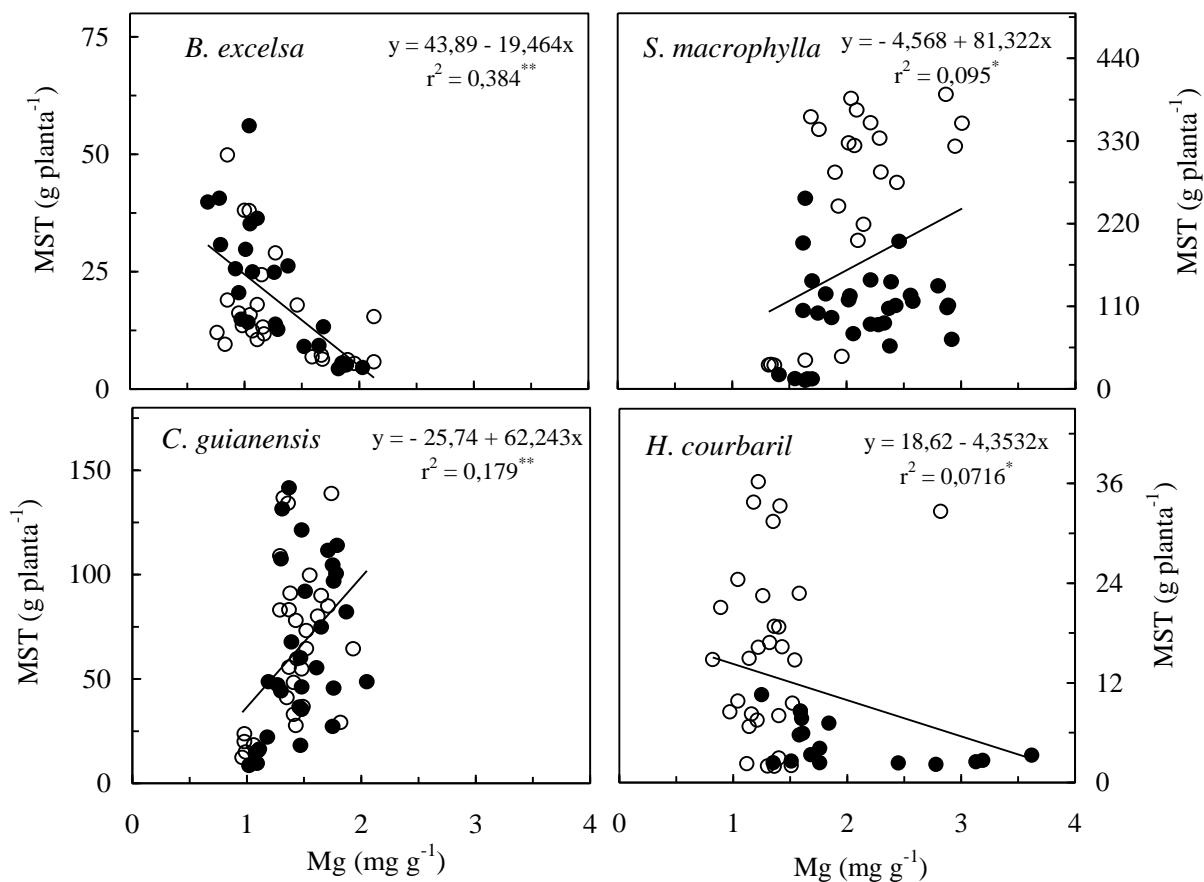


Figura 12. Relação entre a matéria seca total (MST) e o teor de magnésio (Mg) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*. Os símbolos cheios indicam plantas submetidas a estresse hídrico moderado (CE) e os símbolos abertos plantas sem estresse hídrico (SE). Cada símbolo representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (± D.P.).

II.D. DISCUSSÃO

II.D.1. Teor de nutrientes foliares e acúmulo de biomassa

A concentração e a eficiência na utilização de nutrientes entre espécies de diferentes grupos ecológicos são importantes características para avaliar o desempenho em diversos

ambientes terrestres (Furtini Neto *et al.* 1999). No presente trabalho as espécies estudadas apresentaram elevado teor de nutrientes. *S. macrophylla* e *C. guianensis* acumularam durante o período de estudo grande quantidade de biomassa em sua parte aérea. Malavolta *et al.* (1997) relatam que as folhas são os órgãos que melhor refletem o estado nutricional da planta, ou seja, respondem mais as variações no conteúdo dos nutrientes. Observou-se neste estudo que em média as espécies tiveram maior teor de nitrogênio em condições de estresse hídrico, o que pode ser explicado em decorrência da diluição desse nutriente na planta (Jarrel e Beverly 1981) o que foi confirmado com a maior produção de matéria seca total. Em conformidade com este trabalho, Freire *et al.* (2012) observaram que plantas de *gliricídia* apresentaram maior teor de nitrogênio em condições de estresse hídrico. Resultado contrário foi encontrado por Wu *et al.* (2009) que observaram maior absorção de nutrientes em condições hídricas. Valores da relação entre o nitrogênio e o fósforo menor que 16 sugere limitação do teor de nitrogênio (Aerts e Chapin 2000). No presente estudo essa relação foi encontrada para cada espécie, indicando uma limitação de nitrogênio do que em relação ao fósforo.

Mendes *et al.* (2012) estudando a concentração dos nutrientes durante os estádios de desenvolvimento foliares da *Hevea brasiliensis*, verificaram que os teores de N, P, K, reduziram-se com desenvolvimento foliar. Resultado semelhante de teor de nitrogênio foi encontrado em trabalho realizado por Medeiros *et al.* (2008) em estudo com dez espécies de plantas arbóreas. Esses autores relataram que a maior concentração de N nas folhas pode estar associada à presença de aminoácidos e proteínas nitrogenadas. De acordo com Taiz e Zeiger (2004) a deficiência de Mg compromete a síntese de clorofila afetando, com isso, a fotossíntese e a produção de massa seca, resultado que não foram observados neste trabalho. O aumento nos teores de nutrientes, na parte aérea deve ser reflexo do maior desenvolvimento das plantas ou uma estratégia de alocar

biomassa o que poderia corresponder a um processo de otimização em resposta ao estresse hídrico (Nakagawa *et al.* 2003). Geralmente as espécies arbóreas tendem apresentar elevada capacidade de absorção de fósforo em sua fase inicial de crescimento, apresentando significativo potencial de acúmulo de P-inorgânico no vacúolo das células (Grespan 1997). Conforme Marengo e Lopes (2009), o teor de cálcio pode alterar a deficiência de magnésio, pois o Ca, por ser requerido em maior quantidade, compete com o Mg na absorção pela planta. No entanto, no presente estudo observou-se que os teores desses nutrientes nas plantas seguiram um padrão linear. A demanda de nutrientes pela planta depende da sua taxa de crescimento e da eficiência com que ela converte os nutrientes absorvidos em biomassa total. Os teores de nutrientes encontrados neste trabalho são semelhantes aos relatados por outros autores (Vitousek e Sanford 1986; Fyllas *et al.* 2009) para floresta tropical. O aumento da disponibilidade de N aumenta a biomassa da folha e o crescimento, isso corrobora com outros autores (Will *et al.* 2001). As concentrações dos nutrientes em *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* permaneceram na faixa adequada para espécies florestais, igualmente observado por Barron-Gafford *et al.* (2003). Os resultados deste estudo indicam também que a taxa de investimento em biomassa aérea é maior que a de investimento na produção de raízes. Esses resultados concordam com Ramos *et al.* (2004) e Colares e Seeliger (2006) em estudo realizado com *Amburana cearensis* e *Ruppia marítima*, respectivamente. A menor produção de biomassa na folha sob sombreamento corrobora com os resultados encontrados por Almeida *et al.* (2005) e Gonçalves *et al.* (2000), os quais observaram que, com o aumento do sombreamento, não houve maior produção de biomassa foliar. Cancian e Cordeiro (1998) relatam que a maior produção de matéria seca obtida nos tratamentos a pleno sol corresponde ao esperado de espécies heliófilas, como *Lonchocarpus muehlbergianus*. A baixa disponibilidade hídrica reduz a produção de matéria

seca, pois influencia as trocas gasosas e o balanço de carbono (Nogueira *et al.* 1998). Vários trabalhos têm constatado diferenças na eficiência nutricional entre diferentes espécies, influenciando diretamente a produtividade de biomassa total ou a economia na exportação de nutrientes (Moura *et al.* 2006; Araújo e Haridasan 2007; Pinto *et al.* 2011), resultados similares também foram encontrados no presente estudo nas espécies estudadas. Foi verificado que o estresse hídrico imposto não foi suficiente para interferir no processo de absorção dos nutrientes nas espécies. Segundo Novais *et al.* (1990) o déficit hídrico diminui ou inibe a absorção de nutrientes pelas plantas, pois a água é o meio pelos quais os íons se movimentam da solução do solo para o sistema radicial das plantas. Pimentel (2004) relata que um déficit hídrico moderado pode beneficiar o desenvolvimento das plantas, favorecendo a produção de biomassa.

II.E. CONCLUSÃO

Dentre os macronutrientes, as maiores acumulações foram de nitrogênio, fósforo e cálcio e os menores em potássio e magnésio nas espécies estudadas. A média dos valores de nitrogênio foliar nas espécies foi maior no tratamento com estresse hídrico do que no sem estresse hídrico. Para o fósforo entre as espécies os valores foram similares nos tempos de pré-aclimatação, assim como para o potássio. O cálcio e o magnésio foram maiores em *S. macrophylla* e *C. guianensis* do que em *B. excelsa* e *H. courbaril*. O acúmulo de biomassa total foi maior em *S. macrophylla* e *C. guianensis*. O estresse hídrico imposto não foi suficiente para interferir no processo de absorção desses nutrientes. O efeito dos nutrientes foliares não interferiu no desenvolvimento e no crescimento das espécies. *S. macrophylla* e *C. guianensis* foram às espécies mais tolerantes aos diferentes regimes de luz e a baixos níveis de água.

Sobrevivência, crescimento e partição de assimilados em mudas de espécies florestais em resposta a tempos de pré-aclimação à luz solar plena e a níveis de regime hídrico

(Normas da Revista Acta Amazonica)

RESUMO

O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito dos tempos de pré-aclimação à luz solar plena e os níveis de regimes hídricos sobre as taxas de sobrevivência, sobre o crescimento e na partição de assimilados em mudas de *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* e *Hymenaea courbaril*. Foram usados seis tratamentos independentes de pré-aclimação à luz solar plena (TPS), sendo estes de 0, 90, 180, 360, 540 e 720 min durante 30 dias. Após o período de 30 dias, as mudas dos TPS ficaram expostas à luz solar plena por mais 120 dias durante o dia todo, com exceção de TPS = 0 min, que correspondeu a plantas mantidas constantemente em casa de vegetação até o final do experimento. Cada TPS foi submetido desde o início até o fim do experimento a dois níveis de regime hídrico (TH); com estresse moderado (CE) e sem estresse (SE). O tratamento CE correspondeu a um potencial hídrico da folha, mensurado entre 4:30 e 06:00 h, de -500 a -700 kPa. O tratamento SE correspondeu a plantas bem irrigadas (solo mantido à capacidade de campo e potencial hídrico foliar de -300 kPa. No final de 120 dias, avaliou-se a sobrevivência, o incremento médio em altura (IMA) e diâmetro (IMD), a produção de folhas, a matéria seca da folha (MSF), matéria seca do caule (MSC), matéria seca da raiz (MSR), matéria seca da parte aérea (MSPA) e a relação MSPA/MSR. As

variáveis IMA e IMD e a produção do caule (MSC) foram maiores em *S. macrophylla* do que nas outras espécies estudadas, observou-se também que *S. macrophylla* teve seu crescimento reduzido quando expostas a baixa intensidade de luz (TPS = 0). Todas as espécies foram tolerantes quando expostas a luz solar plena e ao estresse hídrico moderado, com exceção de *H. courbaril* em TPS = 720 min submetida a deficiência hídrica que teve 100% de mortalidade. De modo geral, os parâmetros analisados indicam resultados relevantes para o desenvolvimento das espécies com destaque para *S. macrophylla* e *C. guianensis* que foram as espécies que mais se aclimataram aos diferentes tipos de estresse ambientais.

PALAVRA CHAVE: mortalidade, matéria seca área e raiz, luz, água, espécies florestais

Survival, growth and assimilate partitioning in seedlings of four Amazonian tree species in response to times of pre-acclimation to full sunlight and two levels of water regime

ABSTRACT

The aim of this study was to assess the effect of times of pre-acclimation to full sunlight and levels water regime on the survival rate, growth and assimilate partitioning in seedlings of *Bertholletia excelsa*, *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* and *Hymenaea courbaril*. We used six independent treatments of pre-acclimation to full sunlight (TPS), which were: 0, 90, 180, 360, 540 and 720 min for 30 days. After the 30 days pre-acclimation period, all plants were exposed to full sunlight for 120 days during the whole day, except for TPS of 0 min, which corresponded to plants kept constantly at low light (in a greenhouse) until the end of the experiment. Each TPS was submitted from the beginning to the end of the experiment at two levels of water regime (TH): moderate water stress (CE) and without water stress (SE). The CE treatment corresponded to a leaf water potential, measured between 4:30 and 06:00, from -500 to -700 kPa. Treatment SE corresponded to well-watered plants (soil maintained at field capacity and leaf water potential of -300 kPa). At the end the experimental period (30+120 days) there were assessed the survival rate, the average increase in height (IMA) and diameter (IMD), leaf production, leaf dry matter (MSF), stem dry matter (MSC), root dry matter (MSR), shoot dry matter (MSPA) and the shoot/root ratio (MSPA/MSR). IMA, IMD and MSC were higher in *S. macrophylla* than in other species. It was also observed that *S. macrophylla* had reduced growth when exposed to low light intensity (TPS=0). Almost all species were tolerant to sudden exposure to full sunlight and moderate water stress. The exception was found in *H. courbaril*, at

the TPS treatment of 720 min under moderate water deficit, on which 100% mortality was recorded. In general, *S. macrophylla* and *Carapa guianensis* were the species that showed the greater capability to endure the physiological stresses caused by sudden exposure to full sunlight and mild water stress.

KEY WORD: mortality, shoot dry matter, root dry matter, light, water stress, forest species

III.A. INTRODUÇÃO

Em florestas úmidas tropicais, a luminosidade é alterada, com pouca luz atingindo o sub-bosque da floresta, o que influencia no crescimento de mudas e arvoretas no ambiente natural (Fetcher *et al.* 1994). Assim, devido aos baixos níveis de luminosidade no sub-bosque, mudas e arvoretas crescem lentamente levando décadas para atingir o dossel (Clark e Clark 2001). Em um dia ensolarado, a radiação fotossinteticamente ativa varia de menos de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no sub-bosque da floresta, atingindo mais de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas clareiras médias e até $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no campo aberto. Em florestas tropicais, a alta disponibilidade de luz nas aberturas ou clareiras promove preferencialmente o crescimento de espécies pioneiras. As plantas de modo geral se aclimatam às variações nos diferentes regimes de luz (Fetcher *et al.* 1994). Em seu ambiente natural, recebem um regime de luminosidade muito variado ao longo do seu crescimento, com pouca luz na fase juvenil (no sub-bosque) e irradiância plena no topo da copa das árvores na fase adulta. Ademais, o regime de luz no sub-bosque é caracterizado por alta variabilidade temporal por causa dos feixes de radiação direta “*sunflecks*” que penetram no dossel da floresta (Fetcher *et al.* 1994; Marengo e Vieira 2005). A duração dos sunflecks é dependente de muitos fatores, dentre eles, tamanho e geometria da abertura, densidade e orientação das folhas, latitude, estação do ano, presença de nuvens e altura do dossel (Dalling *et al.* 1999). Embora plantas do sub-bosque sejam capazes de manter um balanço positivo de carbono na ausência de “*sunflecks*”, a luz continua sendo o maior fator ambiental limitante para o crescimento e reprodução em ambiente de sub-bosque. Plantas de sub-bosque adaptadas à sombra podem exibir mecanismos fisiológicos bem desenvolvidos para o uso eficiente dos “*sunflecks*”. No entanto, plantas

submetidas a diferentes tipos de estresse ambientais possuem mecanismos adaptativos para sua sobrevivência.

O estresse é considerado como um desvio significativo das condições ótimas para a vida, e induz a mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo, as quais são reversíveis ou podem se tornar permanentes. Em qualquer lugar que as plantas cresçam, elas estarão sujeitas as condições de múltiplos fatores de estresse, os quais limitarão seu desenvolvimento e suas chances de sobrevivência (Larcher 2006). A aclimatação de mudas através da restrição de água proporciona alterações fisiológicas, as quais ocorrem bem antes que os sintomas possam ser percebidos visualmente. À medida que o solo seca, torna-se mais difícil às plantas absorverem água, porque aumenta a força de retenção e diminui a disponibilidade de água no solo às plantas (Bergamaschi 1992). A relação entre o nitrogênio e o fósforo é usada para inferir sobre a importância desses nutrientes para o crescimento das plantas, uma relação N/P acima de 16, indica uma baixa redução no crescimento, devido à baixa disponibilidade de fósforo no solo (Koerselman e Meuleman 1996; Güsewell 2004). A extensão dos efeitos do déficit hídrico nas espécies vegetais depende da sua intensidade e da duração da capacidade genética das plantas em responder às mudanças do ambiente (Larcher 2006). Para Grant (1992) o desenvolvimento de mecanismos de adaptação das plantas é influenciado pelo nível de CO₂, pela radiação solar, pela temperatura e umidade relativa do ar.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito dos tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e aos níveis de regimes hídricos sobre as taxas de sobrevivência, sobre o crescimento e na partição de assimilados em mudas de quatro espécies florestais da Amazônia.

III B. MATERIAL E MÉTODOS

III.B.1. Local do experimento e espécies estudadas

Conforme mostrado no capítulo I, seção I.B.1.

III.B.2 Determinação dos tratamentos de pré-aclimatação à luz solar plena e dos tratamentos hídricos

Conforme mostrado no capítulo I, seção I.B.2.

III.B.3. Medição das variáveis ambientais

Conforme mostrado no capítulo I, seção I.B.3.

III.B.4. Determinações das variáveis de crescimento

Mensalmente até o final do experimento (120 dias) foi medida a altura da planta com uma trena (base ao ápice) e o diâmetro (a 5 cm do solo) utilizando um paquímetro digital e também contado o número de folhas das cinco repetições por tratamento de cada espécie. O incremento em altura e diâmetro foi calculado como a diferença entre a altura ou diâmetro no final e no início do experimento dividido pelo período de crescimento mensal: Incremento em altura = $(A_{t2} - A_{t1})$

/tempo decorrido; Incremento em diâmetro = $(D_{t2} - D_{t1}) / \text{tempo decorrido}$). A produção mensal da folha (PMF) foi calculada da mesma forma do incremento.

III.B.5. Determinação da matéria seca da parte área e raiz

Conforme mostrado no capítulo II, seção II. B.5

III.B.6. Análises Estatísticas

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado. Os tratamentos foram organizados num arranjo fatorial 4x6x2 (espécies, TPS e RH) com cinco repetições e duas folhas por repetição. Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA). O efeito do TPS nas variáveis estudadas foi analisado mediante análise de regressão. O programa Sigma Plot 11.0 (Systat Software, Inc, USA) foi utilizado nas análises estatísticas.

III.C.3. RESULTADOS

III.C.1. Incremento em altura, diâmetro e produção de folhas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*

Houve diferença altamente significativa ($p < 0,01$ Tabela 1C-Anexo) entre espécies e entre os tratamentos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS), assim como nos tratamentos hídricos (TH) no que se refere ao crescimento das mudas. O incremento médio em altura (IMA) e

incremento médio em diâmetro (IMD) em *S. macrophylla* foram mais elevados do que nas outras espécies estudadas, assim como entre os TPS e níveis de regimes hídricos (Figura 1,2).

As mudas expostas a baixa intensidade de luz (TPS = 0) tiveram menor crescimento. Para *C. guianensis* o IMA nos níveis de regimes hídricos (SE e CE) tiveram pouca variação entre os TPS. Em *B. excelsa*, observa-se menor crescimento do que nas outras espécies. No IMD de 360 a 720 min *C. guianensis* foi maior quando submetidas à deficiência hídrica em relação aos outros tratamentos (Figura 3C). Em geral para essa espécie o IMD foi quase o dobro ($0,86 \text{ mm mês}^{-1}$) daquele observado em *B. excelsa*. O IMA para *H. courbaril* em 90 min e 180 min SE foram mais altos do que em CE, o mesmo foi observado para o IMD nesses tratamentos (Figura 1,2D). O IMD em *B. excelsa* foi maior em TPS de 90 a 720 min em condições de sem estresse hídrico do que sob deficiência hídrica (Figura 2D). Para essa espécie o IMA teve pouca variação entre os TPS à luz solar plena e níveis de regimes hídricos (Figura 1A).

Em relação à produção mensal de folhas (PMF) houve diferença altamente significativa ($p < 0,01$ Tabela 1C-Anexo) entre as espécies, assim como nos TPS e TH. A PMF foi maior em *S. macrophylla* e *C. guianensis* com taxa média de 25,3 e 6,4 folíolos mês^{-1} , respectivamente para as mudas sem e com estresse hídrico (Figura 3B,C). Em *H. courbaril* e *B. excelsa* foram encontrados as menores médias, de 2,9 nas mudas sem estresse hídrico e 2,3 folhas mês^{-1} para as mudas submetidas à restrição hídrica, respectivamente (Figura 3A,D). Para *S. macrophylla* e *C. guianensis* os maiores valores da PMF foram observados no tratamento SE e CE, respectivamente. No ambiente de baixa luminosidade (TPS = 0) houve redução da PMF em todas as espécies estudadas, com os valores oscilando de 0,37 (*H. courbaril*), 0,9 (*B. excelsa*), 2,3 (*C. guianensis*) e 10,4 (*S. macrophylla*) (Figura 3).

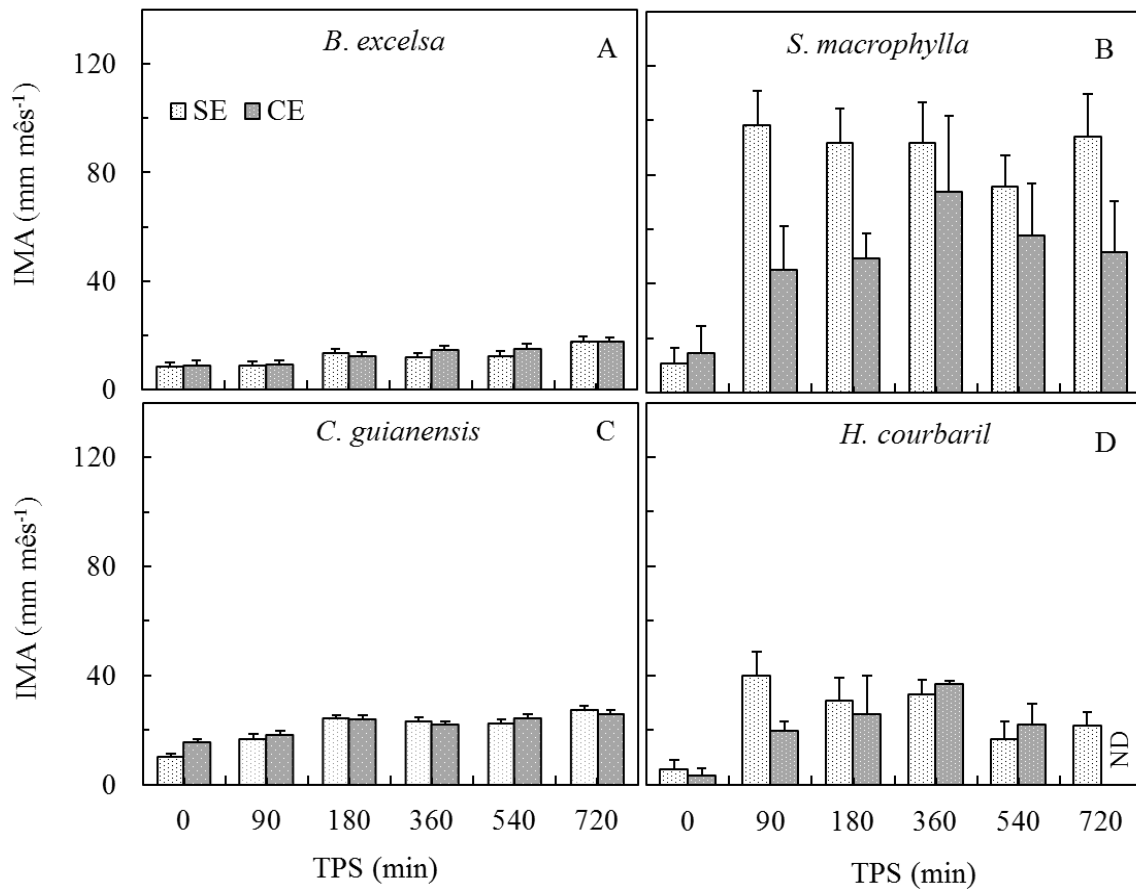


Figura 1. Incremento mensal em altura (IMA) em função dos tempos de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regimes hídricos em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

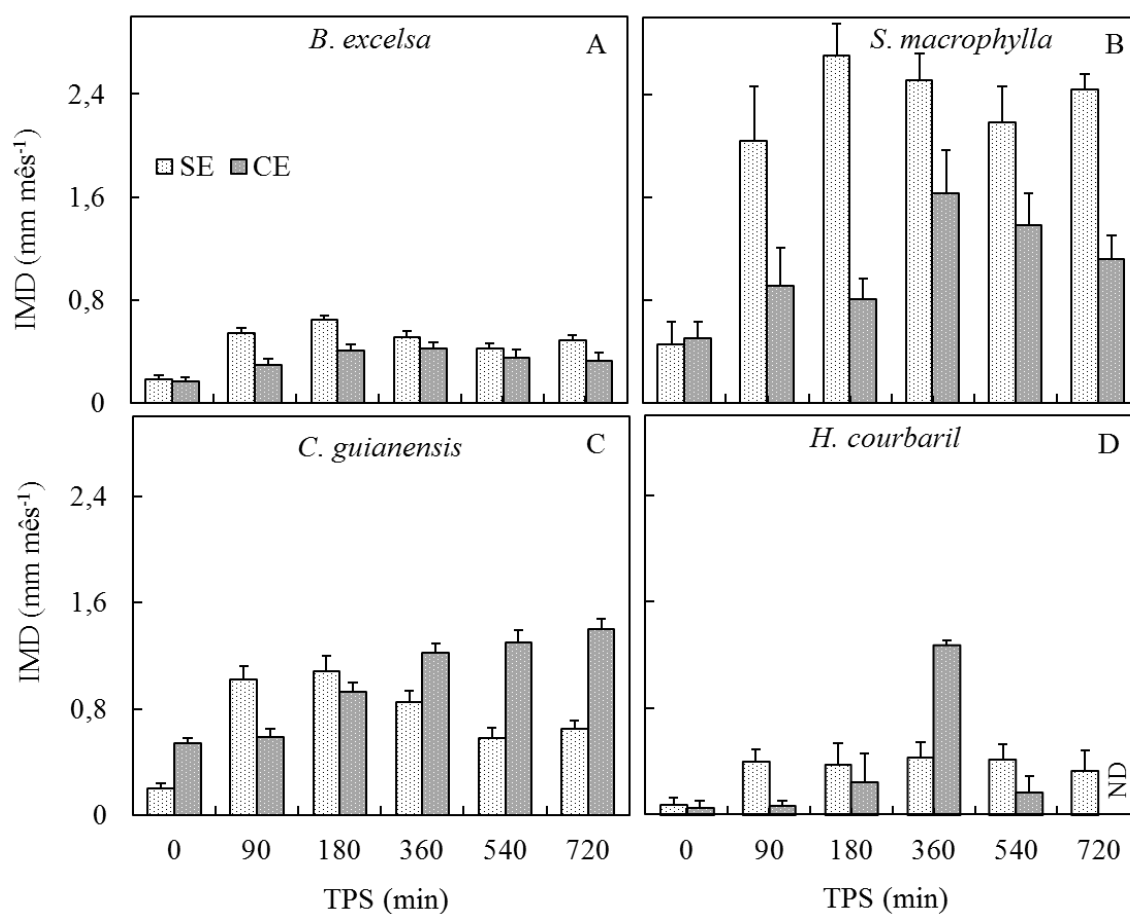


Figura 2. Incremento mensal em diâmetro (IMD) em função do tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade.

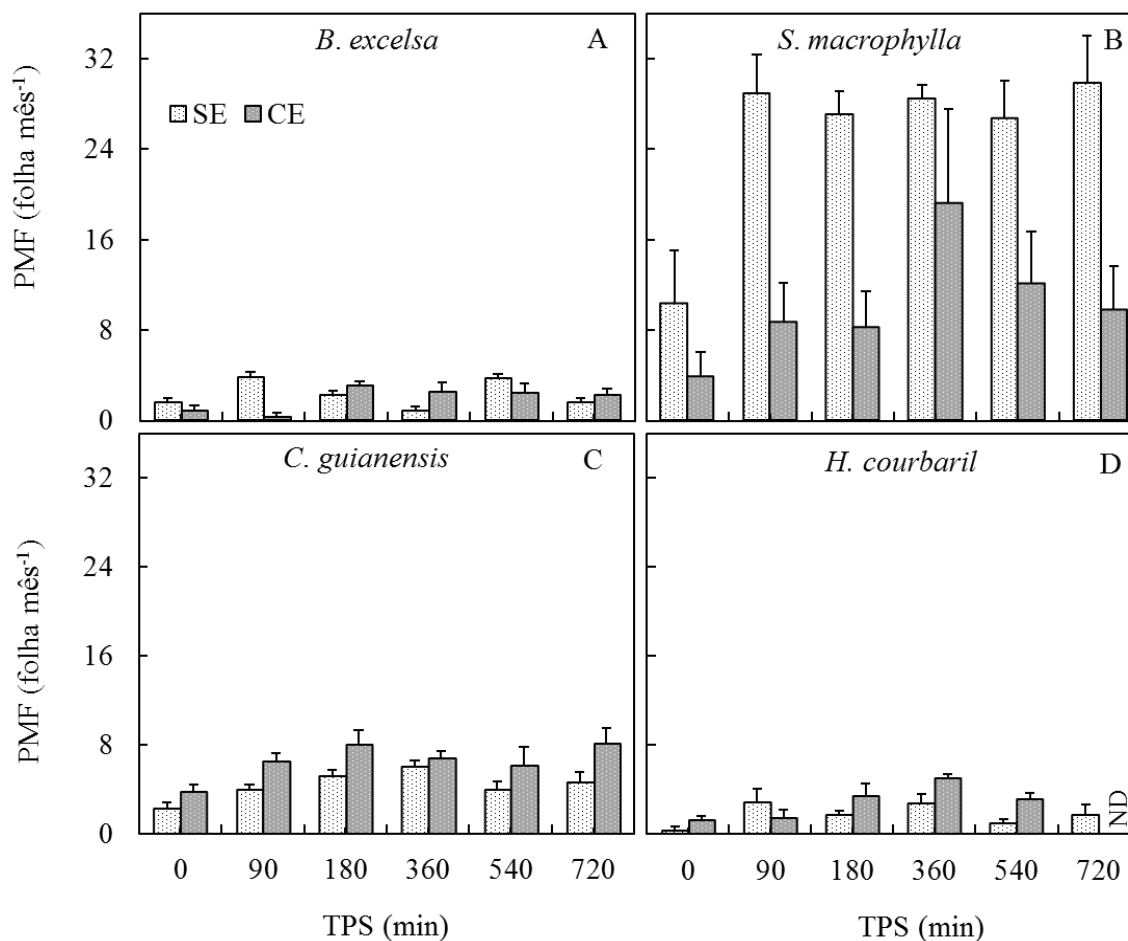


Figura 3. Produção mensal de folhas (PMF) em função do tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico em mudas de *B. excelsa* (A), *S. macrophylla* (B), *C. guianensis* (C) e *H. courbaril* (D). Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade.

III.C.2. Partição de assimilados em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*

Houve diferença altamente significativa ($p < 0,01$ Tabela 1C-Anexo) entre as espécies, TPS e TH para a matéria seca da folha (MSF), caule (MSC), raiz (MSR). A figura 4, 5 e 6 mostra

os valores da MSF, MSC, MSR. *S. macrophylla* aloca a maior parte da matéria seca para o caule a partir do TPS de 90 a 720 min nas mudas sem estresse hídrico (Figura 5B). Em *B. excelsa* os menores valores foram encontrados no TPS = 0 em todas as partes da planta (folha, caule e raiz) assim como para as outras espécies (Figura 4, 5 e 6). Para *B. excelsa* no TPS de 360 min verificou que as mudas submetidas ao estresse hídrico tiveram maior MSF (12,0 g planta⁻¹), MSC (12,8 g planta⁻¹) e maior MSR (11,7 g planta⁻¹) do que nos demais tratamentos. As mudas de *C. guianensis* sem estresse hídrico alocam a maior parte da matéria seca para a folha, principalmente no TPS de 180 min (38,5 g planta⁻¹), por outro lado a menor MSF foi encontrada nas mudas com estresse hídrico no TPS de 0 min (7,5 g planta⁻¹) (Figura 4). No TPS de 360 min sem estresse hídrico, *H. courbaril* teve a maior produção de matéria seca entre as partes com média de 10,3 (raiz), 9,1 (caule) e 7,5 (folha) g planta⁻¹ (Figura 6, 5 e 4). De maneira geral, *H. courbaril* foi a espécie com menor produção de matéria seca entre as partes tanto nos tempos de pré-aclimação como nos níveis hídricos. A matéria seca da raiz foi maior em *S. macrophylla* e *C. guianensis* do que em *B. excelsa* e *H. courbaril* (Figura 6). Em *S. macrophylla* os maiores valores foram encontrados nos tempos de pré-aclimação sem estresse hídrico com destaque para os tempos a pleno sol (90 a 720 min). Em *H. courbaril* foram encontrados os menores valores, com média de 10,3 a 0,94 g planta⁻¹ respectivamente nos tratamentos sem e com estresse hídrico.

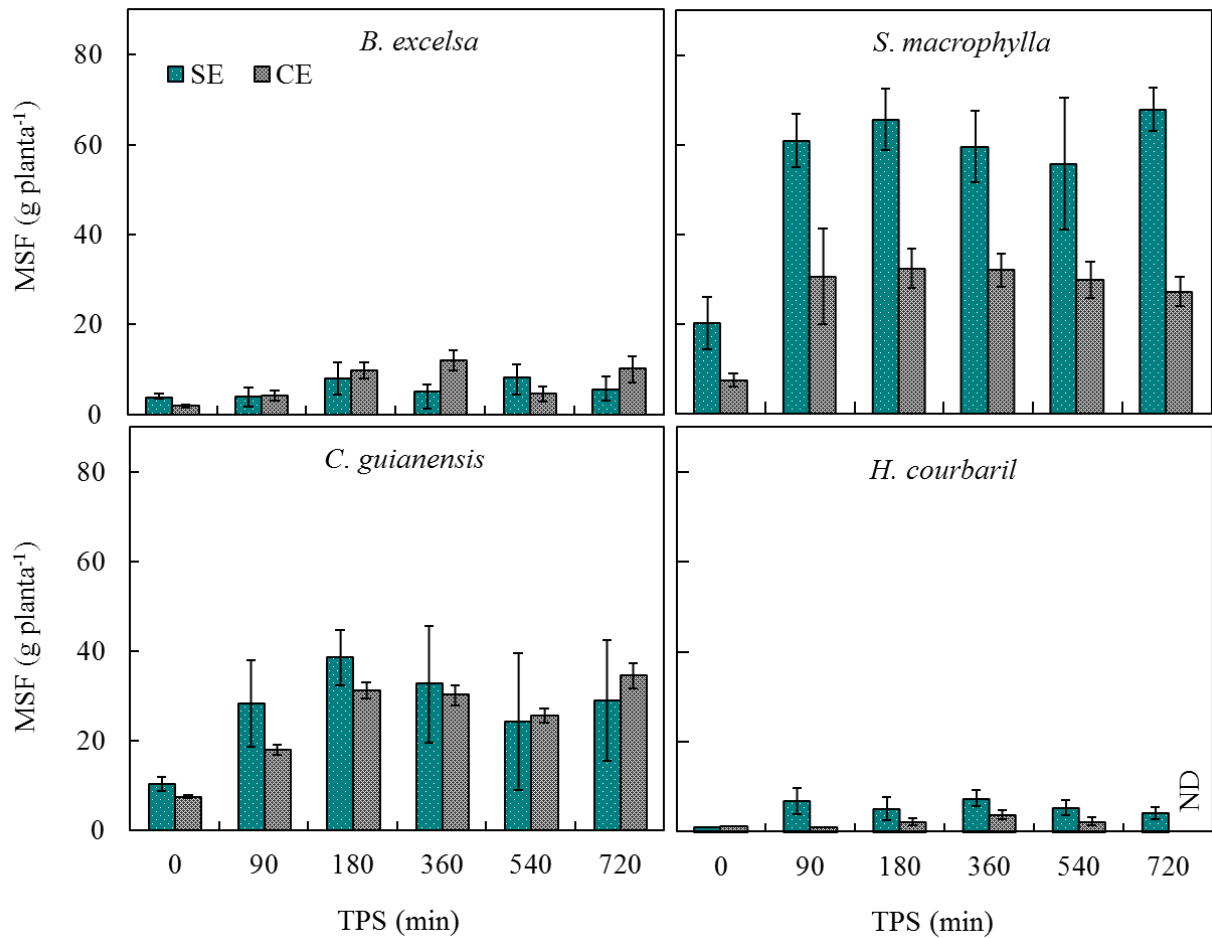


Figura 4. Partição da matéria seca da folha (MSF) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P.). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade.

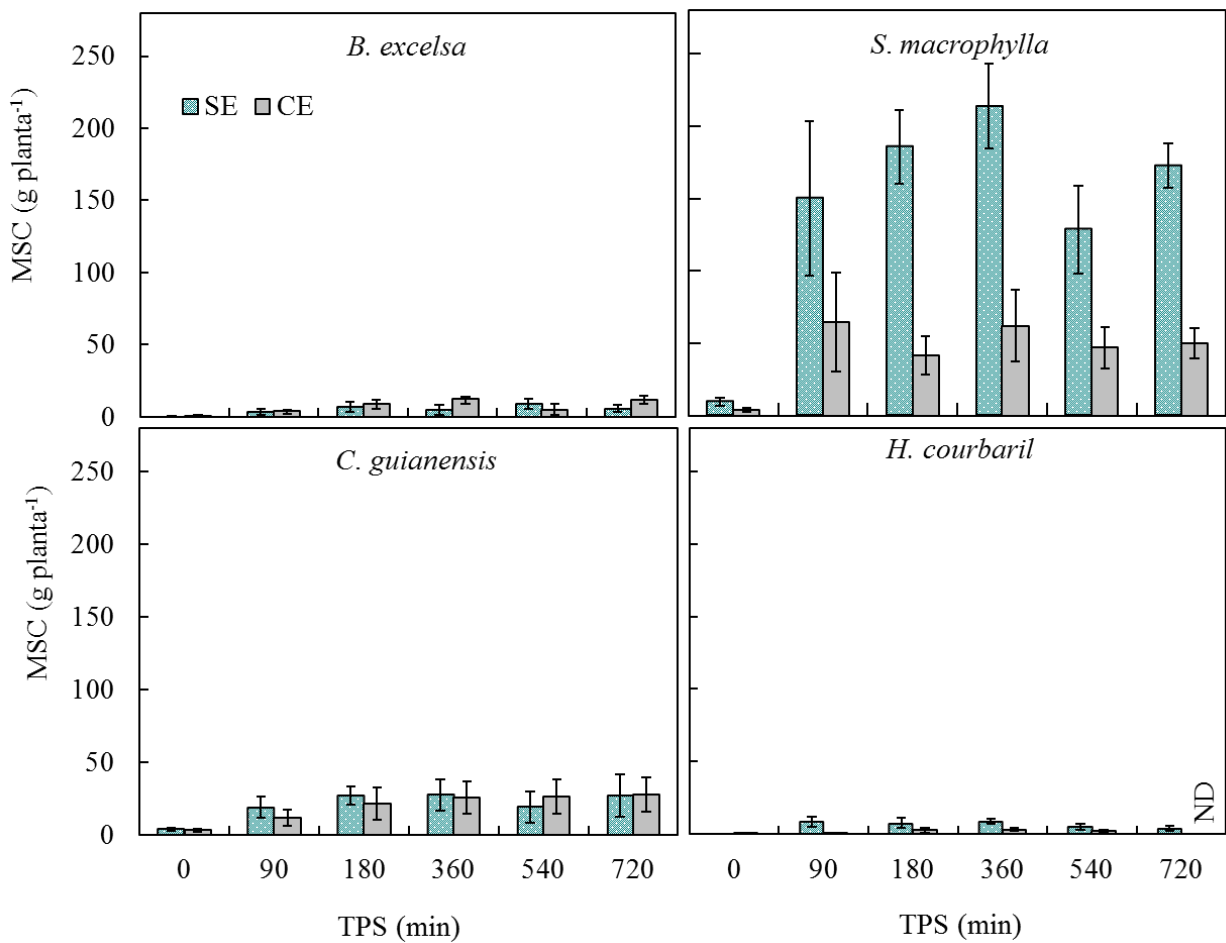


Figura 5. Partição da matéria seca do caule (MSC) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade.

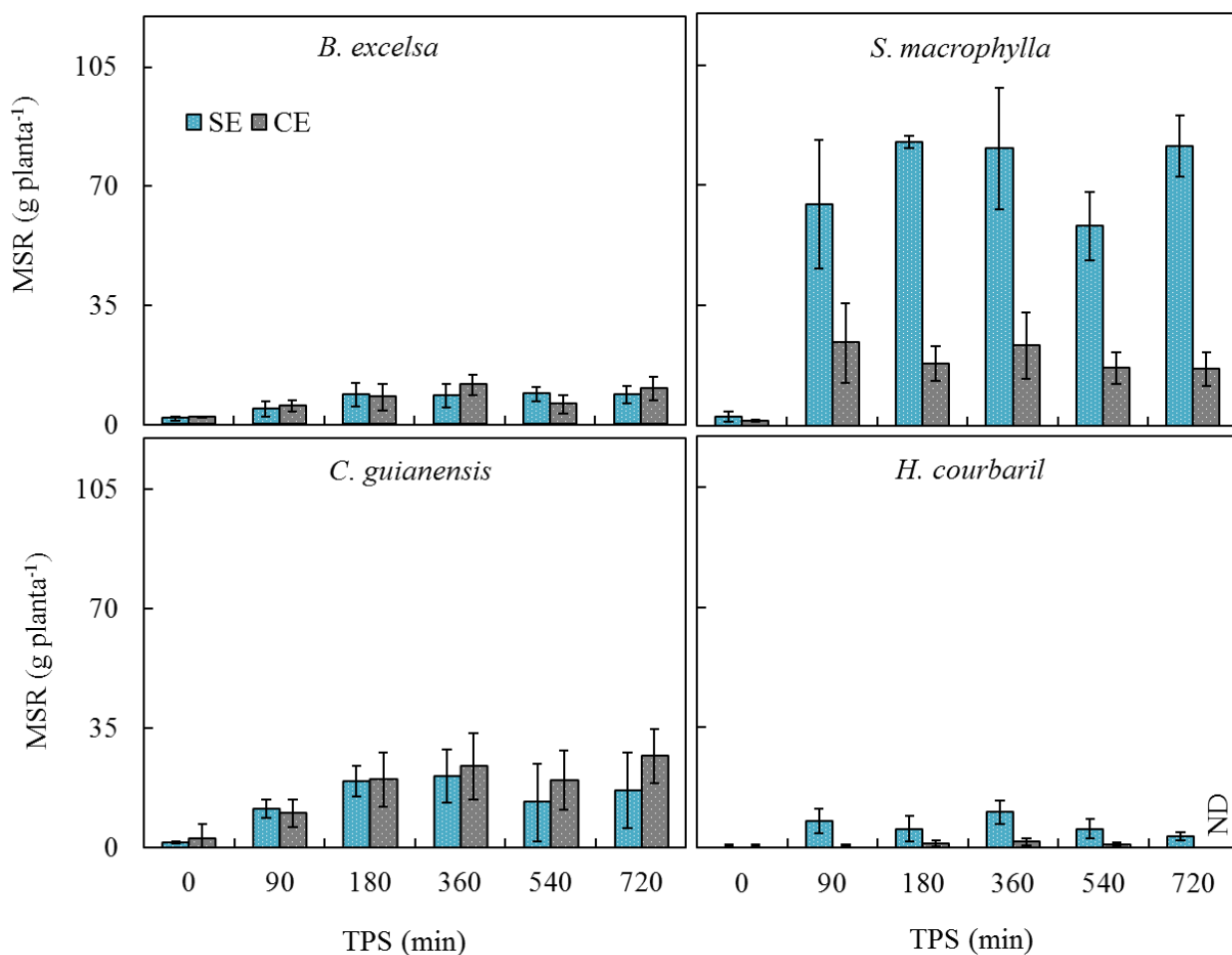


Figura 6. Partição da matéria seca de raiz (MSR) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em resposta a tempo de pré-aclimatação à luz solar plena (TPS) e a níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P.). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade.

Na Figura 7 observa-se a matéria seca da parte aérea (MSPA) e a relação entre a MSPA/Raiz. Para essas variáveis, houve efeito significativo ($p < 0,01$ Tabela 1C-Anexo) entre as espécies, tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e tratamentos hídricos. Os maiores valores médios em MSPA foram observados em *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* nas mudas

SE sob TPS de 360 min ($287,9 \text{ g planta}^{-1}$), 180 min (70 g planta^{-1}) e 360 min ($16,6 \text{ g planta}^{-1}$), respectivamente (Figura 8). *B. excelsa* teve maior produção de MSPA nas mudas CE em TPS de 360 min ($24,8 \text{ g planta}^{-1}$). A relação MSPA/Raiz foi maior em TPS = 0 em *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* (Figura 8). A relação MSPA/Raiz foi maior em *S. macrophylla*, *C. guianensis*, *H. courbaril* e *B. excelsa*. Entre os níveis de estresses hídricos houve variação nas espécies. Em *S. macrophylla* e *C. guianensis* os valores mais altos foram encontrados em CE ($5,6 \text{ g planta}^{-1}$) e SE ($4,7 \text{ g planta}^{-1}$) respectivamente. Para *B. excelsa* as mudas mantidas em condições de SE e CE foram semelhantes. No tratamento CE, *H. courbaril* teve quase o dobro do valor encontrado no tratamento SE.

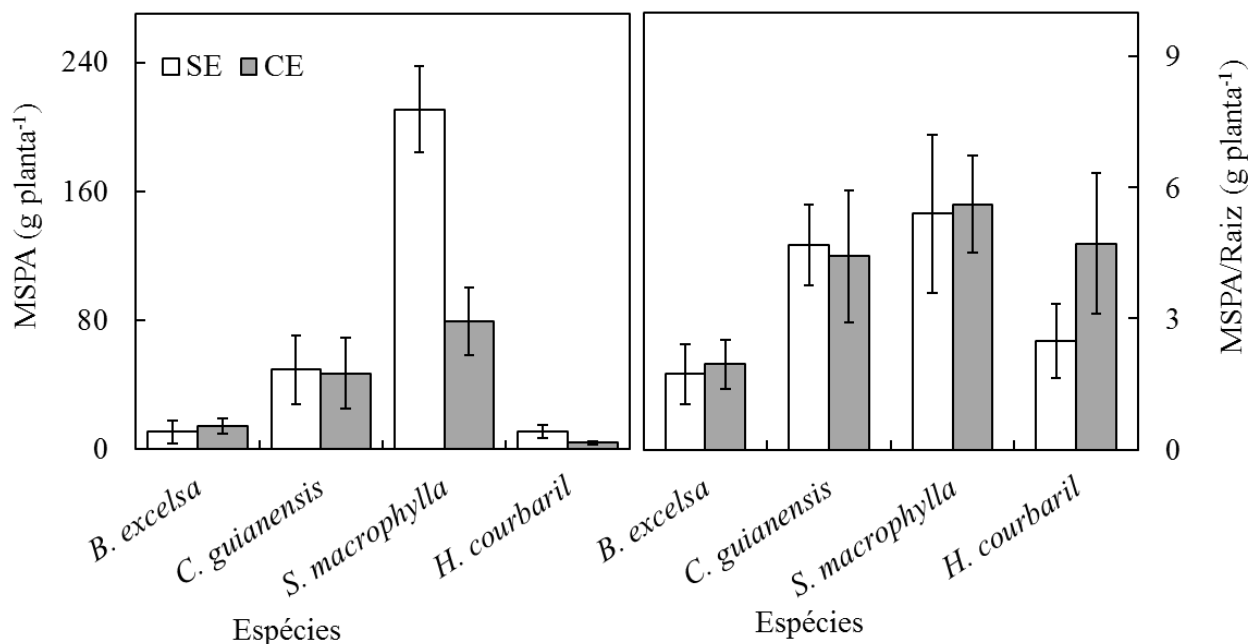


Figura 7. Matéria seca da parte aérea (MSPA) e relação entre a parte aérea e raiz (MSPA/Raiz) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em função dos níveis de regime hídrico. Cada barra representa a média de cinco plantas e duas folhas por planta (\pm D.P).

Na figura 8 observa-se a diferença na partição dos assimilados (folha, caule e raiz) entre as espécies nos tratamentos hídricos. A distribuição da MSC foi maior em *S. macrophylla* nas

mudas submetidas ao regime hídrico SE (143,4 g planta⁻¹) do que nas mudas CE (44,9 g planta⁻¹). *B. excelsa* investe mais nas raízes do que nas partes aéreas (folhas e caule) isto ocorre com mais evidências no tratamento com estresse hídrico moderado do que no tratamento sem estresse hídrico. Para *C. guianensis* a maior média da matéria seca foi encontrada na folha no tratamento sem estresse hídrico (27,2 g planta⁻¹) e a menor no tratamento com estresse hídrico moderado (24,5 g planta⁻¹). *H. courbaril* apresentou maior distribuição da matéria seca em condições de sem estresse hídrico, com valores similares entre a folha, caule e raiz, sendo o maior valor encontrado no caule (5,8 g planta⁻¹) do que nas outras partes.

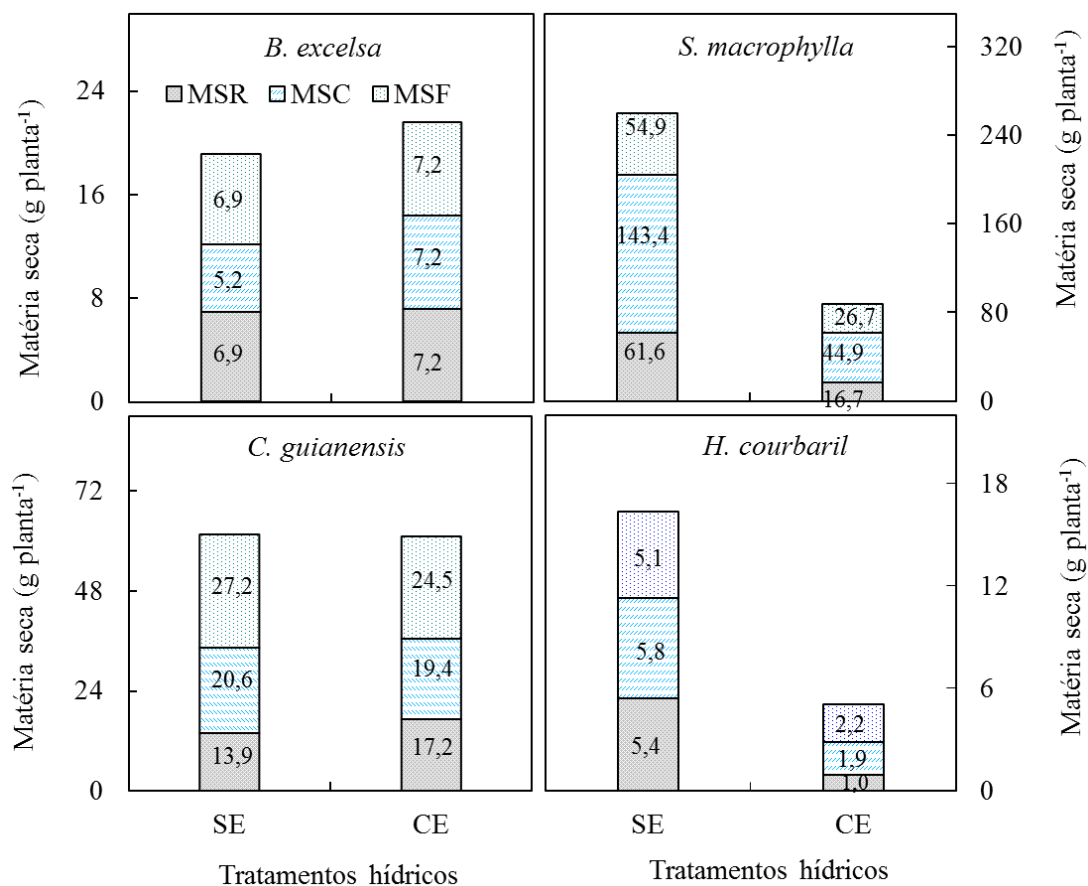


Figura 8. Partição da matéria seca da folha (MSF), caule (MSC) e raiz (MSR) em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* função dos níveis de regime hídrico.

III.C.3. Taxa de sobrevivência em *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*

Ao final do experimento a taxa de sobrevivência oscilou entre as espécies e entre os tratamentos de pré-aclimação à luz solar plena (TPS), assim como nos níveis de regimes hídricos. Para *B. excelsa* no TPS de 0, 180 e 360 min em condições de SE e CE a taxa de sobrevivência foi igual (100%) (Figura 9). Em 90 e 540 min CE, a taxa de sobrevivência foi maior do que no tratamento SE, contrário ao observado em TPS de 720 min, onde a porcentagem de sobrevivência foi maior (80%) nas mudas SE. Para *S. macrophylla* em todos os TPS em condição de CE a taxa de sobrevivência foi de 100% nesses tratamentos (Figura 9). Observou-se que a partir de 180 a 720 min, as mudas em condições de SE tiveram uma taxa de sobrevivência igual a 60%. *C. guianensis* foi à espécie que teve 100% de sobrevivência em todos os TPS e em ambos os níveis de regimes hídricos (Figura 9). *H. courbaril*, assim como *C. guianensis* tiveram 100% de sobrevivência nos TPS SE, no entanto, essa espécie apresentou alta taxa de mortalidade no TPS CE, especificamente em 720 min, onde observou-se que todas as repetições foram perdidas (0% de sobrevivência) (Figura 9).

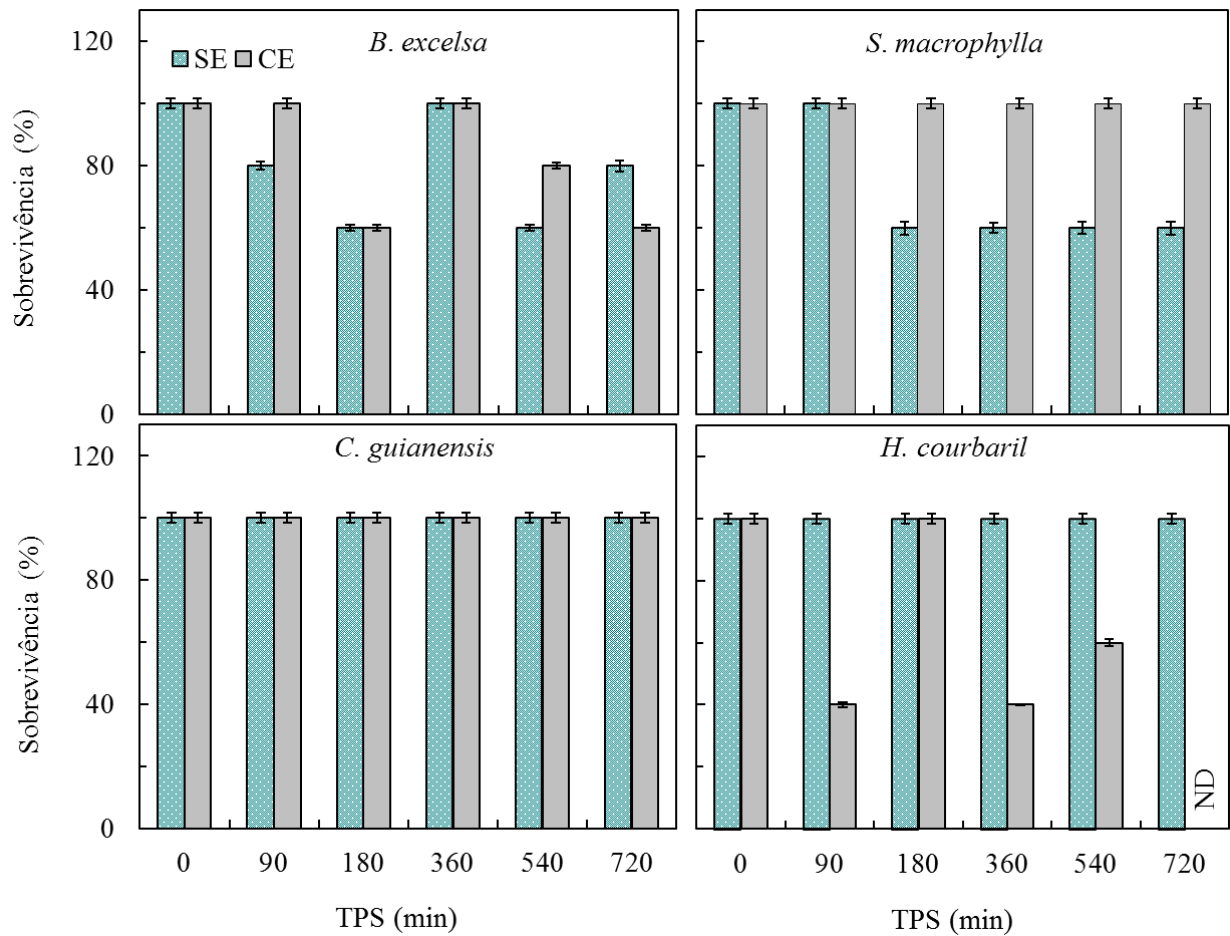


Figura 9. Taxa de sobrevivência em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril* em função dos tempos de pré-aclimatação à luz solar plena e dos níveis de regime hídrico. Média de cinco folhas por planta (\pm D.P). A sigla ND em *H. courbaril* no TPS = 720 min com estresse hídrico, indica valores não determinados uma vez que houve mortalidade.

III. D. DISCUSSÃO

III.D.1 Incremento em altura, diâmetro e na produção de folhas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*

O crescimento da planta é influenciado pela genética da espécie e, também, pelas condições do ambiente com os fatores climáticos (Lamprecht 1990). Geralmente plantas exigentes luminosidade, cresceram mais rápido do que aquelas mantidas na sombra. O crescimento em altura e diâmetro são uns dos principais parâmetros para avaliar o aumento da produção em espécies lenhosas (Gonçalves 1992). Para Gonçalves e Passos (2000) a baixa disponibilidade hídrica pode afetar diretamente o crescimento em altura e em diâmetro, pois acelera a redução da expansão celular e a formação da parede celular e diminui a produção de carboidratos. Segundo Sette Junior *et al.* (2010), a avaliação contínua do diâmetro é importante para entender a reação das espécies aos estímulos e variações das condições ambientais, como a luminosidade e precipitação. O incremento médio em diâmetro observado no presente estudo concorda com outros autores (Camargo *et al.* 1994; Bauch e Dunisch 2000). As maiores taxas de IMA e IMD observados em *S. macrophylla* e *C. guianensis* podem ser atribuídas a dois fatores. Primeiro, as maiores taxas de fotossíntese e pela maior produção de folhas. Outro fator refere-se a sua maior AFE. Isto porque plantas com maior AFE tendem a apresentar crescimento mais rápido (Poorter e Bongers 2006). Além disso, o crescimento na fase inicial de mudas tende a ser mais rápido em plantas que produzem sementes maiores (Janos 1980) o que implicaria em vantagem para *C. guianensis*, cujas sementes têm massa de 25 g (Ferraz *et al.* 2002). Gonçalves (2008) relata que pequenas reduções no potencial hídrico do solo afetam tanto a divisão celular quanto o alongamento celular. As taxas do IMD observadas em *B. excelsa* e *C. guianensis* concordam com

as médias de crescimento relatada por outros autores, tanto para *B. excelsa* (0,5 mm mês⁻¹, Camargo *et al.* 1994), como para *C. guianensis* (0,95 mm mês⁻¹, Bauch e Dunisch 2000). Os valores de IMD observados na *B. excelsa* (em TPS = 0) concordam com os valores relatados por Pena-Claros *et al.* (2002). A diferença entre os valores de IMD em TPS acima de zero e as taxas de crescimento relatadas por Pena-Claros *et al.* (2002) foi atribuída à diferença nas condições experimentais; por exemplo, esses autores utilizaram arvoretas de maior idade. Os valores de IMA observados em *B. excelsa* e *C. guianensis* são similares aos relatados por Azevedo e Marengo (2012) para *Minuartia guianensis*. Cornelissen *et al.* (1996) demonstraram que a variação do IMA em mudas de plantas lenhosas pode ser explicada em parte pela variação na morfologia da folha e pela alocação da biomassa. Em geral, o nível de irradiância afetou o crescimento das plantas, sendo que plantas sob menor irradiância apresentaram menor crescimento mesmo com suprimento de nutrientes, as plantas apresentaram maior biomassa sob maior irradiância. A maneira como a eficiência dos nutrientes é utilizada para a sobrevivência e o crescimento das plantas é um parâmetro importante que quantifica a produção primária no ecossistema terrestre (Aerts e Chapin 2000). Silva *et al.* (2004) relatam que o número de folhas em mudas de faveira (*Clitoria fairchildiana*) em diferentes níveis de radiação não diferiu estatisticamente em pleno sol e na sombra. Concluíram que essa espécie por ser heliófila, se desenvolve melhor a pleno sol, confirmando a intolerância ao sombreamento. Resultados relatados neste trabalho para a produção mensal de folhas em *H. courbaril* são semelhante ao observado por Carvalho Filho (2003) para a mesma espécie. Barros e Barbosa (1995) verificaram que a disponibilidade de água reduziu o número de folhas em plantas de *A. macrocarpa* e *A. farnesiana*, semelhantes ao observado em *B. excelsa*. Conforme observado o nível hídrico e o sombreamento causaram redução também no número de folhas em gramíneas forrageiras (Silva

et al. 2005) e em *Caesalpinia ferrea* (Lima *et al.* 2008). A baixa produção do número de folhas observadas em *B. excelsa* e *H. courbaril* provavelmente ocorreu devido aos baixos teores de Ca encontrados nessas espécies, uma vez que a redução desse nutriente ocasiona a senescência precoce das folhas (Inman-Bamber 2004). A produção de folhas observada em *B. excelsa* e *H. courbaril* no tratamento com estresse hídrico moderado é semelhante com aqueles relatados por Barros e Barbosa (1995), que observaram menor produção de folhas em plantas de *A. macrocarpa* and *A. farnesiana* submetidas a restrição hídrica.

III.D.2. Partição de assimilados em mudas de *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*

A partição de assimilados em plantas que se desenvolvem em condições naturais é constantemente afetada pela disponibilidade de água, luz e nutrientes. A ausência de qualquer um desses recursos constitui um fator de estresse ambiental reduzindo assim a produtividade da floresta (Parry *et al.* 2002). A massa seca da parte aérea (MSPA) e da raiz (MSR) é variável e permite inferir sobre a translocação orgânica, facilitando o desempenho vegetal em termos de produtividade (Barbosa 1991). Neste trabalho, observou-se que a MSPA da maioria das espécies estudadas foi reduzida com o estresse hídrico (Figura 9), provavelmente devido à menor produção de fotoassimilados causada pela baixa disponibilidade hídrica para as plantas (Matsui e Singh 2003; Ascha *et al.* 2005), além de alterar a distribuição de assimilados entre as partes das plantas (Kumar e Sharma 2009), resultando na redução da produção de matéria seca. No presente estudo o fato de *B. excelsa* investir mais nas raízes indica uma maior quantidade de carbono para se desenvolver em condições de estresse (Hoogenbomm *et al.* 1987). No presente estudo, *S. macrophylla* alocou mais biomassa para o caule, o mesmo ocorreu em mudas de *Parkinsonia*

aculeata e *Tabebuia áurea* (Barbosa *et al.* 2000; Cabral *et al.* 2004). Essa maior distribuição para a parte aérea pode ter ocorrido em virtude das raízes não sofrerem muito os efeitos do déficit hídrico.

Os maiores valores de MSPA e MSR observados no presente estudo sob alta irradiância concordam com os valores relatados por outros autores (Carvalho *et al.* 2006; Silva *et al.* 2007). Em mudas de *Dinizia excelsa*, Varela e Santos (1992) observaram diminuição na produção de matéria seca da parte aérea e do sistema radicular em função da elevação dos níveis de sombreamento. Almeida *et al.* (2004) encontraram maior produção de matéria seca em plantas de *Cryptocaria aschersoniana* cultivadas sob 50% de sombreamento. Já Ramos *et al.* (2004) observaram valores maiores de matéria seca da parte aérea em plantas de *Amburana cearensis* em condições de pleno sol. Em condições de estresse hídrico moderado, Gomes *et al.* (2000) verificaram os menores valores da MSPA em quatro cultivares de feijoeiro, igualmente foi observado por Catuchi *et al.* (2012) para a relação parte aérea/raiz em cultivares de soja. O aumento da relação parte aérea/raiz no ambiente de baixa luminosidade ocorre pela baixa atividade metabólica nas folhas, diminuindo a produção de fotoassimilados para as raízes (Silva *et al.* 2007). Esse comportamento foi observado neste trabalho para a maioria das espécies estudadas. Singh e Singh (2003) também observaram maior alocação de matéria seca em folha e caule de plantas jovens de *Dalbergia sissoo* quando submetidas a diferentes tratamentos hídricos. De modo geral, o estresse hídrico interfere no metabolismo da planta aumentando o conteúdo de matéria seca, fibra e proteína, assim como o percentual de a lignina (Santos *et al.* 2001a). Caldeira *et al.* (2004) mencionam que a avaliação da eficiência de utilização dos nutrientes por parte das diferentes espécies florestais é uma característica importante para auxiliar programas de reflorestamentos. A capacidade de aclimação em alta luminosidade varia de espécie para

espécie dependendo do regime de luz que chega às folhas. Em baixa intensidade de luz, as espécies têm maiores acúmulo de biomassa nas folhas do que nas raízes. Conseqüentemente, as folhas são mais finas e maiores (Poorter 1999). A capacidade de aclimação à irradiância foi também observada por Duz *et al.* (2004) em *Cecropia glazioui* (Sneth), uma espécie pioneira.

III.D.3. Taxa de sobrevivência em *B. excelsa*, *S. macrophylla*, *C. guianensis* e *H. courbaril*

Um dos fatores de maior limitação à sobrevivência de plantas é a deficiência hídrica (Blake 1983; Namirembe *et al.*, 2009). No presente estudo, observou-se que *C. guianensis* foi a espécie que teve 100% de taxa de sobrevivência comparada às outras espécies em todos os TPS, assim como nos níveis de regime hídrico, enquanto que *H. courbaril* foi a que teve a maior taxa de mortalidade, principalmente quando submetida à TPS de 720 min e sob estresse hídrico. Os dados mostraram que essa espécie é a menos tolerante a luminosidade e a falta de água dentre as estudadas. Muitos trabalhos confirmam a importância de conhecer como os fatores ambientais, como luz, temperatura e o regime hídrico atuam no desenvolvimento e no crescimento das espécies (Voltan *et al.* 1992; Brunini e Cardoso 1998). Resultado semelhante na taxa de sobrevivência em *B. excelsa* foi observada por Scoles *et al.* (2011) em diferente intensidade luminosa para essa mesma espécie. Durigan (1990) estudando a taxa de sobrevivência em *Tabebuia avellanedae*, verificou valores de 100% de sobrevivência, igualmente observado para *C. guianensis*. O mesmo foi observado por Poester (2012) em *Erythroxylum argentinum*, uma espécie pioneira. Viani e Rodrigues (2007) relatam que mudas de espécies pioneiras, quando transferidas da regeneração natural, apresentam taxa de sobrevivência significativamente maior

que mudas de espécies não pioneiras. Santos Júnior *et al.* (2004) relatam que a condição de pleno sol é mais favorável à sobrevivência de espécies arbóreas do que em condição de sub-bosque. Outros estudos corroboram com os resultados encontrados em *H. courbaril* como de Souza *et al.* (2010) que mencionam que *H. courbaril* apresentou baixo desempenho e pouca adaptação ao ambiente de pleno sol. Valladares e Pearcy (1997) observaram que a escassez de água aumenta a resistência do fotossistema II à alta temperatura, o que leva ao processo de aclimação, e, assim, melhora a probabilidade de sobrevivência das plantas sob condições de estresse hídrico, resultado semelhante foi observado no presente trabalho para *S. macrophylla* e *C. guianensis*.

III.E. CONCLUSÃO

As plantas exigentes a luminosidade como a *S. macrophylla* e *C. guianensis*, cresceram mais rapidamente do que aquelas mantidas na sombra. As maiores taxas de IMA e IMD foram encontradas em *S. macrophylla* e *C. guianensis* o que pode estar relacionada com as maiores taxas de fotossíntese. Sob condições de luz solar plena ocorreu acúmulo de biomassa nas raízes, caules e folhas para as quatro espécies estudadas. *S. macrophylla* teve maior matéria seca tanto da parte aérea quanto na raiz. *C. guianensis* foi a espécie com a maior taxa de sobrevivência em todos os TPS e em ambos os níveis de regimes hídricos. *H. courbaril* sob alta luminosidade e submetida ao estresse hídrico moderado teve alta taxa de mortalidade indicando que essa espécie é bastante sensível aos fatores ambientais. Conclui-se neste trabalho que *S. macrophylla* e *C. guianensis* apresentaram maior capacidade de aclimação em alta irradiância e em condição de estresse hídrico moderado do que *B. excelsa* e *H. courbaril* para as variáveis analisadas

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base nos resultados obtidos no presente trabalho, as mudas de *B. excelsa*, *C. guianensis*, *S. macrophylla* e *H. courbaril* apresentaram comportamentos fisiológicos diferentes. O estresse hídrico não foi suficiente para causar qualquer efeito sobre o funcionamento dos estômatos e, assim afetar a assimilação de carbono das plantas. Ao final do período de aclimação, as mudas de todas as espécies apresentaram recuperação da fotoinibição, atingindo na relação F_v/F_m valores próximos aos observados no controle (0,79). O tempo de pré-aclimação à luz solar plena de 180 min mostrou-se adequado para *B. excelsa* e *C. guianensis*. Já a exposição ao estresse hídrico moderado teve um efeito benéfico apenas em *C. guianensis* e *S. macrophylla* mostrando que em *B. excelsa* e *H. courbaril* a pré-exposição à luz solar plena é melhor que seja feita em plantas bem irrigadas, diferente da condição de estresse hídrico moderado testado neste estudo. A maior produção de folhas e a maior taxa fotossintética observada em *S. macrophylla* e *C. guianensis* são fatores que resultam em crescimento mais rápido nestas espécies. O crescimento mais lento de *B. excelsa* e *H. courbaril* e a maior sensibilidade ao estresse hídrico moderado indicam que estas espécies sofrem maior impacto em períodos de seca prolongada. A produção da massa seca foi variável, pois cada espécie possui características genéticas diferentes e conseqüentemente, adaptações fisiológicas diferentes. Conquanto, *S. macrophylla* e *C. guianensis* são as espécies com maior potencialidade para serem utilizadas em experimentos de campos numa faixa mais ampla de condições ambientais. De modo geral, conclui-se que espécies florestais que apresentam resistência à alta ensolação, a baixa disponibilidade hídrica e a características nutricionais são importante para o sucesso das atividades florestais, uma vez que afetam as características fotossintéticas, o crescimento e desenvolvimento da planta, principalmente na fase juvenil.

RERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M.D.; Mostoller, S.A. 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology*, 15: 361-370.
- Ackerson, R.C.; Hebert, R.R. 1981. Osmoregulation in cotton in response to water stress. *Plant Physiology*, 67: 484 - 488.
- Aerts, R.; Chapin, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1-67.
- Almeida, L.P.; Alvarenga, A.A.; Castro, E.M.; Zanela, S.M.; Vieira, C.V. 2004. Crescimento inicial de plantas de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. submetidas a níveis de radiação solar. *Ciência Rural*, 34: 83- 88.
- Almeida, L.S.; Maia, N.; Ortega, A.R.; Angelo, A.C. 2005. Crescimento de mudas de *jacaranda puberula* Cham em viveiro submetidas A diferentes níveis de luminosidade. *Ciência Florestal*, 15: 323-329.
- Araújo, J.F.; Haridasan, L. 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 3: 533-542.
- Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts; scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of plant physiology and plant molecular biology*, 50: 601- 639.
- Ascha, F.; Dingkuhnb, M.; Sowc, A.; Audebert, A. 2005. Drought-induced changes in rooting patterns and assimilate partitioning between root and shoot in upland rice. *Field Crops Research*, 93: 223-236.

- Athanasiou, K.; Dyson, B.C.; Webster, R.E.; Johnson, G.N. 2010. Dynamic acclimation of photosynthesis increases plant fitness in changing environments. *Plant Physiology*, 152: 366-373.
- Atkin, O.K.; Scheurwater, I.; Pons, T.L. 2007. Respiration as a percentage of daily photosynthesis in whole plants is homeostatic at moderate, but not high, growth temperatures. *New Phytologist*, 174: 367-380.
- Azevedo, G.F.C.; Marengo, R.A. 2012. Growth and physiological changes in saplings of *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* during acclimation to full sunlight. *Photosynthetica*, 50: 86-94.
- Azevedo, G.F.C. 2009. *Ecofisiologia em mudas de acariquara (Minquartia guianensis Aubl.) e mogno (Swietenia macrophylla King.) aclimatadas à campos abertos*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 82p.
- Barbosa, D.C.; Nogueira, R.J.M.C.; Melo filho, P.A. 2000. Comparative studies of growth in three species of “caatinga” submitted to water stress. *Phyton*, 69: 45-50.
- Barbosa, D.C.A. 1991. Crescimento de *Anadenanthera macrocarpa* (Benth) Brenan (Leguminosae – Mimosoideae), *Phyton*, 52: 51-62.
- Baroni, A.M. 2005. *Caracterização do sistema fotossintético em folhas de plantas jovens de Caesalpinia echinata Lam. (pau-brasil)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo. 72pp.
- Barron-Gafford, G.A.; Will, R.E.; Burkes, E.C.; Shiver, B.; Teskey, R.O. 2003. Nutrient concentrations and contents, and their relation to stem growth, of intensively managed *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* stands of different planting densities. *Forest Science*, 49: 1-10.

- Barros, L.M.; Barbosa, D.C.A. 1995. Crescimento de *Acacia farnesiana* (L.) Willd. em casa de vegetação. *Phyton*, 57: 179-191.
- Bauch, J.; Dunisch, O. 2000. Comparison of growth dynamics and wood characteristics of plantation-grown and primary forest *Carapa guianensis* in Central Amazonia. *Iawa Journal*, 21: 321-333.
- Bergamaschi, H. 1992. Desenvolvimento de déficit hídrico em culturas. In: Bergamaschi, H. *Agrometeorologia aplicada à irrigação*. Porto Alegre: UFRGS, Universidade, p. 25-32.
- Bernacchi, C.J.; Singsaas, E.L.; Pimentel, C.; Portis, A.R.; Long, S.P. 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environment*, 24: 253-259.
- Björkman, O. 1981. *Responses to different quantum flux densities.*—In: Lange, O.L., Nobel, P.S.; Osmond, C.B.; Ziegler, H. (ed.): *Encyclopedia of Plant Physiology: Physiological Plant Ecology I*. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York, p. 57-108.
- Björkman, O.; Demmig-Adams, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170: 489-504.
- Björkman, O.; Demmig-Adams, B. 1995. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze, E.D.; Caldwell, M.M. (Eds). *Ecophysiology of Photosynthesis*. New York: Springer-Verlag, 17-47p.
- Blake, T.J. 1983. Transplanting shock in white spruce: Effect of cold storage and root pruning on water relations and stomatal conditioning. *Physiologia Plantarum*, 57: 210–216.
- Boeger, M.R.T.; Gluzezak, R.M. 2006. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia*, 61:73-82.

- Boeger, M.R.T.; Wisniewski, C. 2002. Estrutura e teores de nutrientes foliares de seis espécies arbóreas ao longo de um gradiente sucessional da planície litorânea do estado do Paraná, Brasil. *Iheringia*, 57: 243-262.
- Boeger, M.R.T.; Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 61-72.
- Brunini, O.; Cardoso, M. 1998. Efeito do déficit hídrico no solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 33; 32 -38.
- Cabral, E.L.; Barbosa, D.C.A.; Simabukuro, E.A. 2004. Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia áurea* (Manso) Benth. & Hook. f.ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. *Acta Botânica Brasílica*, 18: 241-251.
- Calbo, M.E.R.; Moraes, J.A.P.V. 2000. Efeitos da deficiência hídrica em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). *Revista Brasileira de Botânica*, 23: 225-230.
- Caldeira, M.V.W.; Neto, R.M.R.; Schumacher, M.V. 2004. Eficiência do uso de micronutrientes e sódio em três procedências de acácia-negra (*Acacia mearnsii* De Wild.). *Revista árvore*, 28: 39-47.
- Camargo, M.A.B.; Marengo, R.A. 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest trees species in central Amazonia. *Acta Amazonica*, 41: 205-212.
- Camargo, M.A.B.; Marengo, R.A. Growth, leaf and stomatal traits of crabwood (*Carapa guianensis* Aubl.) in central Amazonia. 2012. *Revista Árvore*, 36: 07-16.
- Camargo, P.B.; Salomao, R.P.; Trumbore, S.; Martinelli, L.A. 1994. How old are large Brazil-nut trees (*Bertholletia excelsa*) in the Amazon? *Scientia Agricola*, 51: 389-391.

- Campos, M.A.A.; Uchida, T. 2002. Influência do sombreamento no crescimento de três espécies amazônicas. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 37: 281-288.
- Cancian, M.A.E.; Cordeiro, L. 1998. Efeito do sombreamento no crescimento inicial de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. *Acta Botânica Brasílica*. 12: 367-372. (Suplemento).
- Carswell, F.E.; Meir, P.; Wandelli, E.V.; Bonates, L.C.M.; Kruijt, B.; Barbosa, E.M.; Nobre, A.D; Grace, J.; Jarvis, P.G. 2000. Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain Forest. *Tree Physiology*, 20: 179-186.
- Carvalho, N.O.S.; Pelacani, C.R.; Rodrigues, M.O.S.; Crepaldi, I.C. 2006. Initial growth of licuri plants (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) under different light intensity. *Revista Árvore*, 30: 351-357.
- Carvalho, S.A.; Mattos Júnior, D.; Souza, M. 2000. Efeito do KNO₃ nos teores de macronutrientes na matéria seca total de porta-enxertos cítricos produzidos em bandejas. *Bragantia*, 59: 89-94.
- Carvalho-Filho, J.L.S.; Arrigoni-Blank, M.F.; Blank, A.F.; Rangel, M.S.A. 2003. Produção de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes ambientes, recipientes e composições de substratos. *Cerne*, 9: 109-118.
- Castro, C.R.T.; Garcia, R. 1996. Competition among plants for the light recourse. *Ciência. Rural*, 26: Santa Maria.
- Castro, Y.; Fetcher, N.; Fernandez, D. S. 1995. Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. *Physiologia Plantarum*, 94: 560-565.
- Catuchi, T.A.; Guidorizzi, F.V.C.; Guidorizi, K.A.; Barbosa, A.M.; Souza, G.M. 2012. Respostas fisiológicas de cultivares de soja à adubação potássica sob diferentes regimes hídricos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47: 519-527.

- Cen, Y.P.; Sage, R.F. 2005. The regulation of rubisco activity in response to variation in temperature and atmospheric CO₂ partial pressure in sweet potato. *Plant Physiology*, 139: 979-990.
- Chaves, M.M.; Pereira, J.S.; Maroco, J.; Rodrigues, M.L.; Ricardo, C.P.P.; Osorio, M.L.; Carvalho, I.; Faria, T.; Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89: 907-916.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 2001. Getting to the canopy: Tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology*, 82: 1460-1472.
- Colares, I.G.; Seeliger, U. 2006. Influência da luz sobre o crescimento e a produção de biomassa de *Ruppia maritima* L. em cultivo experimental. *Acta Botânica Brasílica*, 20: 31-36.
- Cornelissen, J.H.C.; Castro-Díez, P.; Hunt, R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal Ecology*, 84: 755-765.
- Cunningham, S.A.; Summerhayes, B.; Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69: 569-588.
- Dai, Z.; Edwards, G.E.; Ku, M.S.B. 1992. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L (Castor Bean) by leaf to air vapor-pressure deficit. *Plant Physiology*, 99: 1426-1434.
- Dalling, J.W.; Lovelock, C.E.; Hubbel, S.P. 1999. Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated forest gap environments. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 827-839.

- Dalmolin, A.C. 2009. *Potencial fotossintético de plantas jovens de cambará (Vochysia divergens Pohl) sob condições de sombra e alagamento*. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso.
- Demmig-Adams, B.; Adams III, W.W.; Baker, D.H.; Logan, B.A.; Bowling, D.R.; Verhoeven, A.S. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 98: 253-264.
- Demmig-Adams, B.; Adams, W.W. 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist* 172: 11-21.
- Dias, D.P. 2009. *Photosynthesis and diameter increment of trees as a function of temperature and precipitation in a terra-firme rain forest in central Amazonia*. PhD. Thesis. Forest Science Graduate Program. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- Dias, D.P.; Marengo, R.A. 2006. Photoinhibition of photosynthesis in *Minuartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica*, 44: 235-240.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative plant anatomy*. Harcourt Academic Press, San Diego.
- Domec, J.C.; Noormets, A.; King, J.S.; Sun, G.; McNulty, S.G.; Gavazzi, M.J.; Boggs, J.L.; Treasure, E.A. 2009. Decoupling the influence of leaf and root hydraulic conductances on stomatal conductance and its sensitivity to vapour pressure deficit as soil dries in a drained loblolly pine plantation. *Plant Cell and Environment*, 32: 980-991.
- Durigan, G. 1990. Taxa de sobrevivência e crescimento inicial das espécies em plantio de recomposição da mata ciliar. *Acta Botânica Brasílica*. 4: 35-40.
- Duz, S.R.; 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. *Revista Brasileira de Botânica*, 27: 587-596.

- Elser, J.J.; Bracken, M.E.S.; Cleland, E.E.; Gruner, D.S.; Harpole, W.S.; Hillebrand, H.; Ngai, J.T.; Seabloom, E. W.; Shurin, J.B.; Smith, J.E. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10: 1135-1142.
- Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, 78: 9-19.
- Fahmy, G.M. 1997. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. *Journal of Arid Environments*, 36: 499-525.
- Falconer, D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. 2ed. London: Longman.
- Farquhar, G.D.; Sharkey, T.D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology*, 33: 317-345.
- Farquhar, G.D.; Von Caemmerer, S.; Berry, J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149: 78-90.
- Feng, Y.L. 2008. Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances. *Physiologia Plantarum*, 133: 318-326.
- Ferraz, I.D.K.; Camargo, J.L.C.; Sampaio, P.T.B, 2002. Sementes e plântulas de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa procera* D.C.): aspectos botânicos, ecológicos e tecnológicos. *Acta Amazonica*, 32: 647-661.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S.F.; Chazdon, R.L. 1994. Physiological ecology of plants. In: Mcdade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A.; Hartshorn, G. S. (ed). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago and London: *The University of Press*, 128-141p.

- Flexas, J.; Barón, M.; Bota, J.; Ducruet, J.-M.; Gallé, A.; Galmés, J.; Jiménez, M.; Pou, A.; Ribas-Carbo, M.; Sajnani, C.; Tomàs, M.; Medrano, H. 2006. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* x *V. rupestris*). Journal of responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, 127: 343-352.
- Flexas, J.; Bota, J.; Cifre, J.; Escalona, J.; Galmes, M.J.; Gulias, J.; Lefi, E.K.; Martinez-Canellas, S.F.; Moreno, M.T.; Ribas-Carbo, M.; Riera, D.; Sampol, B.; Medrano, H. 2004. Understanding down regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals Applied Biology*, 144: 273-283.
- Flores, E.M.; Benavides, C.E. 1990. Germination and morphology of the seedling of *Hymenaea courbaril* L. Caesalpinaceae. *Revista de Biología Tropical*, 38: 91-98.
- Freire, A.L.O.; Leão, D.A.S.; Miranda, J.R.P. 2012. Acúmulo de massa seca e de nutrientes em gliricídia em resposta ao estresse hídrico e a doses de fósforo. *Ciências Agrárias*, 33: 19-26.
- Fumis, T.F.; Pedras, J.F. 2002. Variação nos níveis de prolina, diamina e poliaminas em cultivares de trigo submetido a déficits hídricos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 4: 449-453.
- Furtini Neto, A.E.; Resende, Á.V.; Vale, F.R.; Silva, I.R. 1999. Liming effects on growth of native woody species from Brazilian savannah. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 34: 829-837.
- Fyllas, N.M.; Patino, S.; Baker, T.R.; Nardoto, G.B.; Martinelli, L.A.; Quesada, C.A.; Paiva, R.; Schwarz, M.; Horna, V.; Mercado, L.M.; Santos, A.; Arroyo, L.; Jimenez, E.M.; Luizao, F.J.; Neill, D.A.; Silva, N.; Prieto, A.; Rudas, A.; Silveira, M.; Vieira, I.C.G.; Lopez-Gonzalez, G.;

- Malhi, Y.; Phillips, O.L.; Lloyd, J. 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, 6: 2677-2708.
- Gomes, A.A.; Araújo, A.P.; Rossiello, R.O.P.; Pimentel, C. 2000. Acumulação de biomassa, características fisiológicas e rendimento de grãos em cultivares de feijoeiro irrigado e sob sequeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35: 1927-1937.
- Gomes, J.M.; Couto, L.; Leite, H.G.; Xavier, A.; Garcia, S.L.R. 2002. Parâmetros morfológicos na avaliação da qualidade de mudas de *Eucalyptus grandis*. *Revista Árvore*, 26: 655-664.
- Gonçalves, E.R. 2008. *Fotossíntese, osmorregulação e crescimento inicial de quatro variedades de cana-de-açúcar submetida à deficiência hídrica*. 2008. 66 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Produção Vegetal) – Universidade Federal do Alagoas, Rio Largo.
- Gonçalves, J.L.M.; Santarelli, E.D.; Moraes Neto, S.P.; Manara, M.P. 2000. Produção de mudas de espécies nativas: substratos, nutrição, sombreamento e fertilização. In: Gonçalves, J. L. M.; Benedetti, V. (eds.) *Nutrição e fertilização florestal*. Piracicaba: ESALQ/USP, p.309-350.
- Gonçalves, M.R. 1992. *Crescimento, acúmulo de nutrientes e temperatura da copa de cinco espécies de Eucalyptus spp. Sob dois regimes hídricos*. 84p. Dissertação (Mestrado em fisiologia Vegetal), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa - MG.
- Gonçalves, M.R.; Passos, C.A.M. 2000. Crescimento de cinco espécies de eucalipto submetidas a déficit hídrico em dois níveis de fósforo. *Ciência Florestal*, 10: 145-161.
- Grant, R.F. 1992. Interaction between carbon dioxide and water deficits affecting canopy photosynthesis: simulation and testing. *Crop Science*, 32: 1322-1328.

- Grespan, S.L. 1997. *Produção e eficiência nutricional de clones de eucalipto no Norte do Espírito Santo e suas relações com características do solo*. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas)-Universidade Federal de Viçosa. 81p.
- Grogan, J.; Ashton, M.S.; Galvão, J. 2003. Big leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) seedlings survival and growth across a topographic gradient in southeast Pará, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 186: 311-326.
- Groninger, J.W.; Seiler, J.R.; Peterson, J.A.; Kreh, R.E. 1996. Growth and photosynthetic responses of four Virginia Piedmont tree species to shade. *Tree Physiology*, 16: 773-778.
- Güsewell, S. 2004. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164: 243-266.
- Havaux, M.; Bonfils, J.P.; Lutz, C.; Niyogi, K.K. 2000. Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the *npq1* Arabidopsis mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase. *Plant Physiology*, 124: 273-284.
- Hikosaka, K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, 117: 481- 494.
- Hikosaka, K.; Terashima, I. 1995. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell & Environment*, 18: 605-618.
- Holbrook, N.M.; Lund, C.P. 1995. *Photosynthesis in forest canopies*. In: M. D. Lowman and N. M. Nadkarni, (eds.). *Forest Canopies*, Academic Press, California, 430-441p.
- Hoogenbomm, G.; Huck, M.G.; Peterson, C.M. 1987. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. *Agronomy Journal*, 79: 597-614.

- Inman-Bamber, N.G. 2004. Sugarcane water stress criteria for irrigation and drying off. *Field Crops Research*, 89: 107-122.
- InMet, 2010. Clima (www.inmet.gov.br/clima). Acesso: 22/09/10.
- Janos, D.P. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain-forest plant growth. *Ecology*, 61: 151-162.
- Jarrel, W.M.; Beverly, R.B. 1981. The dilution effect in plant nutrition studies. *Advances in Agronomy*, 34:197-224.
- Kitajima, K.; Hogan, K.P. 2003. Increases of chlorophyll *a/b* ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. *Plant, Cell and Environment*, 26: 857-865.
- Kitao, M.; Lei, T.T.; Koike, T.; Tobita, H.; Maruyama, Y.; Matsumoto, Y.; Ang, L-H. 2000. Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiologia Plantarum*, 109: 284-290.
- Klich, M.G. 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*, 44:171-183.
- Koerselman, W, Meuleman, A.F.M. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1441–1450.
- Krause, G.H.; Winter, K.; Matsubara, S.; Krause, B.; Jahns, P.; Virgo, A.; Aranda, J.; Garcia, M. 2012. Photosynthesis, photoprotection, and growth of shade-tolerant tropical tree seedlings under full sunlight. *Photosynthesis Research*, 113: 273-285.

- Kumar, A.; Sharma, K.D. 2009. Physiological responses and dry matter partitioning of summer mungbean (*Vigna radiata* L.) genotypes subjected to drought conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195: 270-277.
- Kursar, T.A.; Coley, P.D. 1999. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. *Oecologia*, 121: 489-498.
- Lamprecht, H. 1990. *Silviculture in the tropics: tropical forest ecosystems and their tree species: possibilities and methods for their long-term utilization*. GTZ, 343pp.
- Larcher, W. 2006. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima, 550 pp.
- Larher, F.R.; Lugan, R.; Gagneul, D.; Guyot, S.; Monnier, C.; Lespinasse, Y.; Bouchereau, A. 2009. A reassessment of the prevalent organic solutes constitutively accumulated and potentially involved in osmotic adjustment in pear leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 66: 230-241.
- Lichtenthaler, H.K.; Alexander, Ac.; Marek, M.V.; Kalina, J.; Urban, O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45: 577-588.
- Lima, J. D.; Moraes, B.M.S.; Dantas, W.S.V.A.V.; Almeida, C.C. 2008. Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Acta Amazonica*, 38: 5-10.
- Lima-Junior, E.C.; Alvarenga, A.A.; Castro, E.M.; Vieira, C.V.; Oliveira, H.M. 2005. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Ciência Rural*, 35: 1092-1097.
- Lorenzi, H. 2002. *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil* vol. 1, 4 ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 368p.

- Maciel, M.N.M.; Watzlawick, L.F.; Schoeninger, E.R. e Yamaji, F. M. 2002. Efeito da radiação solar na dinâmica de uma floresta. *Revista Ciências Exatas e Naturais*, 4: 101-114.
- Magalhães, N.S.; Marengo, R.A.; Mendes, K.R. 2009. Acclimation of manwood seedlings to full sunlight. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 687-694.
- Malavolta, E.; Vitti, G.C.; Oliveira, S.A. 1997. *Avaliação do estado nutricional das plantas – Princípios e aplicações*. 2.ed. Piracicaba, 319p.
- Marengo, R.A.; Gonçalves, J.F.C.; Vieira, G. 2001. Photosynthesis and leaf nutrient contents in *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae). *Photosynthetica*, 39: 539-543.
- Marengo, R.A.; Lopes, N.F. 2009. *Fisiologia vegetal. Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. 2 ed. Viçosa: editora UFV 469p.
- Marengo, R.A.; Maruyama, Y. 2003. Leaf gas exchange of tropical trees in open fields and under nursery conditions. *In: Higuchi, N.; Santos, J.; Sampaio, P.T.B.; Marengo, R.A.; Ferraz, J.; Sales, P.C.; Saito, M.; Matsumoto, S. (eds.) Projeto Jacaranda – fase 2: pesquisas florestais na Amazônia central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, 252 pp.
- Marengo, R.A.; Vieira, G. 2005. Specific leaf area and photosynthetic parameters of tree species in the Forest understorey as a function of the microsite light environment in central Amazonia. *Journal of Tropical Forest Science*, 18: 121-126.
- Marques, A.R.; Garcia, Q.S.; Fernandes, G.W. 1999. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Boletim Botânico da Universidade São Paulo*, 18: 21-27.
- Matsui, T.; Singh, B.B. 2003. Roots characteristics in cowpea related to drought tolerance at the seedling stage. *Experimental Agriculture*, 39: 29-38.

- Matthews, M.A.; Boyer, J. 1984. Acclimation of photosynthesis to low leaf water potentials. *Plant Physiology*, 74:161-166.
- Maxwell, K.; Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51: 659-668.
- Medeiros, M.L.D.; Santos, R.V.; Tertuliano, S.S.X. 2008. Avaliação do estado nutricional de dez espécies arbóreas ocorrentes no semi-árido paraibano. *Caatinga*, 21: 31-39.
- Medlyn, B.E.; Badeck, F.W.; De Pury, D.G.G.; Barton, C.V.M.; Broadmeadow, M.; Ceulemans, R.; De Angelis, P.; Forstreuter, M.; Jach, M.E.; Kellomäki, S.; Laitat, E.; Marek, M.; Philippot, S.; Rey, A.; Strassmeyer, J.; Laitinen, K.; Liozon, R.; Portier, B.; Roberntz, P.; Wang, K.; Jstbid, P.G. 1999. Effects of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species: A meta-analysis of model parameters. *Plant Cell Environ.* 22: 1475-1495.
- 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.
- Mori, S.A.; Prance, G.T. 1990. Taxonomy, ecology, and economic botany of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). *Advances in Economic Botany*, 8: 130-150.
- Mostacedo, C.B.; Fredericksen, T.S. 1999. Regeneration status of important tropical forest tree species in Bolivia: assessment and recommendations. *Forest Ecology and Management*, 124: 263-273.
- Mott, K.A.; Gibson, A.C.; O'Leary, J.W. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell and Environment*, 5: 455-460.

- Moura, O.N.; Passos, M.A.A.; Ferreira, R.L.C.; Gonzaga, S.; Lira, M.A. Cunha, M.V. 2006. Conteúdo de nutrientes na parte aérea e eficiência nutricional em *Mimosa caesalpinifolia* Benth. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, 1: 23-29.
- Muller, M.M.L.; Guimarães, M.F.; Desjardins, T.; Martins, P.F.S. 2001. Pasture degradation in the Amazon region: soil physical properties and root growth. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 36: 1409-1418.
- Murchie, E.H.; Horton, P. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment*, 20: 438-448.
- Murchie, E.H.; Horton, P.; 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: Chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment*, 20: 438-448.
- Nakagawa, J.; Cavariani, C.; Bicudo, S.J. 2003. Adubação nitrogenada, fosfatada e potássica em aveia preta. *Cultura Agronomica*, 12:125-141.
- Namirembe, S.; Brook, R.M.; Ong, C.K. 2009. Manipulating phenology and water relations in *Senna spectabilis* in a water limited environment in Kenya. *Agroforestry Systems* (2009) 75: 197-210.
- Nascimento, H.C.S.; Marengo, R.A. 2010. SPAD-502 readings in response to photon fluence in leaves with different chlorophyll content. *Ceres*, 57: 614-620.
- Nepstad, D.C.; Stickler, C.M.; Soares, B.; Merry, F. 2008. Interactions among Amazon land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 363: 1737-1746.

- Niinemets, U. 1999. Components of leaf dry mass per area -thickness and density- alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144: 35-47.
- Niinemets, U.; Fleck, S. 2002. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia*, 132: 21-33.
- Nogueira, R.J.M.C.; Santos, R.C.; Neto, E.B.; Santos, V.F. 1998. Comportamento fisiológico de duas cultivares de amendoim submetidas a diferentes regimes hídricos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 33: 1963-1969.
- Novais, R.F.; Barros, N.F.; Neves, J.C.L. 1990. *Nutrição mineral do eucalipto*. In: Barros, N.F.; Novais, R.F. Eds. *Relação solo-eucalipto*. Viçosa, MG 330p.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K.; Hirose, T. 2005. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*, 28: 916-927.
- Oliveira, M.A.J.; Bovi, M.L.A.; Machado, E.C.; Gomes, M.M.A.; Habermann, G.; Rodrigues, J.D. 2002. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. *Scientia Agricola*, 59: 59-63.
- Parry, M.A.J.; Andralojc, P.J.; Khan, S.; Lea, P.J.; Keys, A.J. 2002. Rubisco Activity: Effects of drought stress. *Annals of Botany*, 89: 833-839.
- Pearce, D.W.; Millard, S.; Bray, D.F.; Rood, S.B. 2006. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology*, 26: 211-218.
- Pena-Claros, M.; Boot, R.G.A.; 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.

- Pimentel, C. 2004. *A relação da planta com a água*. Seropédica: Edur, 191p.
- Pinheiro, C.; Chaves, M. 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*, 62: 869-882.
- Pinto, S.I.C.; Neto, A.E.F.; Neves, J.C.L. Faquin, V.; Moretti, B.S. 2011. Eficiência nutricional de clones de eucalipto na fase de mudas cultivados em solução nutritiva. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 35: 523-533.
- Poester, G.C. 2012. *Crescimento inicial e sobrevivência de espécies florestais nativas em reflorestamento da mata ciliar, no município de Maquiné, RS*. Trabalho de conclusão, Universidade Federal do Rio Grande de Sul, p. 22.
- Poorter, L.: Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits. 1999. *Functional Ecology*, 13: 396-410.
- Poorter, L.; Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87: 1733-1743.
- Popma, J.; Bongers, F. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 85-97.
- Ramos, K.M.O.; Felfili, J.M.; Fagg, C.W.; Sousa-Silva, J.C.; Franco, A.C. 2004. Desenvolvimento inicial e repartição de biomassa de *Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Smith, em diferentes condições de sombreamento. *Acta Botânica Brasílica*, 18: 351-358.
- Raven, P. H.; Evert, R. F.; Eichhorn, S. E. *Biologia vegetal*. 2001. Ed. Guanabara Koogan, 6ª edição, 906 p.
- Rego, G.M.; Possamai, E. 2006. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do jequitibá-rosa. *Boletim de Pesquisa Florestal*, 53: 179-194.

- Ribeiro, R.V.; Souza, G.; Oliveira, R.; Machado, E.C. 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira Botanica*, 28: 149-161.
- Ronquim, C.C.; Prado, C.H.B.A.; Souza, J.P. 2009. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpinaceae) under contrasting irradiances. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21: 197-208.
- Santos Júnior, N.A.; Botelho, S.A.; Davide, A.C. 2004. Estudo da germinação e sobrevivência de espécies arbóreas em sistema de semeadura direta, visando à recomposição de mata ciliar. *Cerne*, 10: 103-117.
- Santos, E.A.; Silva, D.S.; Queiroz Filho, J.L. 2001a. Composição química do capim-elefante cv. roxo cortado em diferentes alturas. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 30: 18-23.
- Sarijeva, G.; Knapp, M.; Lichtenthaler, H.K. 2007. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *Journal of Plant Physiology*, 164: 950-955.
- Schulze, E. D.; Hall, A.E. 1982. *Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments*. In: Lange, O. L.; Nobel, P.S.; Osmond, C. B.;
- 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.
- Sette Jr., C.R.; Tomazello Filho, M.; Dias, C.T.S.; Laclau, J.P. 2010. Crescimento em diâmetro do tronco das árvores de *eucalyptus grandis* w. Hill. ex. Maiden e relação com as variáveis climáticas e fertilização mineral. *Revista Árvore*, 34: 979-990.

- Silva, A.C.; Santos, A.R.; Paiva, A.V. 1998. Translocacao de nutrientes em folhas de *Hevea brasiliensis* (clone) e em acúculas de *Pinus oocarpa*. *Revista da Universidade de Alfenas*, 4: 11-18.
- Silva, B.M.S.; Lima, J.D.; Dantas, V.A.V.; Moraes, W.S.; Sabonaro, D.Z. 2007. Efeito da luz no crescimento de mudas de *Hymenaea parvifolia* Huber. *Revista Árvore*, 31: 1019-1026.
- Silva, E.C.; Nogueira, R.J.M.C.; Neto, A.D.A.; Brito, J.Z.; Cabral, E.L. 2004. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 59: 201-205.
- Silva, F.C. 2009. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Embrapa Informações Tecnológica, 2.ed., p.627.
- Silva, M.M.P.; Vasquez, H.M.; Bressan-Smith, R.E.; Silva, J.F.C.; Rbesdobler, E.D.A.; Andrade Junior, P.S.C. 2005. Respostas morfogênicas de gramíneas forrageiras tropicais sob diferentes condições hídricas do solo. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 34: 1493-1504.
- Silvestrini, M.; Válio, I.F.M.; Mattos, E.A. 2007. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian semideciduous tropical forest. *Revista Brasileira de Botânica*, 30: 463-474.
- Singh, B.; Singh, G. 2003. Biomass partitioning and gas exchange in *Dalbergia sissoo* seedlings under water stress. *Photosynthetica*, 41: 407- 414.
- Souza, C.R.; Azevedo, C.P.; Lima, R.M.; Luiz Rossi, M.B. 2010. Comportamento de espécies florestais em plantios a pleno sol e em faixas de enriquecimento de capoeira na Amazônia. *Acta amazonica*, 40: 127-134.

- Souza, R.P.; Ribeiro, R.V.; Machado, E.C.; Oliveira, R.F.; Silveira, J.A.G. 2005. Photosynthetic responses of young cashew plants to varying environmental conditions. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 40:735-744.
- Taiz, L. Zeiger, E. 2004. *Fisiologia vegetal*. Porto Alegre: Artmed, p.719.
- Tatagiba, S.D.; Pezzopane, J.E.M.; Reis, E.F.; Ricardo, M.P. 2007. Trocas gasosas e potencial da água em clones de eucalipto submetidos ao déficit hídrico. *Engenharia na Agricultura*, 15: 212-227.
- Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Milliken, W.; Ratter, J.A.; Scott, D.A. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *Journal of Ecology*, 80: 689-703.
- Valladares, F.; Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 39: 237-257.
- Valladares, F.; Pearcy, R.W. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment*, 20: 25-36.
- Varela, V.P.; Santos, J. 1992. Influência do sombreamento na produção de mudas de angelim pedra (*Dinizia excelsa* Ducke). *Acta Amazonica*, 22: 407- 411.
- Viani, R.A.G.; Rodrigues, R.R. 2007. Sobrevivência em viveiro de mudas de espécies nativas retiradas da regeneração natural de remanescente florestal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 42: 1067-1075.
- Vieira, S.; Trumbore, S.; Camargo, P.B.; Selhorst, D.; Chambers, J.Q. Higuchi, N.; Martinelli, L.A. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: Consequences for carbon cycling.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 18502-18507.
- Vitousek, P.M.; Sanford, R.L.J. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review Systems*, 17: 137-167.
- Voltan, R.B.Q.; Fahl, J.I.; Carelli, M.L.C. 1992. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 4: 99-105.
- Walters, R.G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, 56: 435-447.
- Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A.; Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125-159.
- Wiebel, J.; Chacko, E.K.; Downtown, W.J.S.; Ludders, P. 1994. Influence of irradiance on photosynthesis, morphology and growth of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) seedlings. *Tree Physiology*, 14: 263-274.
- Will, R.E.; Barron, G.A.; Colter, Burkes, E.; Shiver, B.; Teskey, R.O. 2001. Relationship between intercepted radiation, net photosynthesis, respiration, and rate of stem volume growth of *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* stands of different densities. *Forest Ecology and Management*, 154: 155-163.
- Willmer, C.; Fricker, M. 1996. *Stomatal*. London, Glasgow, New York: Chapman e Hall, 375 p.
- Wu, F.Z.; Bao, W.K.; Zhou, Z.Q.; Wua, N. 2009. Carbon accumulation, nitrogen and phosphorus use efficiency of *Sophora davidii* seedlings in response to nitrogen supply and water stress. *Journal of Arid Environments*, 73: 1067-1073.

- Wullschleger, S.D. 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants: a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 44: 907-920.
- Zhou, Y.; Lam, H.M.; Zhang, J. 2007. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. *Journal of Experimental Botany*, 58: 1207-1217.
- Zuidema, P.A.; Boot, R.G.A. 2002. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 1-31.

ANEXOS

CAPÍTULO 1

TABELA 1A. Valores de F (ANOVA) para os efeitos: espécies (Spp), tratamentos de pré-aclimação a luz solar plena (TPS) e tratamentos hídricos (TH) para as variáveis: fotossíntese máxima (A_{max}), fotossíntese potencial (A_{pot}), condutância estomática (g_s), transpiração foliar (E), eficiência instantânea no uso da água (EUA), velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax25}) e a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max25}), área foliar específica (AFE), densidade estomática (DE) e comprimento das células-guardas (CG).

Variáveis estudadas										
Fonte de Variação	A_{max}	g_s	A_{pot}	V_{cmax25}	J_{max25}	EUA	SPAD	AFE	DE	CG
Spp	15,6**	10,1**	8,1**	11,9**	4,6**	7,8**	128,9**	173,1**	224,2**	267,8**
TPS	11,7**	3,1**	7,3**	12,7**	6,8**	1,5 ^{ns}	65,4**	24,6**	81,9**	147,7**
TH	1,2 ^{ns}	11,6**	1,8 ^{ns}	8,5**	5,3**	13,9**	6,0**	59,2**	8,3**	119,9**
Interações										
Spp x TPS	2,4**	2,9**	4,3**	3,7**	4,1**	2,3**	5,9**	6,4**	12,7**	83,7**
Spp x TH	10,2**	3,3**	6,3**	15,7**	7,7**	7,1**	12,8**	23,9**	4,8**	36,5**
TPS x TH	1,6 ^{ns}	1,0 ^{ns}	1,6 ^{ns}	0,80 ^{ns}	2,5*	1,9 ^{ns}	4,0**	2,2 ^{ns}	7,5**	39,9**
Spp x TPS x TH	2,1**	0,88 ^{ns}	3,0**	2,3**	2,1*	1,6 ^{ns}	4,1**	3,9**	8,0**	58,3**

Valor de F (ANOVA); ^{ns}, não significativo (> 0,05); *, significativo ($p \leq 0,05$); **, altamente significativo ($p \leq 0,01$).

CAPÍTULO 2

Tabela 1B. Valores de F (ANOVA) para os efeitos: espécies (Spp), tratamentos de pré-aclimatação a luz solar plena (TPS) e tratamentos hídricos (TH) para os macronutrientes foliares: nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) e para a matéria seca total (MST) (folha, caule e raiz).

Fonte de Variação	Variáveis estudadas					
	N	P	K	Ca	Mg	MST
Spp	23,5**	19,7**	151,3**	672,4**	77,7**	467,3**
TPS	35,9**	4,3**	116,2**	6,1**	3,0**	49,3**
TH	304,0**	0,12 ^{ns}	0,88 ^{ns}	5,9**	4,0*	142,0**
Interações						
Spp x TPS	10,2**	5,5**	23,9**	1,9**	13,8**	18,8**
Spp x TH	21,8**	5,0**	2,9*	5,3**	2,7*	127,0**
TPS x TH	9,4**	2,3*	5,2**	3,2**	5,8**	5,9**
Spp x TPS x TH	7,8**	3,2**	5,0**	2,1**	4,9**	6,3**

Valor de F (ANOVA); ^{ns}, não significativo (> 0,05); *, significativo ($p \leq 0,05$); **, altamente significativo ($p \leq 0,01$).

CAPÍTULO 3

TABELA 1C. Valores de F (ANOVA) para os efeitos: espécies (Spp), tratamentos de pré-aclimatação a luz solar plena (TPS) e tratamentos hídricos (TH) para as variáveis: incremento mensal em altura (IMA), incremento mensal em diâmetro (IMD), produção mensal de folhas ou folíolos (PMF), matéria seca da raiz (MSR), matéria seca da parte aérea (MSPA) e a relação MSPA/MSR.

Variáveis estudadas								
Fonte de Variação	IMA	IMD	PMF	MSF	MSC	MSR	MSPA	MSPA/RAIZ
Spp	44,0**	565,9**	319,9**	323,5**	437,8**	261,2**	512,3**	27,2**
TPS	29,4**	20,2**	17,9**	32,9**	39,3**	44,9**	47,9**	25,1**
TH	17,6**	4,4*	57,4**	72,8**	157,4**	137,6**	153,9**	1,7**
Interações								
Spp x TPS	4,4**	12,4**	7,2**	7,9**	20,3**	13,2**	19,4**	6,5**
Spp x TH	20,8**	1,0 ^{ns}	95,1**	49,2**	145,9**	133,5**	136,2**	1,4 ^{ns}
TPS x TH	5,6**	0,80 ^{ns}	3,5**	1,4 ^{ns}	8,4**	7,2**	6,0**	1,3 ^{ns}
Spp x TPS x TH	2,6**	0,67 ^{ns}	2,6**	1,8*	8,2**	7,3**	6,4**	2,1**

Valor de F (ANOVA); ^{ns}, não significativo (> 0,05); *, significativo (p ≤ 0,05); **, altamente significativo (p ≤ 0,01).

Ata da Comissão Examinadora da aula de qualificação da tese



Ministério da
Ciência e Tecnologia



AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno(a): **GRACILENE FERNANDES DA COSTA AZEVEDO**
Curso: **BOTÂNICA**
Nível: **Doutorado**
Orientador(a): **Ricardo Antônio Marenco (INPA)**

Título:

"MUDANÇAS FISIOLÓGICAS ASSOCIADAS À PRÉ-ACLIAMATAÇÃO EM QUATRO ESPÉCIES FLORESTAIS DA AMAZÔNIA"

BANCA JULGADORA:

TITULARES:

JOAQUIM DOS SANTOS (INPA)
JOCHEN SCHONGART (INPA)
LUIZ ANTONIO CANDIDO (INPA)
ANTONIO CARLOS WEBBER (UFAM)
JOSÉ FERREIRA DA SILVA (UFAM)

SUPLENTE:

ZILVANDA LOURENÇO DE OLIVEIRA MELO (INPA)
HENRIQUE EDUARDO NASCIMENTO (INPA)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
JOAQUIM DOS SANTOS	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado
JOCHEN SCHONGART	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado
LUIZ ANTONIO CANDIDO	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado
ANTONIO CARLOS WEBBER	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado
JOSÉ FERREIRA DA SILVA	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado

Manaus(AM), 11 de dezembro de 2009.

OBS: _____

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO INPA
Av. André Araújo, 2936 - Bairro: Aleixo - Caixa Postal: 478 - CEP: 69.060-001, Manaus/AM.
Fone: (+55) 92 3643-3119 Fax: (+55) 92 3643-3119
site: <http://pg.inpa.gov.br> e-mail: curso_bot@inpa.gov.br

Ata da Comissão Examinadora da Defesa Pública:



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DE DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

Aos vinte sete dias do mês de fevereiro do ano de 2013, às 09h00min, no mini auditório da casa da ciência do INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: **Dr. Antônio Rodrigues Fernandes**, da Universidade Federal Rural da Amazônia, **Dr. Luiz Antonio Candido**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, **Dra. Astrid de Oliveira Wittmann**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, **Dr. Antonio Carlos Webber**, da Universidade Federal da Amazonas, e **Dra. Lucilene da Silva Paes**, do Instituto Federal do Amazonas, tendo como suplentes **Dra. Isolde Dorothea Kossmann Ferraz**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, e o **Dr. Charles Eugene Zartman**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **TESE DOUTORADO** da discente: **Gracilene Fernandes da Costa Azevedo**, intitulada "MUDANÇAS FISIOLÓGICAS ASSOCIADAS À PRÉ-ACCLIMATAÇÃO EM QUATRO ESPÉCIES FLORESTAIS DA AMAZÔNIA", sob a orientação Dr. Ricardo Antonio Marengo Mendoza.

Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, o (a) discente foi arguido (a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO

REPROVADO

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos seguintes membros da Comissão Examinadora:


Dr(a). Antônio Rodrigues Fernandes (UFRA/PA)

Dr(a). Luiz Antonio Candido (INPA)

Dr(a). Astrid de Oliveira Wittmann (INPA)

Dr(a). Antonio Carlos Webber (UFAM)

Dr(a). Charles Eugene Zartman (INPA)


Alberto Vicentini
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Botânica
PO. 272/2012 DCBO/INPA