

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
DEPT ° DE FISILOGIA VEGETAL

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

**FOTOSSÍNTESE E ACÚMULO DE BIOMASSA EM PLANTAS JOVENS DE
DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS
(PIONEIRA X CLIMÁCICA) DE UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

Milene Silvestrini

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de
Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Ivany F. Marques Válio

Co-orientador: Prof. Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos

2000

Este exemplar correspondendo à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
Milene Silvestrini
é aprovada pela Comissão Julgadora
27/01/2000

UNIDADE	B c
N.º CHAMADA:	Si 39 f
V.	Ex
TOMBO BC/	40919
PROC.	278/00
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	311,00
DATA	13/04/00
N.º CPD	

CM-00138974-0

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

Silvestrini, Milene

Si39f

Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (Pioneira X Climática) de uma floresta estacional semidecidual/Milene Silvestrini. -- Campinas, SP:[s.n.], 2000.

78f: ilus.

Orientador: Ivany F. Marques Válio

Co-Orientador: Eduardo Arcoverde de Mattos

Dissertação(mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. Fotossíntese. 2. Biomassa. 3. Sucessão ecológica. I. Válio, Ivany F. Marques. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

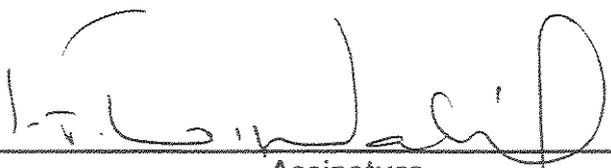
Campinas, 27 de janeiro de 2000.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

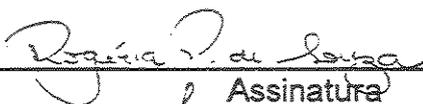
Banca Examinadora

Titulares:

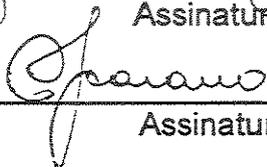
Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio
(Orientador)


Assinatura

Dr^a. Rogéria Pereira de Souza


Assinatura

Prof. Dr. Fábio Rúbio Scarano


Assinatura

Suplente:

Prof. Dr. Sérgio Tadeu Meirelles

Assinatura

À minha mãe,

**a quem devo a realização deste trabalho
e o ingresso na carreira de pesquisadora.**



AGRADECIMENTOS

Ao meu querido orientador, Prof. Ivany, pelo apoio, confiança e pela liberdade que deu para o desenvolvimento deste trabalho.

Ao meu co-orientador, Prof. Eduardo A. de Mattos, pela colaboração essencial desde o início e estímulo ao estudo da ecofisiologia vegetal.

Ao CNPq e FAPESP pelas bolsas e auxílios concedidos.

À Rogéria Pereira de Souza, Prof. Sérgio Tadeu Meirelles e Prof. Fernando R. Martins pelas sugestões na pré-banca.

Aos professores José R. Trigo e Flávio A. M. dos Santos pelas contribuições durante análise do projeto e sugestões e auxílio nas análises estatísticas.

Ao professor João Semir pelas contribuições durante análise do projeto e, juntamente com o prof. Jorge Y. Tamashiro, pelo auxílio em questões taxonômicas.

A todos os professores do Dept^o. de Fisiologia Vegetal, em especial ao prof. Jorge Vega pela ajuda com as fotografias e prof. Ladaslav Sodek com as análises estatísticas e correção do *abstract*.

Ao prof. Sérgius Gandolfi (ESALQ-USP, Piracicaba-SP) pela colaboração com os dados de intensidade luminosa da Reserva de Santa Genebra.

Ao prof. Carlos A. Joly pelo apoio ao vir para Campinas e ingressar no Curso de Pós-Graduação em Ecologia e empréstimo do IRGA.

Ao prof. Pedro Luís da Costa A. Alves (UNESP, Jaboticabal-SP), pelo empréstimo do fluorímetro.

Ao pessoal do CEPAGRI pelo fornecimento de dados meteorológicos e ajuda com os aparelhos para medição de radiação.

Ao Centro Experimental de Campinas (C.E.C) do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), à Reserva de Santa Genebra e à Seção de Produção, Tecnologia e Comercialização de Sementes Florestais do Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF)/ESALQ/USP pelo fornecimento das sementes.

Aos funcionários S. João, S. Domingos, S. Izaltino pela colaboração com os experimentos e Izabel e Ana Lúcia com os "experimentos-teste".



À(o)s funcionária(o)s Rejane, Luiz, Denise, Sebastiana, Terezinha, Dulce, Lúcia e Lorenza.

À Josênia, querida, pela força e apoio nas horas mais difíceis.

A todos os alunos do dept^o. pela ajuda e presença amiga, em especial à Sert, Danielle, Carlos e Cris, pelo apoio na fase final da dissertação.

À Rogéria e à Cris, pelas sugestões, explicações, troca de idéias durante todo o trabalho.

Às ex-colegas de laboratório Patrícia, Rosana e Janete.

À Cida, Bz, Serra e Tônico pela imprescindível ajuda durante o exame de seleção. Bz e Serra, pela amizade e força durante todo o curso também.

À Janaína, Márcia, Karine e Rosane, minhas anfitriãs da moradia estudantil, pela amizade e apoio numa hora difícil.

Ao Rodrigo S. Pereira, pela ajuda prestativa sempre que precisei, explicações estatísticas e uso do Systat.

Aos demais colegas de turma e aos alunos e ex-alunos da Botânica.

Ao Ale, pela força e inspiração, principalmente na fase experimental, e pelo amor à Ecologia.

Ao Rodolfo, pelo incentivo e amor pelo estudo da Evolução.

Ao Alexandre, pelo auxílio com o Systat, Flávio, Marcinha, Érika e Verônica pelo carinho e amizade sempre presentes e conversas “ecológicas” muito produtivas.

Ao Jurandi, pela grande colaboração desde o início do trabalho: sugestões, explicações, introdução na internet, excel e origin, fotos, fluorímetro.

Ao Fá, pelo apoio emocional na fase de redação e revisão final de tabelas e gráficos.

À Jana, amiga de todas as horas, pela força e carinho.

Aos amigos de São Paulo e às “velhas” e sempre amigas de SC.

À Margareth, pelo uso do computador e companhia amiga e à Carol.

À Elô e toda a família Dalbem, pela amizade e acolhida carinhosa.

Aos meus pais, Galdino e Arlete, irmãs, Estela e Taís, e toda a minha família.



SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	i
SUMÁRIO	iii
LISTA DE FIGURAS	iv
LISTA DE TABELAS	vii
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	ix
RESUMO	xi
ABSTRACT	xiii
INTRODUÇÃO GERAL	1
Capítulo I	7
Introdução.....	8
Materiais e Métodos.....	16
Resultados.....	27
Discussão.....	45
Capítulo II	57
Introdução.....	58
Materiais e Métodos.....	62
Resultados.....	66
Discussão.....	91
CONSIDERAÇÕES FINAIS	100
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	101
APÊNDICE	112



LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1:** Curvas de andamento diário das trocas de CO₂ e da densidade de fluxo de fótons entre 400-700nm incidente em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR)..... 28
- Figura 1.2:** *Notched box plots* da taxa de assimilação máxima de CO₂ em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($A_{\text{máx.}}$) para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR).....30
- Figura 1.3:** Curvas de resposta à luz em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR).....32
- Figura 1.4:** *Notched box plots* dos parâmetros de fluorescência F_0 e razão F_v/F_m antes do amanhecer para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR).....34
- Figura 1.5:** *Notched box plots* dos parâmetros de fluorescência F_0 e razão F_v/F_m entre 12:00-14:00h para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR).....35
- Figura 1.6:** Plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* após 4 meses de crescimento sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR).....40
- Figura 1.7:** *Notched box plots* da área foliar específica em $\text{cm}^2\cdot\text{mg}^{-1}$ (AFE) para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR).....41
- Figura 1.8:** *Notched box plots* da razão raiz/parte aérea (RPA) para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR).....44



Figura 2.1: Acompanhamento das temperaturas mínima ($T_{\min.}$) e máxima ($T_{\max.}$) do dia e temperatura do ar na câmara foliar (T_c) em °C, da densidade de fluxo de fótons (PFD) diária em $\text{mol.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ sob os tratamentos Baixa Radiação – BR e Alta Radiação - AR e da taxa de assimilação de CO_2 em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) em plantas de *Trema micrantha* crescidas e mantidas em BR e em plantas crescidas em BR e transferidas para AR até 190 dias após a transferência.....68

Figura 2.2: Acompanhamento das temperaturas mínima ($T_{\min.}$) e máxima ($T_{\max.}$) do dia e temperatura do ar na câmara foliar (T_c) em °C, da densidade de fluxo de fótons (PFD) diária em $\text{mol.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ sob os tratamentos Baixa Radiação – BR e Alta Radiação - AR e da taxa de assimilação de CO_2 em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) em plantas de *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* crescidas e mantidas em BR e em plantas crescidas em BR e transferidas para AR até 190 dias após a transferência.....70

Figura 2.3: *Notched box plots* da taxa de assimilação de CO_2 em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) após 185 e 190 dias de transferência para os grupos: *Trema micrantha* transferida de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* transferida de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR).....71

Figura 2.4: *Notched box plots* da taxa de assimilação de CO_2 em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) nos dias 185 e 190 dias após a transferência de Baixa Radiação (BR) para Alta Radiação (AR) em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa*.....72

Figura 2.5: Acompanhamento dos parâmetros de fluorescência F_0 , F_m e razão F_v/F_m antes do amanhecer e entre 12:00-14:00h em plantas de *Trema micrantha* crescidas e mantidas em Baixa Radiação (BR) e em plantas crescidas em BR e transferidas para Alta Radiação (BR→AR) até 190 dias após a transferência.....73

Figura 2.6: Acompanhamento dos parâmetros de fluorescência F_0 , F_m e razão F_v/F_m antes do amanhecer e entre 12:00-14:00h em plantas de *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* crescidas e mantidas em Baixa Radiação (BR) e em plantas crescidas em BR e transferidas para Alta Radiação ((BR→AR) até 190 dias após a transferência.....74

Figura 2.7: *Notched box plots* da razão F_v/F_m entre 12:00 e 14:00h nos dias 185 e 190 após a transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR) em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa*.....76



Figura 2.8: <i>Notched box plots</i> dos parâmetros de fluorescência F_0 , F_m e F_v/F_m entre 12:00 e 14:00h nos dias 185 e 190 após a transferência para os grupos: <i>Trema micrantha</i> transferida de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR), <i>Hymenaea courbaril</i> var. <i>stilbocarpa</i> sob Baixa Radiação (BR) e <i>Hymenaea courbaril</i> var. <i>stilbocarpa</i> transferida de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR).....	77
Figura 2.9: Plantas de <i>Trema micrantha</i> aos 6 e 20 dias após transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR).....	83
Figura 2.10: Acompanhamento do número de folhas totais expandidas antes e depois da transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR) em <i>Trema micrantha</i> e folíolos em <i>Hymenaea courbaril</i> var. <i>stilbocarpa</i>	84
Figura 2.11: Plantas de <i>Trema micrantha</i> aos 190 dias após transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR) e crescida sob AR durante todo o período.....	85
Figura 2.12: : Plantas de <i>Hymenaea courbaril</i> var. <i>stilbocarpa</i> aos 6 e 20 dias após transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR).....	86
Figura 2.13: Plantas de <i>Hymenaea courbaril</i> var. <i>stilbocarpa</i> aos 190 dias após transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR), crescida sob Baixa Radiação (BR) e sob Alta Radiação (AR) durante todo o período.....	88



LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.1:** Parâmetros fornecidos pelas equações de ajuste das curvas de resposta à luz em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR).....31
- Tabela 1.2:** Concentração média \pm erro padrão de clorofila e de carotenóides totais em mg.m^{-2} de área foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR).....37
- Tabela 1.3:** Concentração média \pm erro padrão de clorofila e de carotenóides totais em mg.g^{-1} de matéria seca foliar em em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR).....39
- Tabela 1.4:** Médias \pm erro-padrão da área foliar específica em *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR).....41
- Tabela 1.5:** Valores médios \pm erro padrão dos parâmetros: número de folhas, altura (cm), matéria seca (g) de folhas, caule e ramos laterais (caule + RL), raízes e total de plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* após 130 dias sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR).....43
- Tabela 2.1:** Hora de medida, média \pm erro padrão da PFD incidente na folha em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ($\text{PFD}_{\text{folha}}$) e medianas da taxa de assimilação de CO_2 em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) em *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* formadas em condições de Alta Radiação (AR) após 185 e 190 dias da transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR).....69
- Tabela 2.2:** Concentração média \pm erro padrão de clorofila a (C_a) em mg.m^{-2} de área foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência.....79
- Tabela 2.3:** Concentração média \pm erro padrão de clorofila b (C_b) em mg.m^{-2} de área foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência.....79



Tabela 2.4: Concentração média \pm erro padrão de clorofilas totais (C_a+C_b) em mg.m^{-2} de área foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência.....80

Tabela 2.5: Valores médios \pm erro padrão da razão de clorofila *a/b* ($C_a:C_b$) em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência.....80

Tabela 2.6: Concentração média \pm erro padrão de carotenóides totais em mg.m^{-2} de área foliar e proporção carotenóides/clorofilas totais (entre parênteses) em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência.....81

Tabela 2.7: Valores médios \pm erro padrão dos parâmetros: número de folhas, altura (cm), matéria seca (g) de folhas, caule e ramos laterais (caule+RL), raízes, total e razão raiz/parte aérea (RPA) de plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR), Alta Radiação (AR) e após 190 dias da transferência de BR para AR (BR \rightarrow AR) (n=05) (320 dias sob as condições experimentais).....90



LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

A_{CO_2}	taxa de assimilação líquida de CO_2
$A_{m\acute{a}x}$	valores máximos da taxa de assimilação líquida de CO_2 sob os tratamentos
A_{sat}	taxa de assimilação líquida de CO_2 no ponto de saturação luminosa/ capacidade fotossintética
AFE	área foliar específica
AR	alta radiação
BR	baixa radiação
C_a	clorofila <i>a</i>
C_b	clorofila <i>b</i>
C_a+C_b	clorofilas totais
$C_a:C_b$	razão clorofila <i>a/b</i>
C_{x+c}	carotenóides totais
F_0	fluorescência inicial ou fluorescência mínima
F_m	fluorescência máxima
F_v	fluorescência variável
F_v/F_m	razão entre fluorescência variável e fluorescência máxima
n	número de repetições
PFD	densidade de fluxo de fótons entre 400-700 nm
$PFD_{90\%}$	densidade de fluxo de fótons aos 90% da saturação luminosa



$PFD_{diária}$densidade de fluxo de fótons incidente no dia
 PFD_{folha}densidade de fluxo de fótons incidente na folha
 $PFD_{máx}$densidade de fluxo de fótons máxima do dia
 PCLponto de compensação de luz
 RLramos laterais
 RPramo principal
 RPArazão raiz/parte aérea
 RQArendimento quântico aparente
 T_ctemperatura do ar na câmara foliar
 T_ftemperatura foliar
 T_{min}temperatura mínima do dia
 $T_{máx}$temperatura máxima do dia



RESUMO

Espécies arbóreas tropicais apresentam diferentes estratégias adaptativas de acordo com o micro-habitat que ocupam na floresta ou com o grupo ecológico a que pertencem. Com o objetivo de avaliar as respostas fotossintéticas e de acúmulo e alocação de biomassa em espécies arbóreas de dois grupos ecológicos distintos ao fator luz, plântulas de *Trema micrantha* (L.) Blum. (pioneira) e *Hymenaea courbaril* (L.) var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenh. (climácica) foram crescidas por aproximadamente 4 meses sob duas condições de intensidade luminosa: baixa radiação – BR (PFD_{diária} de $4,0 \pm 0,2 \text{ mol. m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ e PFD_{máx.} de $260 \pm 26 \text{ } \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em dias de céu claro, sem nebulosidade) e alta radiação – AR (PFD_{diária} de $50 \pm 4 \text{ mol. m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ e PFD_{máx.} de $2347 \pm 117 \text{ } \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Após este período, plantas crescidas em BR foram transferidas para AR, a fim de estudar o potencial de aclimação das duas espécies a uma mudança repentina da intensidade luminosa, como acontece durante a abertura de uma clareira. Inicialmente foram realizadas a avaliação do acúmulo e alocação de biomassa e medidas de trocas de CO₂ (taxas máximas de assimilação de CO₂, curvas de andamento diário e de resposta à luz), emissão de fluorescência da clorofila a (F₀ e razão F_v/F_m) e conteúdo de clorofilas e carotenóides totais na 2^a folha completamente expandida a partir do ápice em *T. micrantha* e na 3^a folha completamente expandida em *H. courbaril*. Sob AR, *T. micrantha* apresentou maior ponto de saturação luminosa, maior taxa de assimilação de CO₂ no ponto de saturação, maior ponto de compensação de luz e maior valor de eficiência fotossintética que *H. courbaril*. Sob BR, *T. micrantha* apresentou menores valores, exceto a eficiência fotossintética, que tendeu a ser maior. Altos teores de clorofilas (C_a+C_b) e carotenóides totais foram encontrados em *H. courbaril* sob BR. A



razão $C_a:C_b$ foi maior em *T. micrantha* sob os dois tratamentos. A quantidade de matéria seca total foi maior em *H. courbaril* sob as duas condições de radiação. No experimento de aclimatação, foi realizada a avaliação do acúmulo e alocação de biomassa e o acompanhamento fotossintético através de medidas periódicas das taxas de assimilação de CO_2 , emissão de fluorescência da clorofila *a* (F_0 , F_m e razão F_v/F_m) e conteúdo de pigmentos até 190 dias após a transferência para AR. Plantas das duas espécies apresentaram queda acentuada nas taxas de assimilação e sintomas de fotoinibição crônica nas folhas expandidas ainda em BR. Nas folhas expandidas em AR, *T. micrantha* apresentou recuperação total da assimilação e mecanismos de fotoproteção. *H. courbaril* apresentou aclimatação parcial das taxas de assimilação (que teve início já nas folhas de BR) e foi mais sensível ao excesso de radiação da nova condição que *T. micrantha*. Apesar das menores taxas fotossintéticas em relação à espécie pioneira, plantas transferidas de *H. courbaril* apresentaram mudanças fisiológicas e morfológicas após o aumento brusco de radiação, mostrando um ajuste às novas condições. *T. micrantha* e *H. courbaril* apresentaram características fotossintéticas típicas de espécies pioneiras e climáticas, porém a espécie climática estudada apresentou habilidade em lidar com altas intensidades luminosas, indicando um satisfatório potencial de aclimatação à abertura de clareiras.



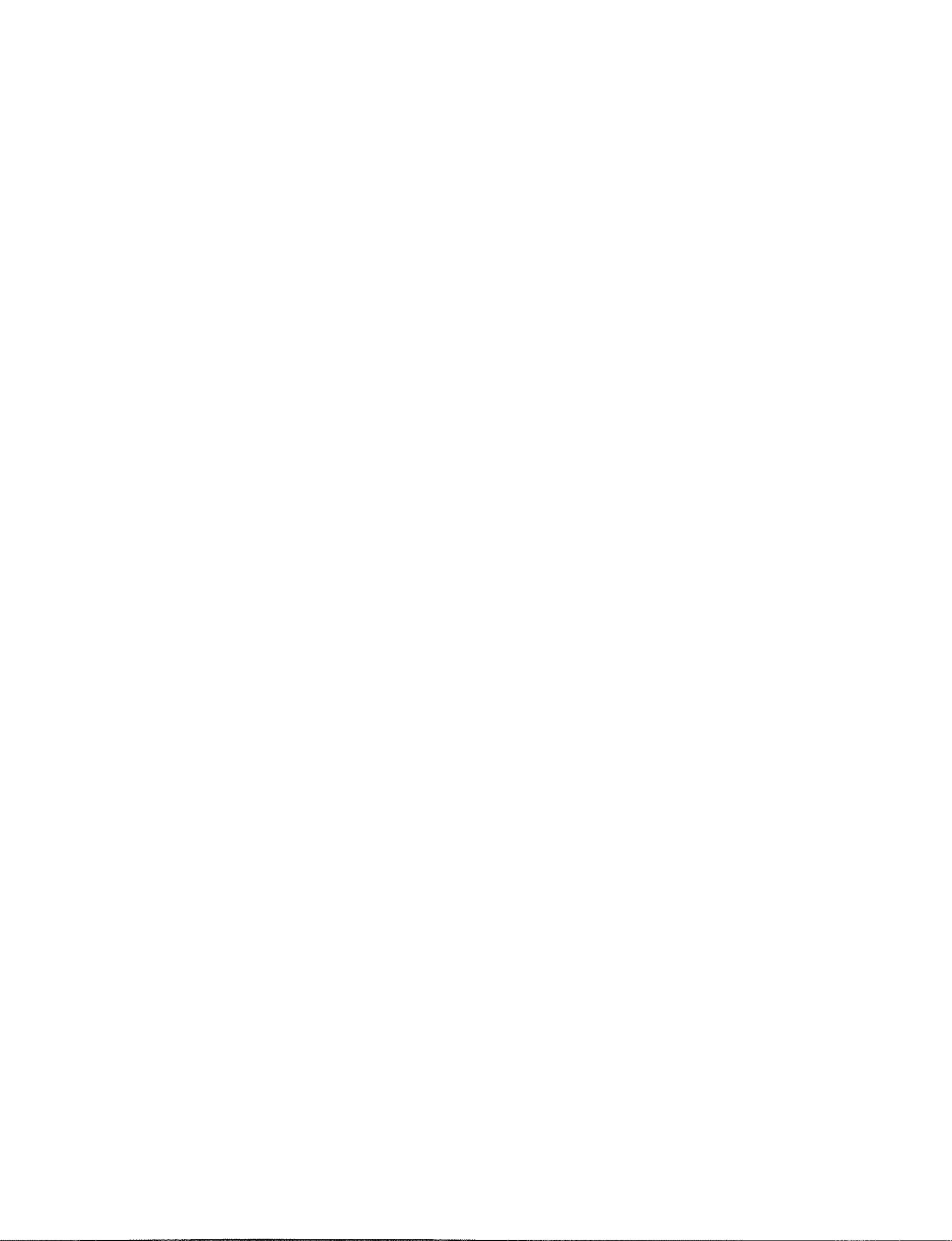
ABSTRACT

Tropical tree species present different adaptative strategies according to the micro-habitat where they live or according to their ecological group. The objective of this research was to evaluate the photosynthetic responses and accumulation and allocation of biomass of seedlings of *Trema micrantha* (L.) Blum. (pioneer) and *Hymenaea courbaril* (L.) var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenh. (climax) grown for 4 months under low radiation (LR) (daily PFD of $4,0 \pm 0,2 \text{ mol. m}^{-2}.\text{day}^{-1}$ and maximum PFD of $260 \pm 26 \text{ } \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) and high radiation (HR) (daily PFD $50 \pm 4 \text{ mol. m}^{-2}.\text{day}^{-1}$ and maximum PFD of $2347 \pm 117 \text{ } \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). After this period, seedlings grown under LR were transferred to HR to estimate the acclimation of these two species to a sudden change of radiation intensity, simulating an opening of the canopy. Data of biomass accumulation and allocation, rates of CO₂ assimilation, chlorophyll *a* fluorescence, chlorophyll and carotenoid content were recorded. Under HR, *T. micrantha* showed higher light saturated rates of photosynthesis with saturation occurring at a higher PFD, higher light compensation point and higher photosynthetic efficiency than *H. courbaril*. Under LR, lower values were found for *T. micrantha* with the exception of photosynthetic efficiency that was tended to be greater for this species. High chlorophyll (C_a+C_b) and carotenoid contents were found in *H. courbaril* under LR. The C_a:C_b ratio was higher in *T. micrantha* under both treatments. *H. courbaril* produced higher amounts of biomass under LR and HR.

In the acclimation experiment, accumulation and biomass allocation, rates of CO₂ assimilation, chlorophyll *a* fluorescence and pigment content were recorded up to 190 days after the transfer to HR. Both species presented reduced rates of assimilation and symptoms of chronic photoinhibition in expanded leaves while under LR. *T. micrantha*



presented total recovery of assimilation and photoprotection mechanisms in their expanded leaves after HR condition. *H. courbaril* showed partial acclimation and was more sensitive to this new HR condition than *T. micrantha*. Besides lower photosynthetic rates in relation to the pioneer species, seedlings of *H. courbaril* presented morphological and physiological changes after transfer to HR thus showing an adjustment to the new condition. This fact suggests an acclimation potential of *H. courbaril* to a sudden change of light in a new gap formation.



INTRODUÇÃO GERAL

A Floresta Estacional Semidecidual (IBGE 1992) ocorre predominantemente sobre o planalto sudeste brasileiro, onde o clima é marcado por duas estações bem definidas durante o ano: o período seco e frio que vai de abril a agosto e o período quente e úmido que vai de setembro a março (Leitão-Filho 1982, 1987,1995; IBGE 1992). A floresta apresenta um ritmo sazonal dos seus processos e interações biológicas (Rizzini 1979; Leitão-Filho 1987), como a concentração dos períodos de florescimento e frutificação da maioria das espécies vegetais no início da estação chuvosa (Morellato 1995) e a presença de espécies de árvores que perdem suas folhas durante a estação seca, fato que levou à sua denominação de Floresta Semidecídua (Rizzini 1979; Leitão Filho 1995).

As florestas semidecíduas estendem-se ao longo da região Sudeste do Brasil, abrangendo os estados de São Paulo, Paraná, Minas Gerais, parte dos estados do Mato Grosso e Goiás e em menor área os estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro e Sul da Bahia (Leitão Filho 1982). Essa região, caracterizada pela intensiva ocupação humana e uso dos seus recursos naturais, vem sofrendo um processo de contínua devastação, restando atualmente apenas alguns fragmentos muito alterados de floresta (Rodrigues 1995). Tal situação se verificou antes mesmo do início do estudo deste ecossistema, de forma que hoje é necessário um trabalho intenso de pesquisa para poder se tomar medidas adequadas que possibilitem a reversão deste quadro (Rodrigues 1995; Leitão-Filho 1995).

Segundo Rodrigues (1995), a base fundamental para a adoção de medidas de conservação e recuperação de áreas degradadas está no conhecimento da dinâmica da comunidade florestal, principalmente com relação à dinâmica de sucessão e regeneração. Nesse sentido, torna-se relevante a viabilização de estudos que gerem informações a respeito dos diversos padrões e processos biológicos existentes na comunidade, dos quais dependem a manutenção e a renovação da floresta.

Sucessão florestal, dinâmica de clareiras e as estratégias adaptativas das espécies arbóreas tropicais

As florestas tropicais apresentam um processo de sucessão/regeneração baseado na ocorrência periódica de distúrbios naturais (Bazzaz 1984). Esse processo de formação e posterior “preenchimento” de clareiras é considerado o mecanismo determinante da composição, estrutura e dinâmica da comunidade florestal, uma vez que dá a ela a conformação de um mosaico de diferentes estádios ou ciclos de crescimento (Whitmore 1989) e proporciona diferentes situações ambientais que afetam diretamente a vida dos organismos (Denslow 1980; Pickett 1983; Whitmore 1989).

O processo de formação de clareiras apresenta um componente probabilístico (Pickett 1983), uma vez que depende de eventos como raios, ventos, deslizamentos, etc. que condicionam a queda de árvores e abertura do dossel (Hartshorn 1980; Bazzaz 1984; Martínez-Ramos 1985). Desse modo, conforme o tempo, o lugar e o modo como isso

acontece (são todos processos aleatórios), há a formação de um microambiente diferente na floresta. Isso se deve basicamente aos seguintes fatores: i) tamanho e orientação da abertura, que vão possibilitar alterações nos níveis de radiação que atinge o chão da floresta; ii) disponibilidade diferencial de nutrientes, proporcionada principalmente pelo aumento da matéria orgânica em decomposição; iii) tipo de resposta de crescimento gerada, dependendo da qualidade, quantidade e variedade de material vivo encontrado no local (Pickett 1983; Bazzaz 1984; Martínez-Ramos 1985; Whitmore 1996).

Essas alterações ambientais, que alguns autores citam como disponibilidade diferencial de recursos (Bazzaz 1979; Pickett 1983; Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996), proporcionaram às plantas, no decorrer do processo evolutivo, diferentes respostas biológicas no sentido de adequar suas características morfológicas, bioquímicas e fisiológicas à ocupação, sobrevivência e perpetuação de suas populações nesses ambientes. Em outras palavras, a dinâmica de clareiras gerou diferentes pressões seletivas que moldaram as características dos ciclos de vida das plantas da floresta, em especial das espécies arbóreas (Pickett 1983; Martínez-Ramos 1985).

Classificação das espécies arbóreas em grupos ecológicos

Diferentes classificações ecológicas foram propostas com o objetivo de reunir as espécies arbóreas que ocupam o mesmo tipo de microambiente e que apresentam características ou respostas semelhantes. As características dos ciclos de vida das espécies utilizadas nas classificações, a subdivisão e nomenclatura dos grupos variaram de autor para autor. Whitmore (1975) reconheceu quatro grupos de plantas: 1) espécies que se estabelecem e crescem sob o dossel, 2) espécies que se estabelecem e crescem sob o dossel, mas se beneficiam com as clareiras, 3) espécies que se estabelecem sob o dossel, mas necessitam de clareiras para atingir o estágio adulto e se reproduzirem e 4) espécies que se estabelecem, crescem e se reproduzem somente em clareiras. Denslow (1980) classificou as espécies arbóreas em três grupos, de acordo com as respostas de germinação de sementes e crescimento de plântulas: 1) especialistas em clareiras grandes, que germinam somente sob as condições de temperatura e luz destas, 2) especialistas em clareiras pequenas, que germinam na sombra, mas necessitam de clareiras para o crescimento até estágio adulto e 3) especialistas em sub-bosque, que aparentemente não necessitam de clareiras para germinação e crescimento até estágio reprodutivo. Martínez-Ramos (1985) utilizou critérios semelhantes aos de Denslow (1980) para a subdivisão dos grupos, porém com uma denominação diferente, citados na mesma ordem: 1) pioneiras, 2) nômades e 3) tolerantes. No Brasil, Ferreti et al. (1995) elaboraram uma classificação baseada, entre outros, em alguns dos trabalhos descritos acima, listando para cada grupo dez características do ciclo de vida das espécies desde a

fase de sementes até reprodução. Os grupos foram: 1) pioneiras, 2) secundárias iniciais, 3) secundárias tardias e 4) climáticas.

Apesar da variedade de classificações, a maioria dos autores concorda que a disponibilidade diferencial de luz entre clareiras e sub-bosque é um dos fatores determinantes dos diferentes padrões de respostas biológicas e que a classificação em grupos ecológicos é difícil e um tanto artificial, pois as plantas apresentam um contínuo de características adaptativas (Bazzaz & Pickett 1980; Denslow 1980; Bazzaz 1984; Martínez-Ramos 1985; Ceulemans & Saugier 1991; Chazdon et al. 1996; Press et al. 1996; Whitmore 1996).

Swaine & Whitmore (1988) e Whitmore (1989) apresentaram uma classificação que ainda é insuficiente para descrever toda a diversidade de respostas biológicas existente (Whitmore 1996), mas que se mostra útil, devido à simplicidade e relevância dos critérios utilizados. Classificaram as espécies arbóreas tropicais em dois grandes grupos: ESPÉCIES PIONEIRAS e ESPÉCIES NÃO-PIONEIRAS ou CLIMÁTICAS. Pertenceriam ao grupo das pioneiras as espécies que só germinam e se estabelecem em clareiras, onde a luz direta atinge o chão da floresta pelo menos uma parte do dia. Não-pioneiras ou climáticas seriam as que podem germinar e se estabelecer sob o dossel, tolerando o sombreamento imposto nestas condições (Whitmore 1989).

Segundo Whitmore (1989), a classificação de uma espécie em um grupo ou em outro deve ser baseada principalmente no conhecimento da ecologia de suas sementes e plântulas. Tal observação está ligada ao fato de que a germinação e o estabelecimento das plântulas são as fases cruciais para o sucesso da espécie, porque nelas se verificam as maiores taxas de mortalidade (Deslow 1980) e, portanto, são as fases que sofrem os

maiores efeitos das pressões seletivas do ambiente. Por outro lado, as características fotossintéticas e de acúmulo e alocação de biomassa estão diretamente relacionadas à habilidade das plantas em crescer e sobreviver sob determinadas condições ambientais, principalmente condições de luz (Bazzaz 1979; Garwood 1996; Press et al. 1996). Deste modo, o estudo dessas características nas fases iniciais de crescimento pode fornecer subsídios importantes para a classificação das espécies em grupos ecológicos.

Objetivos gerais

Este estudo tem como objetivo geral comparar as respostas fotossintéticas e de acúmulo e alocação de biomassa de plantas jovens de duas espécies arbóreas da Floresta Estacional Semidecidual pertencentes a diferentes grupos ecológicos: *Trema micrantha* (L.) Blum. - pioneira e *Hymenaea courbaril* (L.) var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenh. - climácica, quando submetidas a diferentes condições de intensidade luminosa.

Capítulo I

Estudo das respostas fotossintéticas e de acúmulo e alocação de biomassa em *Trema micrantha* (L.) Blum. (pioneira) e *Hymenaea courbaril* (L.) var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenh. (climácica) sob duas condições de intensidade luminosa



INTRODUÇÃO

Características fotossintéticas em espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos

Em trabalhos que procuram correlacionar as características fotossintéticas das espécies arbóreas com o grupo ecológico a que pertencem, considera-se que pioneiras tendem a apresentar maiores taxas fotossintéticas que climácicas, assim como maiores pontos de saturação luminosa e de compensação de luz e menores valores de eficiência fotossintética (Bazzaz & Pickett 1980; Björkman 1981; Pickett 1983; Mooney et al. 1984; Givnish 1988; Bazzaz 1991; Ceulemans & Saugier 1991; Press et al. 1996). Essas respostas parecem estar relacionadas às estratégias mutuamente exclusivas desenvolvidas por pioneiras e climácicas (Pickett 1983). Espécies pioneiras devem crescer e ocupar o espaço rapidamente, sob condições de alta intensidade luminosa (abertura de clareiras), uma vez que seriam inferiores competitivamente às espécies climácicas, quando esse recurso é limitado sob o dossel (Bazzaz 1979). Para isso possuem todo o seu aparelho fotossintético ajustado para intensas condições de luz. Já as espécies climácicas podem persistir em condições de baixa intensidade luminosa, são “tolerantes ao sombreamento”, devido principalmente a características fisiológicas que permitem uma maior fixação de carbono com uma menor quantidade de luz (maior eficiência na utilização da radiação) (Henry & Aarssen 1997).

Em muitos trabalhos, a eficiência fotossintética tem sido avaliada através da emissão de fluorescência da clorofila *a* (Langenheim et al. 1984; Thompson et al. 1992; Lovelock et al. 1994; Castro et al. 1995; Franco et al. 1996; Mattos et al. 1997; Sholes et al. 1997). A emissão de fluorescência da clorofila *a* é uma das vias de dissipação da energia absorvida pela molécula, que não foi utilizada na cadeia de transporte eletrônico (Krause & Weis 1991; Bolhàr-Nordenkampf & Öquist 1993; revisão em Mattos 1998). Pode ser medida após um período de adaptação das folhas ao escuro através de vários parâmetros, entre eles, F_0 , F_m e razão F_v/F_m , onde F_0 é a fluorescência inicial ou fluorescência mínima, F_m a fluorescência máxima e F_v a fluorescência variável resultante da diferença $F_m - F_0$. A fluorescência mínima (F_0) é emitida quando as moléculas de clorofila sofrem um estímulo com luz de intensidade muito baixa e a energia absorvida não é suficiente para promover a separação de cargas no centro de reação dos fotossistemas. Por outro lado, um valor máximo de fluorescência (F_m) é emitido quando o estímulo é feito com um *flash* de luz (pulso de saturação) forte o bastante para a redução de todo o conjunto de aceptores primários de elétrons, “fechando” os centros de reação dos fotossistemas. Em outras palavras, F_m é emitida quando nenhuma energia pode ser dirigida à cadeia de transporte eletrônico (Krause & Weis 1991; Bolhàr-Nordenkampf & Öquist 1993; revisões em Hall & Rao 1995 e Mattos 1998). F_v/F_m , a razão obtida entre F_v e F_m , tem sido muito usada em estudos fotossintéticos por apresentar boa correlação com a eficiência quântica do fotossistema II (Krause & Weis 1991; Lovelock et al. 1994) e também porque a diminuição da razão é correlacionada com a ocorrência de fotoinibição da fotossíntese (Bolhàr-Nordenkampf & Öquist 1993).

Um dos fatores morfológicos responsáveis pela diferenciação no desempenho fotossintético das espécies é o conteúdo de clorofila e pigmentos acessórios das suas folhas (Givnish 1988). Espécies climáticas geralmente apresentam folhas com cloroplastos maiores, em maior número e com maior teor de clorofilas que folhas de espécies pioneira (Björkman 1981). Além disso, espécies climáticas contêm uma maior proporção de clorofila *b* em relação à clorofila *a* que pioneiras (Boardman 1977; Björkman 1981; Givnish 1988; Henry & Aarssen 1997). Tais níveis de clorofila parecem estar relacionados ao aumento da absorção da radiação (Björkman 1981; Henry & Aarssen 1997), já que o micro-habitat que ocupam (sub-bosque), é caracterizado por baixas intensidades luminosas (Chazdon & Fetcher 1984)

Com relação aos carotenóides, Salisbury & Ross (1992), Thayer & Björkman (1990) e Henry & Aarssen (1997) destacaram a sua importância como pigmentos coletores de luz, principalmente na região do azul do espectro. Alscher (1990) *apud* Henry & Aarssen (1997) afirmou que, em folhas crescidas em ambientes sombreados, esses pigmentos podem possibilitar uma maior absorção de luz, principalmente no azul. Dessa forma, pode-se esperar que folhas ou espécies adaptadas a ambientes com baixa disponibilidade de luz apresentem maior conteúdo de carotenóides que folhas ou espécies adaptadas a ambientes sem restrições luminosas. Por outro lado, Demmig-Adams & Adams (1992) mostraram que folhas de espécies pioneiras que crescem sob radiação solar direta apresentaram maior conteúdo de carotenóides (principalmente componentes do ciclo da xantofila) que folhas de sombra, relacionando esses resultados a uma possível função fotoprotetora desses pigmentos.

A existência de poucos trabalhos comparando o conteúdo de carotenóides entre folhas de plantas crescidas sob diferentes condições de radiação (Thayer & Björkman 1990; Demmig-Adams & Adams 1992) e a ausência de comparações entre espécies de grupos ecológicos distintos tornam imprescindível o levantamento de mais informações sobre o assunto, para que algum padrão de resposta possa ser reconhecido entre as espécies.

Plasticidade fotossintética

A taxa fotossintética é considerada uma característica plástica (Grant 1985), isto é, o mesmo indivíduo (genótipo) apresenta diferentes respostas (fenótipo) de acordo com as condições ambientais (Stace 1980). Segundo Grant (1985), características plásticas muito provavelmente evoluiriam em organismos cujo ciclo de vida se desenvolve em um ambiente variável. Bazzaz (1979) considerou que o hábitat das plântulas e sementes de espécies pioneiras é mais variável e imprevisível que o das espécies climácicas, principalmente devido às maiores flutuações térmicas e de umidade, proporcionadas pelo diferente aporte e balanço de energia existentes na clareira. Por outro lado, plantas climácicas também são submetidas a alterações nas condições de luminosidade, temperatura e umidade (*sunflecks*, pequenas clareiras, ou mesmo pela ocupação do dossel no estágio adulto) durante o seu ciclo de vida (Percy 1987). Deste modo, tanto espécies pioneiras quanto climácicas são expostas a um ambiente variável e ambas apresentam graus consideráveis de plasticidade fotossintética (Percy 1987; Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991). No entanto, Bazzaz (1979) e Bazzaz & Pickett (1980)

consideraram que as espécies climácicas devem apresentar menores graus de plasticidade fotossintética, uma vez que se estabelecem e crescem nas condições mais homogêneas e estáveis do sub-bosque.

De fato, tem-se observado que espécies pioneiras são capazes de apresentar grandes alterações nas características fotossintéticas quando submetidas a diferentes regimes de luz, enquanto espécies climácicas apresentam respostas menos pronunciadas (Bazzaz & Carlson 1982; Langenheim et al. 1984; Ramos & Grace 1990; Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991; Souza 1996; Zipperlen & Press 1996). Porém, alguns estudos têm apontado altas taxas de assimilação no ponto de saturação em espécies climácicas crescidas em altas intensidades luminosas, indicando alta flexibilidade fisiológica também nessas espécies (Fetcher et al. 1987; Pearcy 1987; Kitajima 1994).

Acúmulo e alocação de biomassa

O acúmulo e a alocação de biomassa são aspectos do crescimento importantes na avaliação das características adaptativas das espécies à dinâmica de clareiras (Garwood 1996). Juntamente com as taxas fotossintéticas, o acúmulo de biomassa dá uma idéia do total de carbono assimilado pelas plantas e se estas têm capacidade de manter um balanço positivo de carbono em condições “adversas” ou diferentes das dos locais onde são comumente encontradas. A alocação diferencial de fotoassimilados para folhas, caule e raízes contribui na determinação desse balanço de carbono e, por isso, está diretamente relacionada ao ajuste da planta às condições ambientais.

Espécies pioneiras têm apresentado diferenças na quantidade de biomassa entre diferentes tratamentos de luz, com maior acúmulo sob alta radiação (Ellison et al. 1993; Walters et al. 1993; Huante & Rincón 1998). Espécies climácicas não aumentaram significativamente a quantidade de matéria seca com o aumento na intensidade de radiação (Walters et al. 1993; Huante & Rincón 1998), com algumas exceções (Ellison et al. 1993). Além disso, sob alta radiação, os valores de biomassa total das espécies climácicas são comumente inferiores aos das pioneiras (Ellison et al. 1993; Walters et al. 1993; Huante & Rincón 1998), mostrando a maior habilidade dessas últimas em crescer sob estas condições de luz. Já sob baixa radiação, as respostas são mais variáveis. Alguns trabalhos não verificaram diferenças entre as espécies (Ellison et al. 1993; Walters et al. 1993), enquanto Huante & Rincón (1988) encontraram maior biomassa nas pioneiras, mesmo sob sombreamento.

Com relação à alocação de biomassa entre folhas, caule e raízes, não existe na literatura um padrão esperado para espécies de diferentes grupos ecológicos. Alguns trabalhos encontraram maior razão raiz/parte aérea em espécies climácicas que em pioneiras quando crescidas em baixa radiação (Walters et al. 1993; Kitajima 1994). Ellison et al. (1993) obtiveram resultados variáveis de espécie para espécie. A resposta de plantas da mesma espécie, quando crescidas sob diferentes intensidades luminosas, tem recebido grande atenção. De acordo com Givnish (1988) e Kitajima (1994), plantas em ambientes sombreados alocariam relativamente mais biomassa para parte aérea (caule e folhas) do que para raízes. Tal característica é considerada vantajosa por aumentar a proporção fotossíntese/respiração em nível da planta inteira, contribuindo para a manutenção de um balanço positivo de carbono e a otimização do crescimento sob estas condições.

Premissas Admitidas

Admite-se no presente trabalho que:

- *Trema micrantha* classifica-se como uma espécie pioneira, de acordo com Martínez-Ramos (1985), Gandolfi (1991), Lorenzi (1992), Ferreti et al. (1995) e Rodrigues (1995).
- *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* classifica-se como espécie climática, de acordo com Rodrigues (1995) e Ferreti et al. (1995).

Hipóteses de Trabalho

- *Trema micrantha* apresenta maior capacidade fotossintética, ponto de saturação e de compensação de luz e menores valores de eficiência fotossintética que *Hymenaea courbaril*.
- *Hymenaea courbaril* apresenta maior conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides totais e menor razão clorofila *a/b* que *Trema micrantha*.
- *Trema micrantha* apresenta maior grau de plasticidade fotossintética que *Hymenaea courbaril*.
- *Trema micrantha* apresenta maior acúmulo de biomassa que *Hymenaea courbaril*.

Objetivos

Comparar o comportamento fotossintético e o acúmulo e alocação de biomassa de plantas jovens das duas espécies, quando crescidas em diferentes condições de intensidade luminosa, através de medidas de:

- trocas de CO_2 para obtenção de: i) curvas de andamento diário da fotossíntese; ii) curvas de resposta à luz que fornecem os seguintes parâmetros: capacidade fotossintética ou taxa de assimilação de CO_2 no ponto de saturação luminosa, ponto de saturação luminosa, ponto de compensação de luz, rendimento quântico aparente);
- emissão de fluorescência da clorofila *a*, para a obtenção da razão F_v/F_m (eficiência quântica do fotossistema II);
- conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides totais;
- nº de folhas, altura e quantidade de matéria seca de folhas, caule e raízes.

MATERIAIS E MÉTODOS

Caracterização das espécies estudadas

As espécies arbóreas utilizadas foram: *Trema micrantha* (L.) Blum. (Ulmaceae) e *Hymenaea courbaril* (L.) var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenh. (Leguminosae - subfamília Caesalpinioideae).

As duas espécies são encontradas de forma freqüente na Floresta Estacional Semidecidual (Morellato 1991; Rodrigues 1995) e ambas recebem radiação solar direta quando adultas (bordas da floresta e clareiras, no caso de *T. micrantha* e ocupação do dossel por *H. courbaril*).

Trema micrantha (L.) Blum. (Ulmaceae)

A espécie *Trema micrantha* (L.) Blum., conhecida popularmente como pau-pólvora, crindiúva ou granjuveira, é encontrada em todo o neotrópico (30°N a 30°S) em locais bem drenados (Carpanezzi et al. 1990 *apud* Guardia 1996) e em várias formações florestais. Segundo Corrêa (1978), ocorre por todo o Brasil e sua distribuição geográfica estende-se por toda a América do Sul, Central, Antilhas e México.

Apresenta crescimento bastante rápido, atingindo alturas de 5-12m, com tronco de 20-40cm de diâmetro. Suas folhas são simples, com face superior áspera e inferior pubescente e com aproximadamente 7-10cm de comprimento por 3-4cm de largura (Lorenzi 1992). Devido ao seu crescimento rápido e tolerância a diversos tipos de

ambientes, é indicada para reflorestamento e recuperação de áreas degradadas (Lorenzi 1992; Guardia 1996). Sua regeneração se dá através do banco de sementes (Ferreti et al. 1995), sendo encontrada freqüentemente em áreas abandonadas, abertas e em capoeiras (Catharino 1989; Lorenzi 1992). É classificada como espécie pioneira por Martínez-Ramos (1985); Gandolfi (1991); Lorenzi (1992); Ferreti et al. (1995); Rodrigues (1995).

Hymenaea courbaril (L.) var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenh.

(Leguminosae-Caesalpinioideae)

A espécie *Hymenaea courbaril* é neotropical (Langenheim et al. 1984), sendo a variedade *stilbocarpa* característica da Floresta Estacional Semidecidual, ocorrendo desde o Piauí até o norte do Paraná (Lorenzi 1992), e do cerrado do Brasil central, onde é encontrada nas chamadas "Florestas de Vales" (Lee & Langenheim 1974).

Conhecida popularmente como jatobá, é uma árvore que atinge de 15-20m de altura, com tronco de até 1m de diâmetro. Possui folhas compostas por um par de folíolos com aproximadamente 6-14cm de comprimento. É indicada para reflorestamento devido à facilidade de obtenção de mudas (Lorenzi 1992) e é classificada como espécie climática por Rodrigues (1995) e Ferreti et al. (1995).

Obtenção do material vegetal

Frutos de *T. micrantha* foram coletados de quatro indivíduos na Reserva Municipal de Santa Genebra, em Campinas, estado de São Paulo, e de dois indivíduos na Mata da Fazenda Santa Eliza, no Centro Experimental de Campinas (C.E.C) do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), em Campinas, em novembro de 1997. Sementes de *H. courbaril* já beneficiadas (limpas) foram obtidas na Seção de Produção, Tecnologia e Comercialização de Sementes Florestais do Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF)/ESALQ/USP, em Piracicaba, SP. A coleta foi realizada em 07 indivíduos localizados em chácaras nos municípios de Mogi Guaçu e Piracicaba, no mês de agosto de 1997.

Sementes de *T. micrantha* provenientes dos 06 indivíduos foram colocadas para germinar em bandejas com vermiculita sobre mesas com irrigação automática por aspersão na casa de vegetação do Dept°. de Fisiologia Vegetal do Instituto de Biologia da UNICAMP. Sementes de *H. courbaril* foram escarificadas mecanicamente em esmeril e colocadas para germinar nas mesmas condições após 10 dias da data em que foram colocadas as de *T. micrantha*, com o objetivo de coincidir o período de germinação das duas espécies e obter lotes de plântulas homogêneos.

Após a emergência, as plântulas foram transplantadas para vasos de plástico preto (uma plântula por vaso), contendo aproximadamente 1,8 litros de substrato: terra (coletada do solo da Reserva de Santa Genebra) e areia na proporção 2:1. Foram mantidas nas mesmas condições por um período de 12 dias para melhor estabelecimento

das plântulas. Depois deste período, os vasos (130 com plântulas de *H. courbaril* e 140 de *T. micrantha*) foram transferidos para as condições de crescimento.

Condições de crescimento

O experimento foi montado em uma área descoberta e cercada do Deptº. de Genética do Instituto de Biologia/UNICAMP. As fileiras de mesas foram colocadas no terreno orientadas na direção norte/sul, de modo a maximizar a exposição solar durante todo o período do dia, e distantes uma da outra o suficiente para evitar sombreamento entre os tratamentos.

Por apresentar problemas de ordem prática, a aleatorização dos tratamentos não foi realizada, sendo distribuídos de forma sistemática do seguinte modo: mesas dispostas no lado norte foram deixadas sem cobertura, constituindo o tratamento Alta Radiação - AR e as restantes (mesas do lado sul) foram destinadas ao tratamento Baixa Radiação - BR. Para possibilitar o corte da intensidade luminosa incidente, foram construídas, nestas últimas, armações de madeira e ferro, sobre as quais se colocaram 03 camadas de tela "Sombrite", tipo 50%.

As plantas foram regadas diariamente e realocadas assistematicamente nas mesas a cada 10 dias. Além disso, foi aplicada solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1938) mensalmente, como uma forma de garantir o bom estado nutricional das plantas, uma vez que o solo utilizado apresentou valores razoáveis de macronutrientes, matéria orgânica e índice de acidez, conforme resultado da análise de solo (Apêndice).

Tendo em vista o ataque de plantas de *H. courbaril* em AR por coleópteros (*Diabrotica speciosa* - “vaquinha”), foi realizada aplicação de deltamethrin (DECIS 25CE), conforme indicações do fabricante, em todas as plantas do experimento.

As temperaturas diárias (máximas e mínimas) foram obtidas no posto meteorológico do Centro de Ensino e Pesquisa em Agricultura – CEPAGRI/UNICAMP, sendo as médias das temperaturas diárias durante o período de crescimento de 28,3°C (máxima) e 18,2°C (mínima). Nos tratamentos, a temperatura foi registrada por dois termógrafos, resultando em uma diferença de 5-10°C entre BR e AR (os maiores valores neste último).

Caracterização da intensidade luminosa incidente nos dois tratamentos

Medição da densidade de fluxo de fótons entre 400-700nm (PFD) diária total incidente e máxima do dia foi realizada nos dois tratamentos simultaneamente através de um sensor pontual de radiação (modelo LI - 190SA) e um sensor linear de radiação (LI - 191SA), acoplados a um datalogger (LI 1000), todos da LI-COR, Inc.. Os sensores foram programados para fazer leituras a cada 60 segundos, por um período de 12 horas (das 6:30h às 18:30h) e registrar o valor integrado destes pontos no final do dia (total de radiação diária incidente expresso em mol. m⁻².dia⁻¹), bem como os valores de PFD máxima (expressos em μmol. m⁻². s⁻¹).

As medições foram realizadas durante o período de crescimento das plântulas nos dias 07/02/98, 07/03/98 e 18/03/98 (dias de céu claro, sem nebulosidade, durante o período de leitura), resultando nos valores de PFD_{diária} média e PFD_{máx} média ± desvio

padrão, respectivamente de $4,0 \pm 0,2 \text{ mol. m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ e $260 \pm 26 \text{ } \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em BR e $50 \pm 4 \text{ mol. m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ e $2347 \pm 117 \text{ } \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em AR.

A medição da intensidade luminosa incidente dos tratamentos foi realizada também no dia em que se mediu a emissão de fluorescência da clorofila *a* (03/06/98 - dia de céu claro). Os valores encontrados são apresentados juntamente com os resultados do experimento.

Medidas de fotossíntese

i) Trocas de CO₂

Após um período de crescimento de 3 meses sob as condições experimentais, iniciaram-se as medições de trocas gasosas nas plantas das duas espécies. A taxa de assimilação de CO₂ foi medida como taxa líquida de trocas de CO₂ através de um sistema de fotossíntese portátil (Infra-Red Gas Analyser – IRGA - modelo LCA-4, da Analytical Development Company Limited) acoplado a uma câmara foliar PLC4 (B) (tipo larga: 6,25 cm² de área). O sistema de trocas gasosas do aparelho é aberto, de modo que o fluxo de ar fresco (novo) na câmara é contínuo.

Além da taxa de assimilação líquida de CO₂ - A_{CO_2} ($\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), o aparelho registrou simultaneamente os seguintes parâmetros:

- densidade de fluxo de fótons entre 400-700 nm - PFD ($\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
- temperatura foliar – T_f (°C) (calculada com base na PFD incidente)
- temperatura do ar na câmara foliar - T_c (°C)

As medidas foram realizadas sempre na 2^a e 3^a folhas completamente expandidas a partir do ápice, respectivamente em *T. micrantha* e *H. courbaril* (folhas que apresentaram as maiores taxas de assimilação de CO₂ em testes preliminares). Foram realizados de 3 a 6 registros por folha, sendo a média destes considerada uma medida.

Foram realizadas medições para elaboração de curvas de andamento diário em 05 plantas/tratamento/espécie, medidas de caracterização dos valores máximos da taxa de assimilação líquida de CO₂ ($A_{m\acute{a}x}$) de cada espécie sob os dois tratamentos em 10 plantas/tratamento/espécie e medições para a confecção das curvas de resposta à luz em 03 plantas/tratamento/espécie.

As medições para a elaboração das curvas de andamento diário da fotossíntese foram realizadas a intervalos médios de 1:15h em 01/05/98 e 09/05/98, sendo apresentadas somente as curvas de 09/05/98, devido à semelhança verificada entre os dias. Através dessas curvas, foram definidos os horários apropriados para a realização das medições de $A_{m\acute{a}x}$ e das curvas de resposta à luz. Os valores de $A_{m\acute{a}x}$ representam os valores máximos das taxas de assimilação alcançados durante o dia sob as condições de crescimento de cada tratamento. Foram obtidos no dia 03/06/98, através de medição da taxa de assimilação líquida no horário de pico da assimilação, determinado pela curva de andamento diário.

As medições para obtenção das curvas de resposta à luz também foram feitas no horário de pico da taxa de assimilação. Para poder alcançar a intensidade de luz da saturação da fotossíntese durante a realização dessas medições, plantas das duas espécies crescidas em BR foram transferidas para uma casa de vegetação com $PFD_{m\acute{a}x} = \sim 1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. As medidas foram registradas somente após a estabilização a cada

nível de luz e a diminuição progressiva da intensidade luminosa foi obtida através da colocação de telas "Sombrite" sobre a câmara foliar. O ajuste das curvas foi obtido através da equação utilizada por Prado et al. (1994) (uma equação para as 3 plantas):

$$A_{CO_2} = A_{sat.} * (1 - e^{-a*(PFD - PCL)})$$

Onde:

A_{CO_2} = taxa de assimilação líquida de CO_2 ;

$A_{sat.}$ = taxa de assimilação líquida de CO_2 no ponto de saturação luminosa ou capacidade fotossintética;

a = inclinação da curva;

PFD = densidade de fluxo de fótons entre 400-700nm;

PCL = ponto de compensação de luz.

Além desses parâmetros fornecidos pela equação de ajuste, foram calculados os valores da densidade de fluxo de fótons em 90% da saturação luminosa ($PFD_{90\%}$), através da substituição de A_{CO_2} na equação por $0,90 * A_{sat.}$, e do rendimento ou eficiência quântica aparente (RQA), através da equação $RQA = a * A_{sat.} * e^{a * PCL}$.

As medições foram realizadas sempre em dias de céu claro, sem nebulosidade.

ii) Acompanhamento da emissão de fluorescência da clorofila *a*

O acompanhamento da emissão de fluorescência da clorofila *a* foi realizado no dia 03/06/98 em 10 plantas/tratamento/espécie. Foi utilizado fluorímetro portátil (Plant Efficiency Analyser - PEA - modelo P02.002, da HANSATECH INSTRUMENTS Ltda.), cuja fonte de luz possui intensidade máxima na superfície da folha de aproximadamente

3000 $\mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com comprimento de onda na faixa de 580 a 700 nm e pico em 650 nm. O aparelho forneceu os seguintes parâmetros: F_0 , F_m , F_v e a razão F_v/F_m . As medidas foram realizadas antes do amanhecer e entre 12:00 e 14:00h nas mesmas folhas empregadas no estudo das trocas de CO_2 . Foram utilizados 20 minutos para o pré-condicionamento da folha ao escuro e 90% da intensidade da fonte luminosa. A adaptação da folha ao escuro foi proporcionada em apenas uma área circular do limbo foliar de 4mm de diâmetro, através de pinças apropriadas dotadas de um sistema de janela que permite a sua abertura, durante a medição, e fechamento, durante a adaptação ao escuro.

Determinação do conteúdo de clorofila a, clorofila b e carotenóides totais

Após um período de 4 meses sob as condições experimentais, foram obtidos 8 discos foliares de área previamente determinada de 0,3 cm^2 de uma folha/planta, 5 plantas/espécie/tratamento para a análise de pigmentos. Da mesma folha, foram retirados mais 8 discos de igual área e submetidos à secagem por 48h em estufa a 80°C para obtenção da quantidade de matéria seca. Os discos foram retirados da 2ª e 3ª folhas completamente expandidas a partir do ápice, respectivamente, de *T. micrantha* e *H. courbaril*. Cada extrato foi obtido a partir de 8 discos foliares, sendo considerado uma repetição (n=5).

Os pigmentos foram extraídos em solução de acetona pura (99,5-99,8%) através de maceração, seguida de filtragem. A concentração foi determinada através de leitura de alíquotas de 3ml dos extratos obtidos em espectrofotômetro nos seguintes comprimentos

de onda: 662nm (clorofila *a*), 645nm (clorofila *b*) e 470nm (carotenóides), sendo utilizadas as equações de Lichtenthaler (1987).

O teor de clorofila *a* (C_a), clorofila *b* (C_b), clorofilas totais (C_a+C_b) e carotenóides totais (C_{x+c}) foi expresso por unidade de área foliar (mg.m^{-2}) e por unidade de matéria seca foliar (mg.g^{-1}), sendo calculados também os valores da razão de clorofila *a/b* ($C_a:C_b$).

Plasticidade fotossintética

A plasticidade fotossintética foi avaliada através da diferença entre os valores da capacidade fotosintética (A_{sat}), pontos de saturação e de compensação de luz e conteúdo de pigmentos em cada situação de luz, conforme Strauss-DeBenedetti & Bazzaz (1991).

Características morfológicas

Com os dados da área e matéria seca dos discos foliares, foram calculados os valores da área foliar específica (AFE) em $\text{cm}^2.\text{mg}^{-1}$, através da fórmula:

$$\text{AFE} = \text{área do disco} * \text{matéria seca do disco}^{-1}.$$

Medidas de acúmulo e alocação de biomassa

Após a determinação de conteúdo de pigmentos, foi realizada a avaliação do acúmulo e alocação de biomassa através da medição dos seguintes parâmetros: altura (cm), nº de folhas, incluindo folhas do caule e folhas dos ramos laterais (nº de folíolos em

H. courbaril) e quantidade de matéria seca de folhas, caule + ramos laterais e raízes em 5 plantas/ tratamento/ espécie. Foram calculados ainda os valores de matéria seca total e razão raiz/ parte aérea.

Os valores de massa de matéria seca foram obtidos após secagem dos materiais em estufa a 80°C por 48 horas.

Análises Estatísticas

As variáveis $A_{m\acute{a}x}$, F_0 , razão $F\sqrt{F_m}$, C_a , C_b , C_a+C_b , C_{x+c} , $C_a:C_b$, AFE, número de folhas, altura, matéria seca de folhas, caule + ramos laterais, raízes e total e RPA foram analisadas, considerando-se dois fatores: espécie e condição de radiação. Os pressupostos dos testes paramétricos, normalidade da distribuição dos dados e homogeneidade de variâncias, foram verificados através dos testes Kolmogorov-Smirnov e Bartlett, respectivamente, de acordo com Zar (1984). Para os dados em concordância com esses pressupostos: C_{x+c} (em $mg.m^{-2}$), $C_a:C_b$, número de folhas, altura, matéria seca de folhas e raízes e os transformados em logaritmo decimal: C_a , C_b , C_a+C_b , C_{x+c} (em $mg.g^{-1}$), matéria seca do caule + ramos laterais e matéria seca total, foi utilizada análise de variância, seguida de comparação de médias pelo Teste de Tukey com 5% de probabilidade de erro. Quando a interação foi significativa, o teste de Tukey foi aplicado conforme descrito em Gomez & Gomez (1984).

Para os demais ($A_{m\acute{a}x}$, F_0 , razão $F\sqrt{F_m}$, AFE e RPA) utilizou-se o teste de Scheirer-Ray-Hare, uma extensão do teste de Kruskal-Wallis, de acordo com Sokal & Rohlf (1995), seguido de comparação de medianas através de *notched box plots* (diagramas de caixa com os intervalos de confiança da mediana), conforme SYSTAT (1992).



RESULTADOS

Curvas de andamento diário

Conforme as curvas de andamento diário das trocas de CO₂ apresentadas na figura 1.1, *T. micrantha* em BR apresentou os valores máximos da taxa de assimilação de CO₂ no início da manhã, permanecendo nessa faixa até aproximadamente 13:00h. Com *H. courbaril* em BR, esse padrão se repetiu. *T. micrantha* em AR apresentou valores máximos entre 9:00 e 14:00h e *H. courbaril* entre 9:00 e 12:00h. Os valores apresentados por *H. courbaril* em AR foram inferiores aos de BR, mesmo sob condições de PFD bem mais elevadas.

As curvas de andamento diário também são indicadoras do total de CO₂ assimilado no dia. Quanto maior a área sob a curva, maior a assimilação diária de carbono. Dessa forma, pode-se inferir através dos formatos das curvas que plantas de *T. micrantha* crescidas em AR assimilaram mais que as crescidas em BR e que as de *H. courbaril* sob as mesmas condições de luz (figura 1.1).

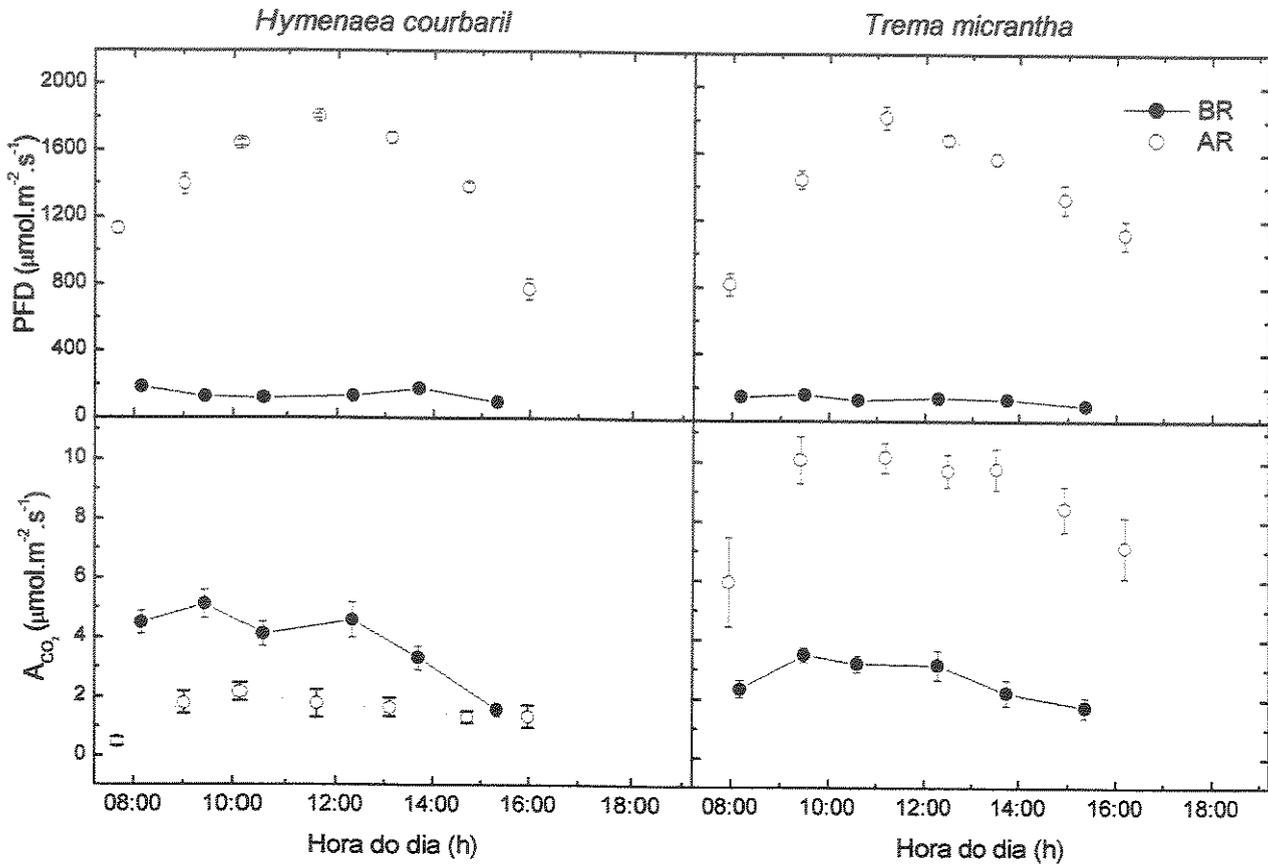


Figura 1.1: Curvas de andamento diário das trocas de CO_2 e da densidade de fluxo de fótons entre 400-700nm incidente em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) (●) e Alta Radiação (AR) (○). Média \pm erro padrão para 3-5 plantas. Taxa de assimilação líquida de CO_2 (A_{CO_2}). Densidade de fluxo de fótons (PFD). Hora do dia (h). Obs.: Barras de erro em PFD de BR são menores que o símbolo.

Valores máximos de assimilação de CO₂ (A_{máx.})

Os valores de A_{máx.} indicam a taxa de assimilação de CO₂ máxima que cada espécie pôde atingir nas condições de crescimento a que foram submetidas. Conforme a figura 1.2, todos os grupos foram significativamente diferentes entre si. Sob AR, *T. micrantha* apresentou os maiores valores, com mediana de 10,6 $\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. *H. courbaril* apresentou valores muito baixos de 2,7 $\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Sob BR, *T. micrantha* apresentou 4,3 $\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e *H. courbaril* 5,3 $\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Os valores de *H. courbaril* em BR foram superiores aos de *H. courbaril* em AR. De acordo com a tabela 1.1 e figura 1.2, observa-se que somente sob AR as duas espécies atingiram valores de A_{máx.} semelhantes à sua capacidade fotossintética (A_{sat.}), o que indica que as plantas sob BR estão assimilando abaixo da sua capacidade máxima.

Curvas de resposta à luz

De acordo com as curvas de resposta à luz apresentadas na figura 1.3 e parâmetros fornecidos pelas equações de ajuste das mesmas (tabela 1.1), *T. micrantha* apresentou capacidade fotossintética (A_{sat.}) superior a *H. courbaril* em AR, sendo que o valor encontrado nesta última alcançou apenas 30% da capacidade fotossintética de *T. micrantha* nesta condição de radiação. Em BR, por outro lado, *H. courbaril* apresentou valores mais altos. Avaliando-se A_{sat.} dentro de cada espécie, observou-se que *T. micrantha* em AR apresentou maior capacidade fotossintética que em BR. *H. courbaril*, por

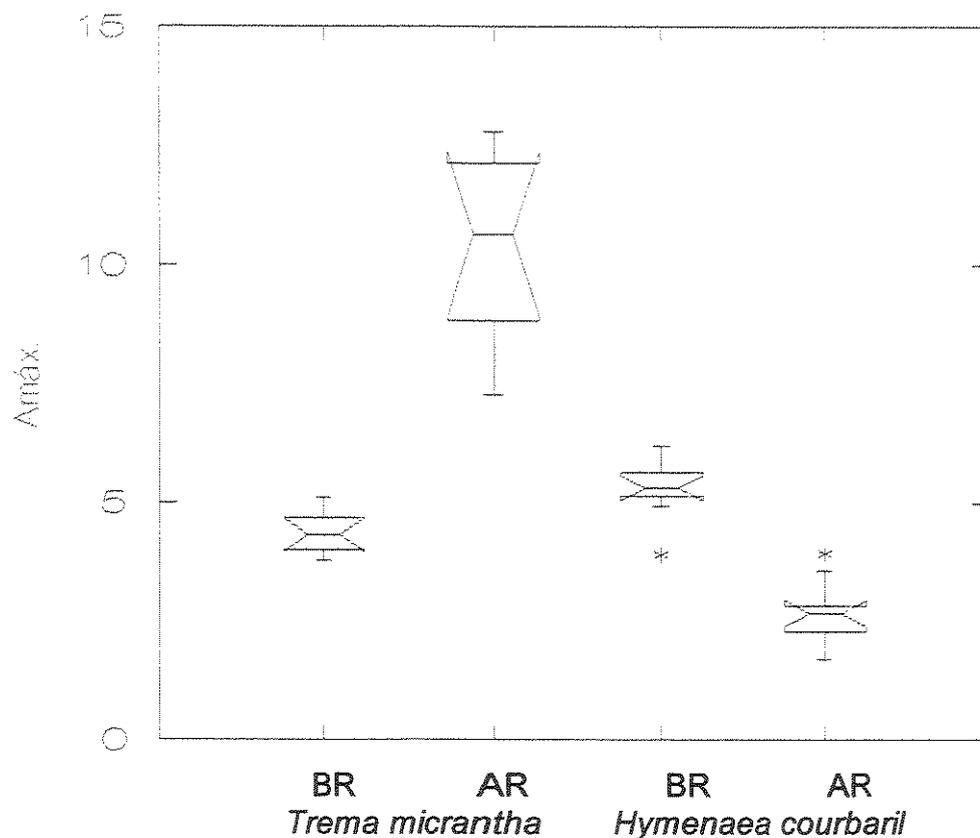


Figura 1.2: Notched box plots da taxa de assimilação máxima de CO_2 em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($A_{\text{máx}}$) para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR) ($n=09$). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asteriscos (*) representam valores discrepantes, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana.

Tabela 1.1: Parâmetros fornecidos pelas equações de ajuste das curvas de resposta à luz em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR) (n=03). Taxa de assimilação líquida de CO₂ no ponto de saturação luminosa em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (A_{sat}). Densidade de fluxo de fótons (400 a 700nm) em 90% da saturação fotossintética em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (PFD_{90%}). Ponto de compensação de luz em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (PCL). Rendimento quântico aparente em μmol de CO₂· μmol de fótons⁻¹ (RQA).

Espécie	Trat.	A_{sat}	PFD _{90%}	PCL	RQA
<i>Trema micrantha</i>	BR	5,87	307,6	4,6	0,046
	AR	10,20	1012,3	28,3	0,025
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR	8,64	538,5	8,0	0,039
	AR	3,29	588,8	17,4	0,014

outro lado, apresentou maior capacidade fotossintética em BR que em AR, sendo essa diferença bastante acentuada.

Os pontos de saturação (em 90% da saturação fotossintética) e compensação de luz tenderam a ser maiores em *T. micrantha* do que em *H. courbaril*, quando ambas as espécies foram crescidas em AR e menores, quando em BR (tabela 1.1 e figura 1.3). Com relação ao rendimento quântico aparente (RQA), *T. micrantha* apresentou tendência a maiores valores que *H. courbaril* sob os dois tratamentos, devendo-se destacar os baixos valores apresentados por esta última em AR. Quando avaliado dentro de cada espécie, o rendimento tendeu a ser maior em plantas crescidas em BR.

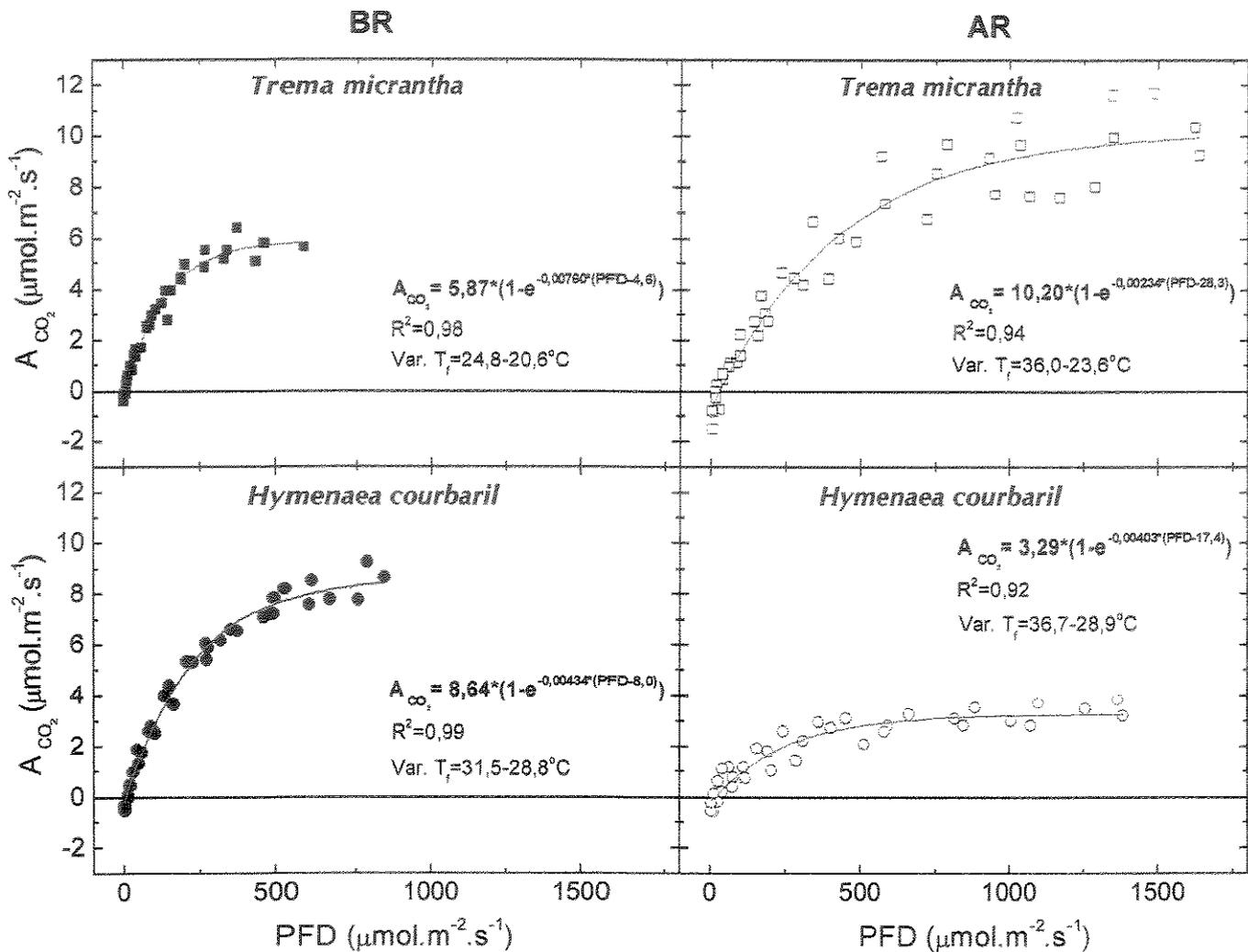


Figura 1.3: Curvas de resposta à luz em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) (fechado) e Alta Radiação (AR) (aberto) (n=03). Taxa de assimilação líquida de CO₂ (A_{CO_2}) em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Densidade de fluxo de fótons entre 400 - 700nm (PFD). Variação da temperatura foliar (Var. T_f). Coeficiente de determinação da curva (R^2).

Acompanhamento da emissão de fluorescência da clorofila a

A emissão de fluorescência da clorofila a foi acompanhada antes de o sol nascer, ou seja, após o período da noite e entre 12:00 e 14:00h, período em que se registraram as PFD máximas do dia nos dois tratamentos. O dia foi de céu claro, com PFD_{diária} de 28,5 mol. m⁻².dia⁻¹ e PFD_{máx.} de 1581 μmol. m⁻².s⁻¹ em AR e PFD_{diária} de 1,4 mol. m⁻².dia⁻¹ e PFD_{máx.} de 96 μmol. m⁻².s⁻¹ em BR.

No início da manhã, observou-se que em BR, as duas espécies apresentaram valores de F_0 semelhantes entre si (figura 1.4), porém em AR, *H. courbaril* apresentou valores significativamente superiores. *T. micrantha* em BR foi semelhante a *T. micrantha* em AR, já em *H. courbaril* as plantas de AR apresentaram valores de F_0 superiores aos de BR. No horário de máxima intensidade luminosa (figura 1.5), a mediana de plantas de *T. micrantha* crescidas em AR foram mais altas que no início da manhã. Nas plantas sob BR isso não foi verificado. Além disso, as diferenças entre as espécies foram detectadas somente para as plantas de BR (figura 1.5), ao contrário do observado na figura 1.4.

Com relação a razão F_v/F_m , os resultados seguiram a mesma variação nos dois horários, embora tenham sido observados valores mais baixos no período de máxima intensidade luminosa (figuras 1.4 e 1.5). Em BR, *H. courbaril* e *T. micrantha* foram semelhantes entre si, apresentando medianas em torno de 0,8 (figuras 1.4 e 1.5). Quando crescidas em AR, os valores observados foram menores em *H. courbaril*. Apesar da pequena diferença no início da manhã, *T. micrantha* em AR apresentou valores significativamente menores que em BR nos dois horários. A razão F_v/F_m em *H.courbaril* em AR mostrou-se muito baixa, principalmente durante o dia (medianas em torno de 0,3), indicando uma redução acentuada da eficiência quântica nessas plantas.

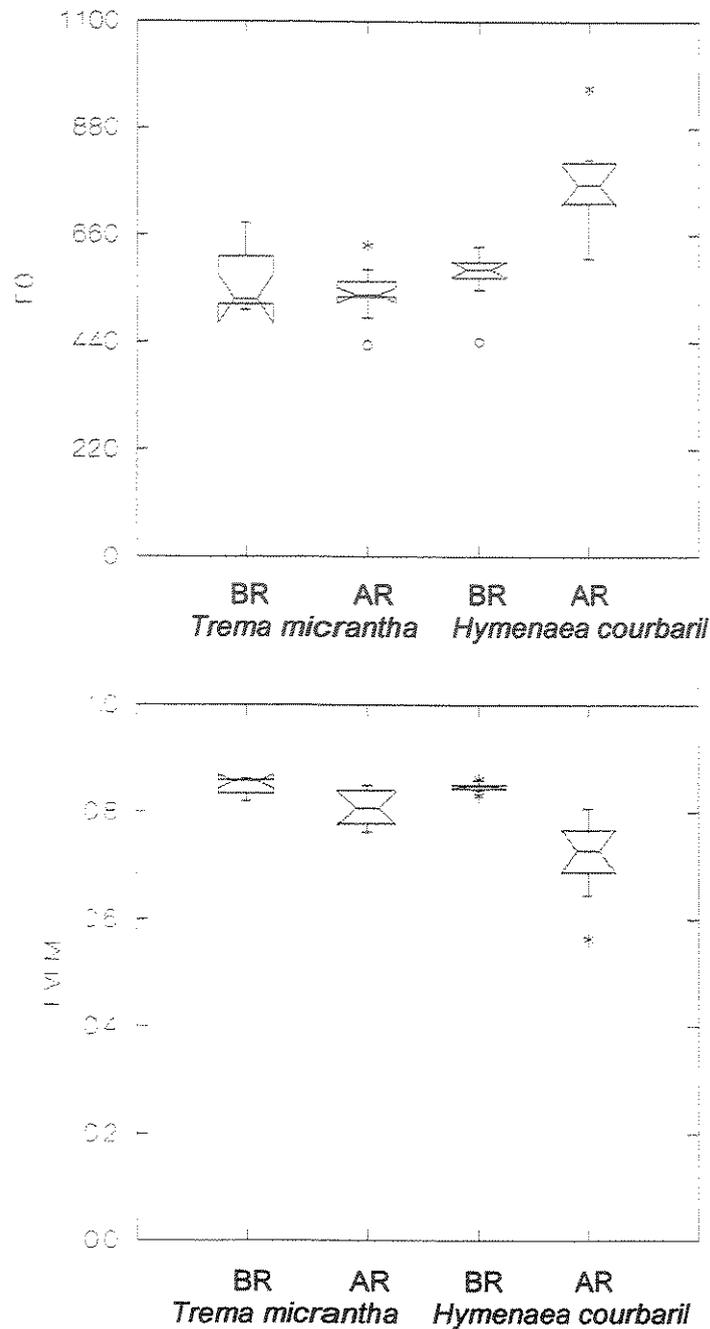


Figura 1.4: Notched box plots dos parâmetros de fluorescência F_0 (no alto) e razão F_v/F_m (embaixo) antes do amanhecer para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR) (n=10). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asteriscos (*) representam valores discrepantes e círculos (°) valores muito discrepantes, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana.

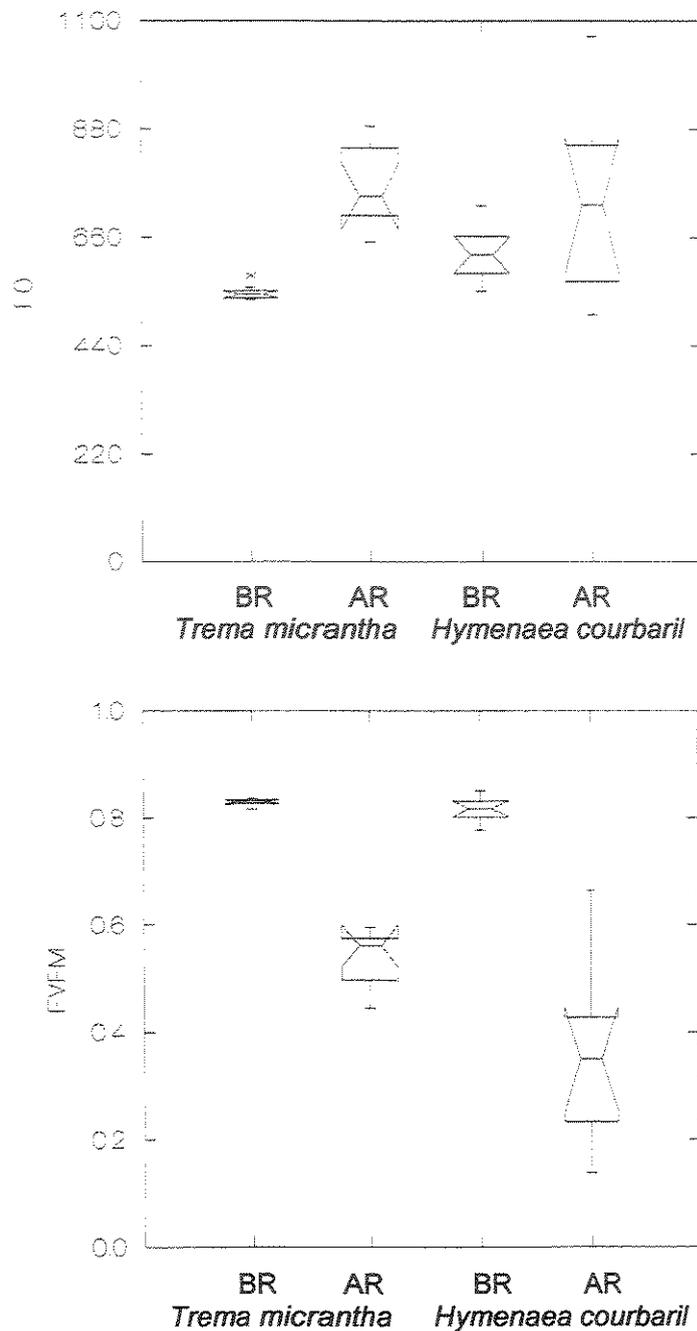


Figura 1.5: Notched box plots dos parâmetros de fluorescência F_0 (no alto) e razão F_v/F_m (embaixo) entre 12:00-14:00h para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR) (n=10). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asterisco (*) representa valor discrepante, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana.

Conteúdo de clorofila e carotenóides totais

H. courbaril apresentou conteúdo de clorofilas totais, expresso em mg de pigmento por unidade de área foliar ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$), significativamente superior a *T. micrantha*, quando ambas as espécies foram crescidas em BR (tabela 1.2). Por outro lado, quando expresso em mg de pigmento por unidade de matéria seca foliar ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), *H. courbaril* apresentou valores inferiores aos de *T. micrantha* (tabela 1.3). As duas espécies não apresentaram diferenças significativas em conteúdo de clorofilas totais (em $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ e $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) quando crescidas em AR (tabelas 1.2 e 1.3).

O maior valor de clorofilas totais ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) encontrado em *H. courbaril* em BR é resultado dos altos valores encontrados tanto para clorofila *a*, quanto para clorofila *b*. Além disso, em BR, *H. courbaril* apresentou maior conteúdo de clorofila *b* que *T. micrantha* expresso por unidade de área (tabelas 1.2). Uma das razões para os menores valores de clorofila *a* e clorofilas totais encontrados em *H. courbaril* em relação à *T. micrantha* em BR quando expressos em $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ foram os altos valores de área foliar específica apresentados por esta última (tabela 1.4 e figura 1.7).

Os teores de clorofila *a* e *b* em plantas de *H. courbaril* crescidas em AR foram inferiores aos de plantas crescidas em BR, tanto em $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ quanto em $\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$ (tabelas 1.2 e 1.3). Em AR, plantas de *H. courbaril* apresentaram maior conteúdo de clorofila *b* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ e $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) e menor de clorofila *a* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) que *T. micrantha*.

Quanto à razão clorofila *alb*, *T. micrantha* apresentou valores superiores aos de *H. courbaril*, não sendo detectado efeito significativo das condições de radiação sobre os valores de $C_a:C_b$ em nenhuma das espécies (tabela 1.2).

Tabela 1.2: Concentração média \pm erro padrão de clorofila e de carotenóides totais em mg.m⁻² de área foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR) (n=5). Letras maiúsculas indicam comparação entre médias na linha e letras minúsculas comparação entre médias na coluna. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade de erro (dados transformados em logaritmo decimal, exceto para razão C_a:C_b e carotenóides).

Espécie	Clorofila a (C _a)		Clorofila b (C _b)		Clorofilas totais (C _a +C _b)		Razão C _a :C _b		Carotenóides (C _{x+c})	
	BR	AR	BR	AR	BR	AR	BR	AR	BR	AR
<i>Trema micrantha</i>	248 \pm 7	276 \pm 11	144 \pm 5	146 \pm 8	392 \pm 6	421 \pm 18	1,73 \pm 0,10	1,90 \pm 0,05	55 \pm 6	97 \pm 4
	bA	aA	bA	bA	bA	aA	aA	aA	bB	aA
<i>Hymenaea courbaril</i>	456 \pm 31	225 \pm 16	340 \pm 30	186 \pm 11	796 \pm 58	411 \pm 25	1,35 \pm 0,07	1,22 \pm 0,06	125 \pm 8	95 \pm 6
	aA	bB	aA	aB	aA	aB	bA	bA	aA	aB

Com relação ao conteúdo de carotenóides totais, houve interação significativa nos resultados expressos em mg.m^{-2} (tabela 1.2). Dessa forma, folhas de *T. micrantha* crescidas em BR apresentaram menor conteúdo tanto em relação a folhas de *H. courbaril* em BR, quanto a folhas de *T. micrantha* em AR. Porém, quando folhas de *T. micrantha* foram crescidas em AR, não houve diferença significativa em relação a folhas de *H. courbaril* também crescidas nesta condição. Comparando os valores encontrados dentro de cada espécie, *H. courbaril*, ao contrário de *T. micrantha*, apresentou maior concentração em BR que AR. Quando avaliado em mg.g^{-1} (tabela 1.3), folhas crescidas em BR apresentaram maior conteúdo de carotenóides que folhas de AR nas duas espécies estudadas.

Plasticidade fotossintética

T. micrantha apresentou uma variação na capacidade fotossintética entre as duas condições de radiação de $4,33 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ($10,20 - 5,87$ - tabela 1.1 e figura 1.3), enquanto *H. courbaril* de $5,35 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ($3,29 - 8,64$ - tabela 1.1 e figura 1.3). As espécies apresentaram grau semelhante de plasticidade, porém diferiram na condição de luz em que cada uma apresentou sua maior capacidade fotossintética: *T. micrantha* em AR e *H. courbaril* em BR.

Em relação a outros parâmetros, como ponto de saturação e ponto de compensação de luz, *T. micrantha* mostrou maior plasticidade que *H. courbaril*. Quanto ao conteúdo de pigmentos pode-se dizer que as espécies foram igualmente plásticas.

Tabela 1.3: Concentração média \pm erro padrão de clorofila e de carotenóides totais em mg.g^{-1} de matéria seca foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR) (n=5). Letras maiúsculas indicam comparação entre médias na linha e letras minúsculas comparação entre médias na coluna. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade de erro (dados transformados em logaritmo decimal).

Espécie	Clorofila a (C_a)		Clorofila b (C_b)		Clorofilas totais (C_a+C_b)		Carotenóides (C_{x+c})	
	BR	AR	BR	AR	BR	AR	BR	AR
<i>Trema micrantha</i>	12,8 \pm 0,9 aA	3,1 \pm 0,2 aB	7,4 \pm 0,6 aA	1,7 \pm 0,2 bB	20 \pm 1 aA	4,8 \pm 0,4 aB	2,8 \pm 0,3 aA	1,1 \pm 0,1 aB
<i>Hymenaea courbaril</i>	9,2 \pm 0,6 bA	3,1 \pm 0,2 aB	6,9 \pm 0,6 aA	2,6 \pm 0,1 aB	16 \pm 1 bA	5,6 \pm 0,3 aB	2,5 \pm 0,2 aA	1,3 \pm 0,1 aB

Caraterísticas morfológicas

De um modo geral, plantas de BR de ambas as espécies apresentaram folhas com maior área (observação visual), superfície foliar quase em ângulo reto à luz incidente, coloração verde escuro (figura 1.6).

Com relação à área foliar específica (AFE) (tabela 1.4 e figura 1.7), *T. micrantha* apresentou maiores valores que *H. courbaril* sob baixa radiação e, em AR, ao contrário, valores inferiores. Tais resultados indicam uma alta plasticidade morfológica em *T. micrantha*, como resultado do crescimento sob condições distintas de luminosidade. *H. courbaril* também apresentou um certo grau de plasticidade (as diferenças entre os dois tratamentos foram significativas), porém de forma menos acentuada que *T. micrantha* (figura 1.7).

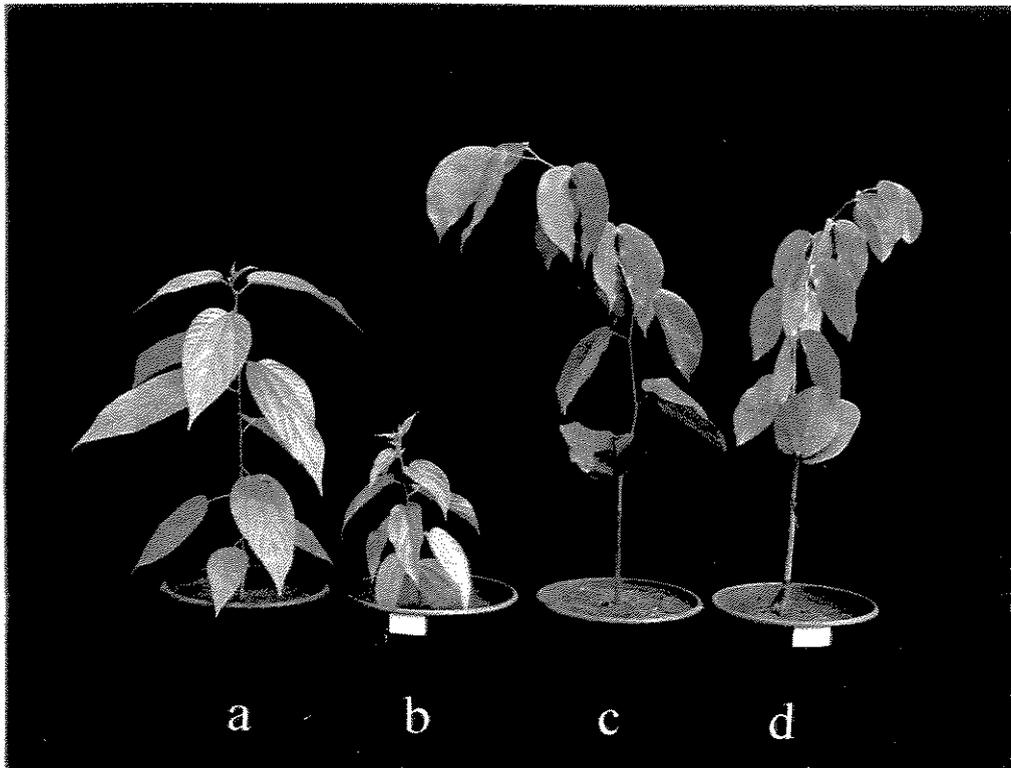


Figura 1.6: Plantas de *Trema micrantha* (a e b) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (c e d) após 4 meses de crescimento sob os tratamentos Baixa Radiação (BR)(a e c) e Alta Radiação (AR)(b e d).

Plantas de *T. micrantha* crescidas em BR sofreram ataque de herbívoros e/ou patógenos, sendo detectados sintomas de encrespamento de brotos e folhas apicais e ataque fúngico por volta dos 5 meses de crescimento sob as condições experimentais (após a realização da coleta de dados deste experimento). Todas as plantas foram atingidas e descartadas logo em seguida, devido à intensidade dos danos causados.

Plantas de *H. courbaril* crescidas em AR também foram atacadas (coleópteros), porém, neste caso, foi realizado controle químico, pois os danos surgiram de forma intensa logo no início do experimento.

Tabela 1.4: Médias \pm erro-padrão da área foliar específica em *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR) (n=5).

Espécie	Trat.	Área foliar específica (cm ² .mg ⁻¹)
<i>Trema micrantha</i>	BR	0,514 \pm 0,032
	AR	0,114 \pm 0,005
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR	0,202 \pm 0,004
	AR	0,138 \pm 0,003

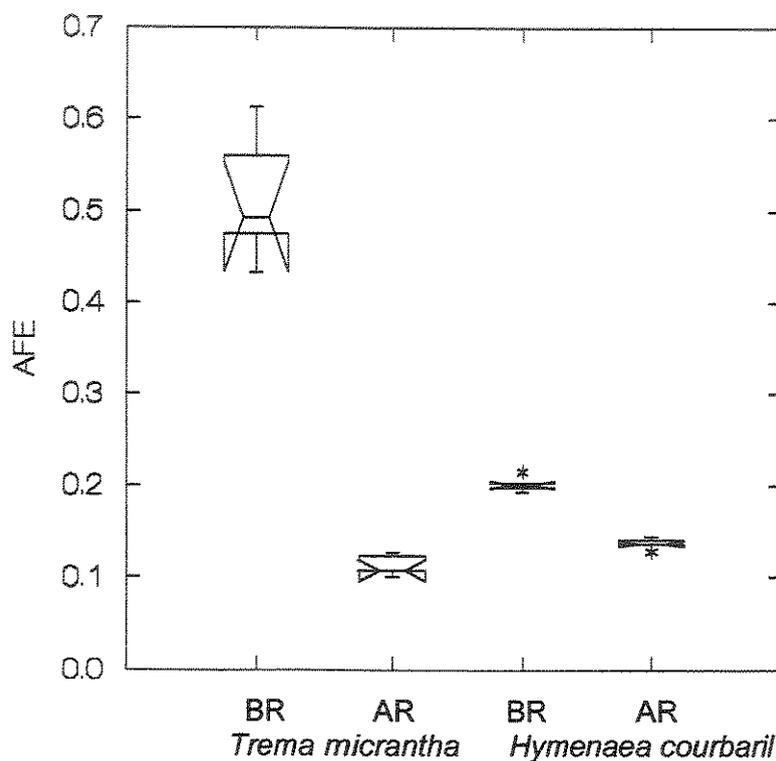


Figura 1.7: Notched box plots da área foliar específica em cm².mg⁻¹ (AFE) para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR) (n=5). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asteriscos (*) representam valores discrepantes, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana.

Avaliação do acúmulo e alocação de biomassa

De acordo com a tabela 1.5, plantas de *H. courbaril* crescidas em AR destacaram-se pelos altos valores de matéria seca, tanto em relação a *T. micrantha*, quanto a plantas da mesma espécie crescidas em BR. Os valores de matéria seca de folhas, caule + ramos laterais, raízes e total de *H. courbaril* em AR foram estatisticamente superiores aos de *H. courbaril* em BR e *T. micrantha* em AR, exceto pelos valores de matéria seca das folhas que foram semelhantes aos de *H. courbaril* em BR.

Plantas de ambas as espécies, quando crescidas em AR, apresentaram maior alocação para raízes do que para parte aérea que plantas crescidas em BR (figura 1.8). Quando crescida em BR, *H. courbaril* apresentou maior razão raiz/parte aérea que *T. micrantha*.

Plantas de *H. courbaril* foram mais altas que as de *T. micrantha* nos dois tratamentos. Plantas crescidas em BR apresentaram maior altura que plantas de AR. Do mesmo modo, com relação ao número de folhas, plantas crescidas em BR tiveram maior número de folhas que as de AR, não sendo detectada diferença significativa entre as espécies (tabela 1.5).

Tabela 1.5: Valores médios \pm erro padrão dos parâmetros: número de folhas, altura (cm), matéria seca (g) de folhas, caule e ramos laterais (caule + RL), raízes e total de plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* após 130 dias sob os tratamentos Baixa Radiação (BR) e Alta Radiação (AR) (n=05). Letras minúsculas indicam comparação entre médias na linha e letras minúsculas comparação entre médias na coluna. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade de erro (dados de matéria seca do caule e ramos laterais e matéria seca total transformados em logaritmo decimal).

Espécie	Nº de Folhas*		Altura (cm)		MATÉRIA SECA (g)															
					Folhas				Caule + RL				Raízes				TOTAL			
	BR	AR	BR	AR	BR	AR	BR	AR	BR	AR	BR	AR	BR	AR	BR	AR				
<i>Trema micrantha</i>	24 \pm 1	17 \pm 2	46 \pm 4	27 \pm 1	2,32 \pm	3,37 \pm	1,49 \pm	1,60 \pm	1,01 \pm	3,51 \pm	4,8 \pm	8,5 \pm	0,09 bB	0,19 bA	0,17 bB	0,08 bA	0,10 bB	0,39 bA	0,3 bB	0,3 bA
<i>Hymenaea courbaril</i>	23 \pm 1	20 \pm 1	60 \pm 2	43 \pm 2	4,63 \pm	4,49 \pm	3,00 \pm	5,05 \pm	2,72 \pm	5,56 \pm	10,4 \pm	15,1 \pm	aA	aB	aA	0,57 aA	0,30 aB	0,48 aA	0,8 aB	1,3 aA

* Nº de Foliolos em *Hymenaea courbaril*.

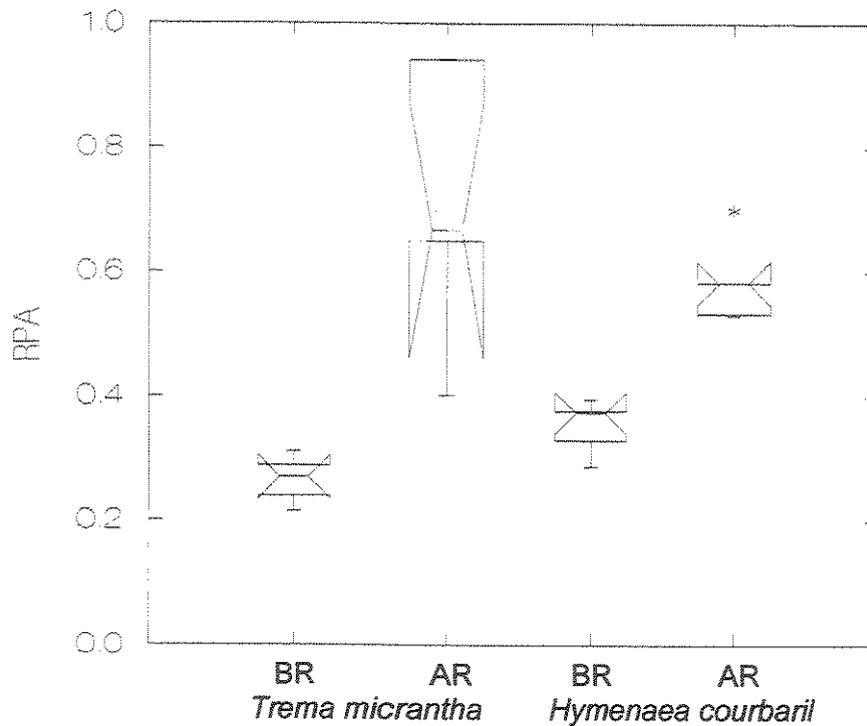


Figura 1.8: *Notched box plots* da razão raiz/parte aérea (RPA) para os grupos: *Trema micrantha* sob Baixa Radiação (BR), *Trema micrantha* sob Alta Radiação (AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Alta Radiação (AR) (n=5). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asterisco (*) representa valor discrepante, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana.

DISCUSSÃO

De um modo geral, as respostas das espécies arbóreas tropicais às diferentes intensidades luminosas de crescimento variam muito. Além das características intrínsecas a cada espécie, isto ocorre também por causa da grande variabilidade de técnicas e regimes de luz utilizados em diferentes trabalhos (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996).

Além de não terem sido consideradas as diferenças na qualidade, a intensidade de luz do tratamento AR (radiação solar direta) excedeu ao encontrado em clareiras grandes de outras formações florestais, que geralmente atingem até 50% da radiação solar direta (Chazdon & Fetcher 1984) e ao encontrado em uma clareira grande de uma Floresta Estacional Semidecidual, cujo valor da PFD_{diária} máxima foi de 23,7 mol.m⁻².dia⁻¹ (~50% de AR) (Gandolfi 1999). Segundo Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1996), é comum, em estudos deste tipo, a utilização de tratamentos com maiores intensidades de luz que o encontrado em clareiras.

Da mesma forma, a incidência de radiação em BR pode ser considerada acima da encontrada em condições de sub-bosque de outras formações florestais. Chazdon & Fetcher (1984) e Chazdon (1986) apresentaram valores em torno de 0,2 – 0,8 mol.m⁻².dia⁻¹ em florestas tropicais da Costa Rica, Austrália e Havaí. Já no sub-bosque de uma Floresta Estacional Semidecidual, Gandolfi (1999) encontrou valores mais altos, podendo chegar aos 2,8 mol.m⁻².dia⁻¹. Segundo o mesmo autor, isso acontece porque nas florestas semidecíduas do estado de São Paulo, durante o período de perda de folhas na estação seca, ocorre uma maior penetração de luz através do dossel e um aumento da luz difusa por toda a floresta. Além disso, em áreas com predomínio de espécies decíduas, ocorre

uma condição particular deste tipo de formação denominada “sub-bosque sob dossel decíduo”, onde a incidência de radiação aumenta, atingindo valores de até 10,9 mol.m⁻².dia⁻¹ (Gandolfi 1999).

Os resultados encontrados em relação à taxa de assimilação no ponto de saturação luminosa (A_{sat}) sob condições de alta radiação reforçam a hipótese geral de que espécies pioneiras apresentam maior capacidade fotossintética que espécies climácicas. Souza (1996), comparando espécies de grupos ecológicos diferentes crescidas sob condições de radiação plena e sombreamento natural, obteve dados semelhantes, assim como Ramos & Grace (1990), Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1991), Turnbull (1991), Thompson et al. (1992), Tinoco-Ojanguren & Pearcy (1995), Zipperlen & Press (1996) e Sholes et al. (1997).

Com relação ao ponto de saturação luminosa ($PFD_{90\%}$), os valores obtidos em *T. micrantha* e *H. courbaril* foram altos em comparação aos de outras espécies arbóreas. Um dos motivos principais foram os tratamentos utilizados aqui, que apresentaram incidência de radiação na maioria das vezes maior que os de outros trabalhos (Zipperlen & Press 1996; Barker et al. 1997; Sholes et al. 1997).

Confirmando a hipótese testada, a espécie pioneira apresentou saturação da fotossíntese em PFD mais alta que a espécie climácica, quando as espécies foram crescidas sob altas irradiâncias, de forma similar aos resultados encontrados por Thompson et al. (1992); Zipperlen & Press (1996); Barker et al. (1997) e Sholes et al. (1997).

Pontos de compensação de luz tenderam a ser maiores em *T. micrantha* sob alta radiação, mas sob baixa radiação foram maiores em *H. courbaril*. Turnbull (1991),

Thompson et al. (1992), Tinoco-Ojanguren & Pearcy (1995) e Souza (1996) também encontraram maiores pontos de compensação em espécies pioneiras do que em climácicas sob maiores irradiâncias e menores sob baixa radiação. Em Zipperlen & Press (1996), os valores da espécie pioneira estudada foram maiores que os da climácica também sob baixa intensidade de radiação.

Com relação à eficiência fotossintética, os valores de F_v/F_m obtidos nas duas espécies em BR foram semelhantes e típicos para plantas em boas condições de crescimento (Krause & Weis 1991; Bolhàr- Nordenkampf & Öquist 1993). Apesar de ter sido verificada uma tendência a menores valores de rendimento quântico aparente em *H. courbaril* que em *T. micrantha* em BR, essa diferença foi pequena. Além disso, os valores encontrados em *H. courbaril* sob BR podem ser considerados altos, sendo semelhantes aos encontrados em outras espécies climácicas por Ramos & Grace (1990), Zipperlen & Press (1996) e Barker et al. (1997). Tal resultado não concorda com a hipótese de que *H. courbaril* deveria apresentar maior eficiência fotossintética que *T. micrantha*. Por outro lado, indicou uma alta eficiência na utilização da radiação incidente e, portanto, habilidade da espécie em lidar com as baixas intensidades luminosas de BR.

As duas espécies apresentaram redução significativa de F_v/F_m em AR tanto antes do amanhecer quanto ao meio-dia. Os valores de F_v/F_m em *T. micrantha* em AR obtidos antes do amanhecer foram semelhantes aos obtidos por Castro et al. (1995) em *Ochroma lagopus* (pioneira), *Inga edulis* (espécie de classificação intermediária, segundo os mesmos autores), *Manilkara* sp e *Hampea* sp (climácicas), crescidas sob condições de luz semelhantes.

Os valores do rendimento quântico aparente obtidos em *H. courbaril* sob AR foram muito baixos quando comparados aos de outras espécies arbóreas tropicais (Ramos & Grace 1990; Thompson et al. 1992; Zipperlen & Press 1996, Barker et al. 1997). Da mesma forma, os valores de F_v/F_m foram mais baixos que os encontrados em outras espécies climáticas crescidas sob condições similares às de AR (Sholes et al. 1997) e em clareiras (Lovelock et al. 1994). *Dipteryx panamensis* (climática), assim como *H. courbaril*, apresentou valores de F_v/F_m após período da noite e eficiência quântica (real) bastante reduzidos (Castro et al. 1995).

Esses resultados indicam a menor capacidade do aparelho fotossintético de *H. courbaril* de lidar com as altas condições de radiação de AR. Além disso, mostram, como em Lovelock et al. (1994), que espécies climáticas parecem ser mais suscetíveis à fotoinibição da fotossíntese que espécies pioneiras quando crescidas sob altas intensidades luminosas. No entanto, em algumas espécies climáticas este processo não foi detectado (Castro et al. 1995) e em outras apresentou efeitos menos acentuados que em *H. courbaril* (Lovelock et al. 1994; Sholes et al. 1997).

H. courbaril apresentou maior teor de clorofilas totais que *T. micrantha* em BR. Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1991) e Souza (1996) também encontraram maiores valores de clorofilas totais em espécies climáticas que em espécies pioneiras, sob baixas condições de radiação. Além disso, a proporção de clorofila *a/b* foi maior em *T. micrantha*, como o encontrado em outro estudo comparativo deste tipo (Souza 1996). Tais resultados confirmam a hipótese testada e reforçam a hipótese geral de que espécies climáticas apresentariam maior conteúdo de clorofila e menor razão clorofila *a/b* que espécies pioneiras, devido provavelmente à necessidade de aumentar a capacidade de absorção

de luz em ambientes onde esta é pouco disponível (Bazzaz & Pickett 1980; Henry & Aarssen 1997).

Tanto em *T. micrantha* quanto em *H. courbaril*, a razão clorofila *a/b* não foi estatisticamente diferente nas duas condições de radiação, como seria esperado (maior sob altas intensidades de radiação, conforme Boardman (1977), Björkman (1981), Givnish (1988) e Press et al. (1996). Na maioria das espécies que estudaram, Murchie & Horton (1997) encontraram o padrão esperado, embora em algumas, como aqui, não tenham encontrado diferenças.

Os valores dos carotenóides totais em mg.m^{-2} encontrados em *T. micrantha* apresentaram padrão semelhante ao obtido por Thayer & Björkman (1990) e Demmig-Adams & Adams (1992), onde folhas de plantas consideradas pioneiras crescidas sob sol pleno apresentaram maior conteúdo de carotenóides que folhas crescidas na sombra. *H. courbaril* apresentou maior conteúdo de carotenóides totais nas folhas crescidas sob BR, como o verificado em uma espécie de pteridófito bastante tolerante ao sombreamento por Thayer & Björkman (1990). Cabe ressaltar, no entanto, que nessa pteridófito foi encontrado maior teor de alguns componentes do ciclo de xantofila sob sol pleno (Thayer & Björkman 1990).

Em condições de BR, *H. courbaril* apresentou maior conteúdo de carotenóides que *T. micrantha*, mas, em AR, não foram detectadas diferenças entre as espécies. Quando avaliado em miligramas de pigmento por grama de matéria seca foliar também não foram verificadas diferenças entre as espécies, com plantas de BR apresentando maiores teores que plantas de AR.

Esses resultados confirmam a importância dos carotenóides no aumento da absorção de luz em sítios onde esta é pouco disponível (Henry & Aarssen 1997). Por outro lado, a resposta de *T. micrantha* em mg.m^{-2} , maior concentração sob alta intensidade luminosa, indicou a possível atuação dos carotenóides como pigmentos fotoprotetores, principalmente se for considerada a necessidade da espécie de lidar com o excesso de radiação comum no ambiente onde é encontrada (Demmig-Adams & Adams 1992).

A plasticidade fotossintética é encontrada tanto em espécies pioneiras (Bazzaz & Carlson 1982; Langenheim et al. 1984; Ramos & Grace 1990; Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991; Souza 1996; Zipperlen & Press 1996; Huante & Rincón 1998) quanto em espécies climácicas (Fetcher et al. 1987; Pearcy 1987; Kitajima 1994). No estudo de Murchie & Horton (1997), espécies pioneiras apresentaram maior plasticidade que as espécies climácicas. Porém, uma espécie pioneira praticamente não apresentou diferenças na capacidade fotossintética entre alta e baixa intensidade luminosa e uma espécie climácica apresentou plasticidade semelhante à das pioneiras. Dessa forma, pode-se afirmar que é muito mais comum encontrarem-se espécies pioneiras com alta plasticidade fotossintética e espécies climácicas com baixa. Mas isso não é regra geral. Espécies climácicas com alta plasticidade e espécies pioneiras com baixa também são encontradas, só que com menor frequência.

Casos como o de *H. courbaril*, onde houve resposta plástica, mas com taxas fotossintéticas maiores sob baixa radiação e taxas menores sob altas intensidades luminosas, não são comuns. Murchie & Horton (1997) e Langenheim et al. (1984) encontraram menores taxas de assimilação sob alta radiação em duas espécies

climáticas: *Hedera helix* e *Hymenaea parviflora*, mas em nenhum dos casos a diferença foi grande, ou seja, não houve uma resposta plástica. Uma possível explicação para tais resultados são as intensidades luminosas dos tratamentos utilizados. Por exemplo, o tratamento de alta irradiância de Murchie & Horton (1997) não apresentou intensidade suficiente para causar respostas fotoinibitórias ($\sim 15,0 \text{ mol.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$, com valores máximos de PFD de $300 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). O tratamento de alta irradiância de Langenheim et al. (1984) foi semelhante ao utilizado aqui (100% da radiação solar) e o de baixa intensidade luminosa foi menor (6% da radiação solar). Isso leva a crer que a intensidade de radiação a que as plantas de *H. courbaril* foram submetidas em BR não foi tão baixa a ponto de restringir a capacidade fotossintética e em AR foi excessiva, causando fotoinibição e reduzindo a capacidade fotossintética das plantas. No caso de *T. micrantha*, pode-se supor que, sob um tratamento com condições de radiação inferiores aos de BR (que é o geralmente utilizado em outros trabalhos), a espécie deveria apresentar capacidade fotossintética inferior, o que aumentaria sua plasticidade. Tais considerações chamam a atenção para o fato de que o grau de plasticidade das espécies pode variar de acordo com as intensidades de radiação a que as plantas foram submetidas durante o crescimento. Isso sugere que as conclusões em estudos deste tipo dependem dos níveis de radiação utilizados, e portanto, devem ser feitas com cuidado.

Os resultados relativos ao acúmulo de biomassa não foram correspondentes aos de assimilação de CO_2 , ou seja, a quantidade de matéria seca produzida não foi proporcional à assimilação. A assimilação diária de carbono, inferida pelas curvas de andamento diário, foi maior em *T. micrantha* que em *H. courbaril* sob AR, bem como os valores das taxas de assimilação máxima ($A_{\text{máx}}$). Apesar disso, a quantidade de matéria

seca total foi maior em *H. courbaril*. A assimilação das plantas de *H. courbaril* sob BR foi menor que a de *T. micrantha* em AR, mas os valores de matéria seca total foram maiores.

A quantidade de matéria seca total de *H. courbaril* em AR foi elevada em relação aos valores de $A_{m\acute{a}x}$ e A_{sat} . Sob os dois tratamentos, a produção de biomassa mostrou a eficiência da espécie na manutenção de um balanço positivo de carbono, o que pode ser decorrente de um menor gasto respiratório ou qualquer outro ajuste que compense a relativa baixa assimilação. O baixo ponto de compensação de luz em AR pode ser um indicativo dessa resposta.

Em Lee et al. (1997), as taxas fotossintéticas também não foram correlacionadas ao crescimento. A taxa de assimilação de CO_2 de *Hopea odorata* (climácica) foi maior sob o tratamento com maior intensidade luminosa, mas a taxa de crescimento foi equivalente à alcançada sob tratamento com menor intensidade de luz. Esses autores encontraram maior taxa de crescimento na espécie climácica que na pioneira em todos os tratamentos utilizados, porém o crescimento lento da espécie pioneira parece ser resultado da baixa condutância estomática e baixa taxa de assimilação de CO_2 . Nesse caso, as respostas parecem estar mais associadas à sua estratégia de tolerância à seca que às condições luminosas de seu micro-hábitat (Lee et al. 1997).

Os resultados encontrados aqui podem estar relacionados ao estágio de desenvolvimento das plantas no período de estudo. *T. micrantha* partiu de uma semente menor, com menor reserva que *H. courbaril*, o que pode ter retardado seu crescimento inicial (Milberg & Lamont 1997), resultando em menor biomassa total. Com o tempo ou em estádios mais avançados, porém, pode haver uma inversão nessas respostas. Além disso, a eficiência de *H. courbaril* na manutenção de um balanço positivo de carbono,

tanto em baixas quanto em altas intensidades luminosas, pode ser indicativa da capacidade desta espécie de ocupar diferentes ambientes na floresta, ou, em outras palavras, de crescer também em clareiras.

Ambas as espécies apresentaram o padrão de alocação de biomassa esperado, maior para parte aérea que para raízes sob condições de baixa radiação (Givnish 1988; Kitajima 1994). *H. courbaril* apresentou maior razão raiz/parte aérea que *T. micrantha* sob BR. Walters et al. (1993) e Kitajima (1994) também encontraram maior razão raiz/parte aérea em espécies climácicas que em pioneiras quando crescidas em baixa radiação. Um maior investimento em raízes sob baixa radiação pode ser vantajoso para a espécie submetida a mudanças bruscas de radiação e temperatura geradas pela abertura de clareiras, uma vez que nestas condições há uma maior demanda por água e nutrientes (Naidu e DeLucia 1997b).

Plantas crescidas em BR de ambas as espécies apresentaram características morfológicas típicas para condições de sombreamento: coloração, posição da folha quase perpendicular à radiação incidente, maior número de folhas, menor razão raiz/parte aérea e maior área foliar específica, indicando um maior investimento em características que aumentam a captação de luz e contribuem para um balanço positivo de carbono (Walters et al. 1993; Kitajima 1994; Lee et al. 1997).

Menores valores de área foliar específica em espécies climácicas que em pioneiras sob baixa radiação também foram encontrados por Walters et al. (1993), Kitajima (1994) e Huante & Rincón (1998). Segundo esses autores, menor área foliar específica estaria correlacionada à presença de defesas químicas, característica importante para plantas do sub-bosque, já que neste microambiente a sobrevivência depende deste tipo de

estratégia (Pickett 1983; Huante & Rincón 1998). O aspecto saudável das plantas de *H. courbaril* crescidas em BR pode ser um ponto favorável a essa hipótese. No entanto, não se sabe se estas plantas não foram atingidas pelos insetos como as de AR por causa de algum mecanismo de defesa ou pela possível proteção exercida pela tela “sombrite”.

Seguindo essa linha de raciocínio, os altos valores da área foliar específica encontrados em plantas de *T. micrantha* crescidas sob BR sugerem uma maior exposição das folhas ao ataque de herbívoros e patógenos. Além disso, a limitação na manutenção de um balanço positivo de carbono sob essas condições de luz poderia ter influenciado na alocação de energia para defesa, tornando-as mais suscetíveis, como de fato foi verificado.

As plantas das duas espécies apresentaram sinais de predação sob o tratamento com intensidade de radiação oposta à do ambiente onde são comumente encontradas, o que pode ser um indício da atuação também deste fator na determinação da ocupação dos diferentes micro-habitats pelas espécies.

No presente estudo, observou-se que, quando o crescimento ocorreu sob condições de altas intensidades luminosas, a espécie pioneira apresentou maior capacidade fotossintética e ponto de saturação e de compensação de luz do que a espécie climácica, indicando ajuste fotossintético à maior disponibilidade de recursos encontrada em clareiras, seu micro-habitat natural (Bazzaz & Pickett 1980; Pickett 1983). Por outro lado, espécies climácicas tendem a apresentar uma maior habilidade na manutenção de um balanço positivo de carbono em condições de sombreamento (Pickett 1983; Henry & Aarssen 1997), como indicaram os resultados de *H. courbaril*.

Além disso, os baixos valores de $A_{máx.}$, de $A_{sat.}$, RQA, F_v/F_m , obtidos nas plantas de *H. courbaril* em AR, indicam a ocorrência de fotoinibição crônica, devido à exposição a maiores intensidades luminosas (Osmond 1994; Hall & Rao 1995) e indicam a maior suscetibilidade da espécie climácica a este processo (Lovelock et al. 1994). *T. micrantha* também apresentou redução de F_v/F_m durante o dia, porém essa redução pode ser associada a um mecanismo de fotoproteção ou fotoinibição dinâmica (Osmond 1994), devido a um aumento na dissipação do excesso da energia absorvida. Acredita-se que esse aumento seja mediado pelo ciclo das xantofilas no complexo-antena (Demmig-Adams et al. 1995). Os altos valores de conteúdo de carotenóides apresentados por *T. micrantha* em AR também corroboram essa afirmativa.

As duas espécies apresentaram graus consideráveis de plasticidade fotossintética, quando crescidas sob as condições distintas de BR e AR. Porém, em *T. micrantha*, a plasticidade foi mais acentuada em várias características, principalmente se forem consideradas as respostas morfológicas, como área foliar específica e número de folhas, por exemplo. Tal resultado concorda com o afirmado por Pearcy (1987) e Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1991), que espécies de ambos os grupos estão sujeitas a pressões seletivas que levam ao desenvolvimento de respostas plásticas, mas também indica que espécies pioneiras tendem a apresentar maior grau de plasticidade, provavelmente devido às condições ambientais bastante variáveis existentes nas clareiras (Bazzaz 1979; Grant 1985).

H. courbaril apresentou características fotossintéticas típicas de espécies climácicas sob BR, quando comparada à *T. micrantha*, embora no tratamento utilizado a radiação seja mais alta que o comumente encontrado no sub-bosque das florestas em

geral e as respostas também tenham sido em um nível mais alto que as de outras espécies climáticas estudadas (maior capacidade fotossintética e ponto de saturação luminosa, por exemplo) (Zipperlen & Press 1996; Barker et al. 1997; Sholes et al. 1997). No entanto, se considerarmos os registros de luz obtidos no sub-bosque de uma Floresta Estacional Semidecidual durante o período de decíduidade, pode-se dizer que os resultados encontrados podem estar realmente caracterizando o comportamento da espécie sob intensidades de radiação semelhantes às de seu ambiente natural. Admitindo-se que as espécies estudadas pertencem a grupos extremos no contínuo das respostas das espécies arbóreas das florestas semidecíduas, os resultados de *H. courbaril* podem ser um indício de que, nessa formação florestal, características de espécies de final de sucessão podem ser menos extremas que as de espécies do mesmo grupo de outras florestas primárias com sub-bosque mais sombreado. É importante destacar que tais considerações sobre as respostas das espécies estão relacionadas somente à variação na intensidade total de radiação incidente, pois outros fatores, como qualidade de luz, ocorrência de *sunflecks*, por exemplo, não foram avaliados neste trabalho.

Dessa forma, ambas as espécies parecem apresentar características fotossintéticas correlacionadas ao ambiente onde a espécie é comumente encontrada ou ao grupo ecológico a que pertence, ao contrário do encontrado por Turnbull (1991) e Newell et al. (1993). No entanto, as respostas no acúmulo e alocação de biomassa indicam um bom desempenho de *H. courbaril* também sob alta radiação, resultados que poderão ser melhor avaliados com o estudo de aclimatação.

Capítulo II

Estudo da aclimação a níveis mais elevados de radiação e detecção de fotoinibição da fotossíntese em *Trema micrantha* (L.) Blum. (pioneira) e *Hymenaea courbaril* (L.) var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenh. (climácica).



INTRODUÇÃO

Aclimação a níveis mais elevados de radiação e fotoinibição

Num estudo sobre a dinâmica sucessional na Floresta Amazônica, Uhl et al. (1988) afirmaram que a regeneração avançada tem um papel fundamental na ocupação e preenchimento das clareiras. Por outro lado, a sobrevivência e o crescimento de plântulas de espécies arbóreas nesses ambientes depende da sua habilidade em se ajustar às mudanças microclimáticas provocadas pela abertura do dossel. As principais alterações ocorrem na intensidade de radiação incidente, mas também outros fatores, como qualidade de luz, temperatura, disponibilidade hídrica e umidade relativa, são afetados (Bazzaz & Pickett 1980; Chazdon et al. 1996). As plantas ali presentes, então, devem se aclimatar às novas condições, garantindo assim, a sua sobrevivência e ocupação do local (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991).

Aclimação é considerada um caso especial de plasticidade (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991) e pode ser definida como o processo pelo qual mudanças fisiológicas e/ou morfológicas aumentam a capacidade de ganho de carbono das plantas, quando estas são submetidas a alterações de condições ambientais (Garwood 1996; Naidu & DeLucia 1997b). A aclimação fotossintética pode se dar pelo aumento das taxas de assimilação de CO₂ de folhas desenvolvidas na sombra e/ou de folhas formadas nas novas condições (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996; Naidu & DeLucia 1997a). Geralmente, nestas últimas, as taxas de assimilação são mais altas, ou seja, a aclimação fotossintética é mais “completa” (Kamaluddin & Grace 1992; Turnbull et al. 1993; Newell et al. 1993).

Considera-se que a aclimação é completa quando as plantas recuperam sua capacidade de assimilação máxima, o que ocorre geralmente quando as plantas alcançam as taxas apresentadas por plantas crescidas sob alta radiância (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991).

O comportamento fotossintético das plântulas de espécies arbóreas tropicais, quando submetidas a aumentos bruscos de radiação, pode ser um fator determinante do seu estabelecimento e sobrevivência nestes micro-habitats. (Turnbull et al. 1993; Lovelock et al. 1994). Fotoinibição da fotossíntese, por exemplo, tem sido apontada como o principal fator de mortalidade de plântulas, após a ocorrência de distúrbios (Lovelock et al. 1994).

Fotoinibição é definida como a inibição fotoquímica da fotossíntese induzida pela incapacidade de utilização de altos fluxos de radiação fotossinteticamente ativa e resulta na diminuição da eficiência quântica dos fotossistemas, principalmente do fotossistema II (Osmond 1994; Hall & Rao 1995). A fotoinibição fotossintética pode ser detectada através de medidas de emissão de fluorescência da clorofila *a*, mais especificamente através da razão entre fluorescência variável (F_v) e fluorescência máxima (F_m) (F_v/F_m) (Bolhàr-Nordenkampf & Öquist 1993; Lovelock et al. 1994). A razão F_v/F_m tem sido usada na detecção de fotoinibição (Langenheim et al. 1984; Lovelock et al. 1994; Castro et al. 1995; Krause & Winter 1996), uma vez que tem sido encontrada uma boa correlação entre fotoinibição fotossintética e a diminuição da proporção F_v/F_m (Bolhàr-Nordenkampf & Öquist 1993). Além disso, a razão F_v/F_m apresenta uma boa correlação com a eficiência quântica do fotossistema II (Krause & Weis 1991; Lovelock et al. 1994; Hall & Rao 1995) e, como a fotoinibição da fotossíntese resulta na diminuição da

eficiência fotossintética, a razão F_v/F_m pode ser considerada um bom indicador de sua ocorrência.

Poucos trabalhos têm estudado as respostas de aclimação das espécies tropicais quando submetidas a diferentes níveis de intensidade luminosa gerados pela abertura de clareiras, principalmente com relação à fotoinibição da fotossíntese. Alguns fornecem evidências de que as características fisiológicas e morfológicas envolvidas no processo variam de acordo com o grupo ecológico a que a espécie pertence, ou seja, espécies climáticas apresentam menor potencial de aclimação e maior suscetibilidade à fotoinibição e espécies pioneiras, o contrário (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991; Lovelock et al. 1994; Huante & Rincón 1998). Porém, Osunkoya & Ash (1991), Turnbull et al. (1993), Newell et al. (1993) e Krause & Winter (1996), estudando espécies de diferentes grupos ecológicos, não encontraram diferenças nas respostas de aclimação aos maiores níveis de intensidade luminosa (todas se aclimataram bem). Newell et al. (1993) explicaram que outros fatores relacionados ao ganho total de carbono que não as taxas de assimilação (diferenças na alocação de carbono) poderiam determinar as diferenças no estabelecimento das espécies nos micro-habitats. Osunkoya & Ash (1991) avaliaram somente características morfológicas e afirmaram que as características fotossintéticas é que deveriam ser determinantes.

Tais divergências, aliadas à existência de poucos trabalhos na área, levantam a importância de pesquisas que considerem tanto aspectos morfológicos quanto fisiológicos para a melhor compreensão do processo de aclimação nas espécies de diferentes grupos ecológicos.

Premissas Admitidas

Admite-se no presente trabalho que:

- *Trema micrantha* classifica-se como uma espécie pioneira, de acordo com Martínez-Ramos (1985); Gandolfi (1991); Lorenzi (1992); Ferreti et al. (1995); Rodrigues (1995).
- *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* classifica-se como espécie climácica, de acordo com Rodrigues (1995) e Ferreti et al. (1995).

Hipótese de Trabalho

***Trema micrantha* apresenta maior potencial de aclimação a níveis mais elevados de radiação e menor suscetibilidade à fotoinibição da fotossíntese que *Hymenaea courbaril*.**

Objetivos

Comparar o comportamento fotossintético e de acúmulo e alocação de biomassa das duas espécies e detectar possível fotoinibição da fotossíntese, quando plantas jovens crescidas em baixas intensidades luminosas são transferidas para níveis mais elevados de radiação, através de medidas de:

- taxas de assimilação de CO₂;
- emissão de fluorescência da clorofila *a*;
- análise de conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides totais;
- nº de folhas, altura e quantidade de matéria seca de folhas, caule e raízes.

MATERIAIS E MÉTODOS

Descrição das espécies e obtenção do material vegetal

Ver capítulo I.

Condições de crescimento e tratamentos utilizados

Após um período de crescimento de 04 meses e 10 dias sob as condições de crescimento do tratamento BR (ver capítulo I), 40 plantas de *T. micrantha* e 30 de *H.courbaril* foram transferidas para condições de alta radiação (AR), obtendo-se dois tratamentos: plantas mantidas sob baixa radiação durante todo o período (BR) e plantas crescidas em BR e transferidas para AR (BR→AR). Medições da intensidade luminosa incidente em cada um deles foram realizadas nos mesmos dias das medidas de fotossíntese. A transferência de BR para AR significou um aumento na temperatura de 5-10°C (de acordo com o registrado pelos termógrafos) e foram obtidos dados de temperatura diária máximas e mínimas no posto meteorológico do Centro de Ensino e Pesquisa em Agricultura – CEPAGRI/UNICAMP.

Medidas de fotossíntese

O comportamento fotossintético das plantas transferidas foi acompanhado através de medidas das taxas de assimilação de CO₂ (10 plantas/espécie) nos seguintes dias: zero (como foi realizada ainda em BR, é apresentada juntamente com plantas desse tratamento), 1^o, 2^o, 3^o, 4^o, 8^o, 9^o, 10^o, 11^o, 15^o, 17^o, 19^o, 23^o, 25^o, 30^o, 37^o, 80^o, 185^o e 190^o dias após a transferência. Em plantas de *T. micrantha*, foram realizadas somente nos dias: zero, 1^o, 2^o, 3^o, 4^o, 8^o, 185^o e 190^o dias após a transferência, por causa da perda de folhas após os dez primeiros dias de transferência (ver figura 2.10, em RESULTADOS). As medições dos dias 185 e 190 após a transferência foram realizadas em folhas formadas nas condições de AR, sendo que em *T. micrantha* foram em folhas do ramo lateral que apresentou o maior desenvolvimento (ver figura 2.11A). Como forma de controle, foram acompanhadas paralelamente as plantas que permaneceram nas condições de BR (mesmo número de repetições). Em *H. courbaril*, as medições foram realizadas nos dias 1^o, 2^o, 3^o, 4^o, 9^o, 10^o, 15^o, 23^o, 25^o, 30^o, 37^o, 80^o e 190^o dias após a transferência e, em *T. micrantha*, até o 4^o dia.

As medições nas plantas em BR foram realizadas entre 11:30 e 13:00h, dentro da faixa de horário de pico da taxa de assimilação de CO₂ sob este tratamento (9:30-13:00h, conforme curvas de andamento diário, capítulo I) e as medições nas plantas transferidas para AR, entre 8:30 e 10:00h. Este horário foi escolhido, porque nele foram verificados valores de PFD incidente superior a PFD em 90% da saturação fotossintética para as duas espécies (capítulo I).

O acompanhamento da emissão de fluorescência da clorofila *a* de plantas transferidas e de plantas de BR (10 plantas/espécie) foi realizado nos mesmos dias que o das taxas de assimilação de plantas transferidas, exceto no 80º dia em *H. courbaril*. Em plantas de *T. micrantha* em BR, não foram realizadas medições após o 30º dia, porque estas foram descartadas (ver capítulo I).

O procedimento de medição foi o mesmo do capítulo I, sendo realizado sempre na mesma folha durante todo o período pós-transferência, com exceção das folhas expandidas em AR.

Determinação do conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides totais

A determinação do conteúdo de pigmentos foi realizada antes da transferência, 05, 30 e 190 dias após. Em *T. micrantha* não foi realizada aos 30 dias, porque as plantas perderam suas folhas. O acompanhamento paralelo desta espécie em BR não foi realizado devido ao descarte das plantas (ver capítulo I). O procedimento foi o mesmo utilizado no capítulo I, sendo o teor de clorofila *a* (C_a), clorofila *b* (C_b), clorofilas totais (C_a+C_b) e carotenóides totais (C_{x+c}) expresso somente por unidade de área foliar ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$).

Características morfológicas

Além do acompanhamento das características fotossintéticas, foram realizadas, em outras 10 plantas transferidas de cada espécie, contagens semanais do número de folhas

que permaneceram nas plantas e das novas folhas expandidas em AR até o 40º dia após a transferência e mais duas contagens aos 80 e aos 190 dias.

Medidas de acúmulo e alocação de biomassa

Aos 190 dias após a transferência (após 10 meses sob as condições experimentais), foi realizada a avaliação do acúmulo e alocação de biomassa, conforme descrito no capítulo I.

Análises Estatísticas

Os pressupostos dos testes paramétricos, normalidade da distribuição dos dados e homogeneidade de variâncias, foram verificados através dos testes Kolmogorov-Smirnov e Bartlett, respectivamente, de acordo com Zar (1984). As variáveis em concordância com esses pressupostos (C_a , C_b , C_a+C_b , $C_a:C_b$, C_{x+c} , número de folhas, altura, matéria seca de caule + ramos laterais, raízes e total) e a transformada em logaritmo decimal (matéria seca de folhas) foram analisadas através da análise de variância, seguida de comparação de médias pelo Teste de Tukey com 5% de probabilidade de erro.

As variáveis A_{CO_2} , F_0 , F_m e razão F_v/F_m foram analisadas através de *notched box plots* (diagramas de caixa com os intervalos de confiança da mediana), conforme SYSTAT (1992).

RESULTADOS

Taxa de assimilação de CO₂ (A_{CO2})

O comportamento das taxas de assimilação de CO₂ em plantas de *T. micrantha* e *H. courbaril* crescidas sob baixa radiação e transferidas para condições de alta intensidade luminosa (de BR para AR) é apresentado nas figuras 2.1 e 2.2. Apesar de alguns dias terem apresentado céu parcialmente nublado (1º, 2º, 4º, 9º, 10º, 17º, 25º e 185º, ver PFD_{diária} nas figuras 2.1 e 2.2), em todos eles, exceto 10º e 185º, as plantas transferidas estavam sob PFD acima de 90% da saturação fotossintética, durante as medições de A_{CO2} (PFD_{90%} = 307 μmol.m⁻².s⁻¹ para *T. micrantha* e PFD_{90%} = 540 μmol.m⁻².s⁻¹ para *H. courbaril*, tabela 1.1, capítulo I). Isso significa que, nessas plantas, os valores de A_{CO2} correspondem à sua capacidade fotossintética e, nas plantas que permaneceram em BR, não (PFD_{máx.} em BR = 260 μmol.m⁻².s⁻¹, capítulo I). Deste modo, para avaliar as diferenças na capacidade fotossintética das plantas dos dois tratamentos, foram utilizados os valores de A_{sat.} obtidos pelas curvas de resposta à luz em plantas crescidas em BR, que foram de 5,87 μmol.m⁻².s⁻¹ para *T. micrantha* e 8,64 μmol.m⁻².s⁻¹ para *H. courbaril* (tabela 1.1 e figura 1.3, capítulo I).

No primeiro dia após a transferência, *T. micrantha* apresentou taxa de assimilação de CO₂ de 6,0 μmol.m⁻².s⁻¹, equivalente à capacidade fotossintética de plantas crescidas em BR, ou seja, o aumento da intensidade luminosa permitiu a utilização de todo o seu potencial fotossintético. No entanto, a partir do segundo dia até o oitavo, sofreu um declínio para valores muito baixos: mediana de 0,5 μmol.m⁻².s⁻¹ (figura 2.1). Após 185 e 190 dias de transferência, folhas formadas na nova condição de luz (AR) apresentaram

valores de A_{CO_2} altos, mediana em torno de 9,5 e 7,7 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, sendo muito próximos aos da capacidade fotossintética das plantas crescidas em AR ($A_{\text{sat.}} = 10,2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, tabela 1.1 e figura 1.3, capítulo I). Vale ressaltar o aspecto dessas novas folhas, muito semelhante ao das folhas das plantas crescidas em AR (figura 1.6, capítulo I e figura 2.11A).

Em *H.courbaril*, a resposta das plantas após a transferência diferiu da de *T. micrantha* (figura 2.2). Já no primeiro dia, houve uma queda acentuada na taxa de assimilação de CO_2 ($2,9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), atingindo os valores mais baixos ($0,2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) entre o 3º e 19º dias após a transferência. A partir do 23º dia, porém, as taxas de assimilação passaram a subir, atingindo valores de $4,3 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ aos 80 dias (folhas expandidas em BR) e $5,3 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ aos 190 dias (folhas expandidas sob as condições de AR). Tais valores revelaram uma mudança no comportamento não só das folhas novas formadas em AR, mas também das folhas formadas sob baixa radiação.

Plantas de BR, que também foram monitoradas como um tratamento controle, apresentaram uma variação grande nas taxas de assimilação de CO_2 . Isto pode ser explicado pela variação na $\text{PFD}_{\text{diária}}$ (figuras 2.1 e 2.2) e pela variação na PFD incidente nas folhas (dados não apresentados), devido à posição da planta e da folha medida sob a estrutura construída para promover o corte da radiação (alguns pontos apresentavam-se mais iluminados que outros). Por estarem submetidas à PFD s abaixo da PFD em 90% de saturação (tabela 1.1, capítulo I), pequenas variações na PFD incidente podem causar alterações significativas na taxa de assimilação.

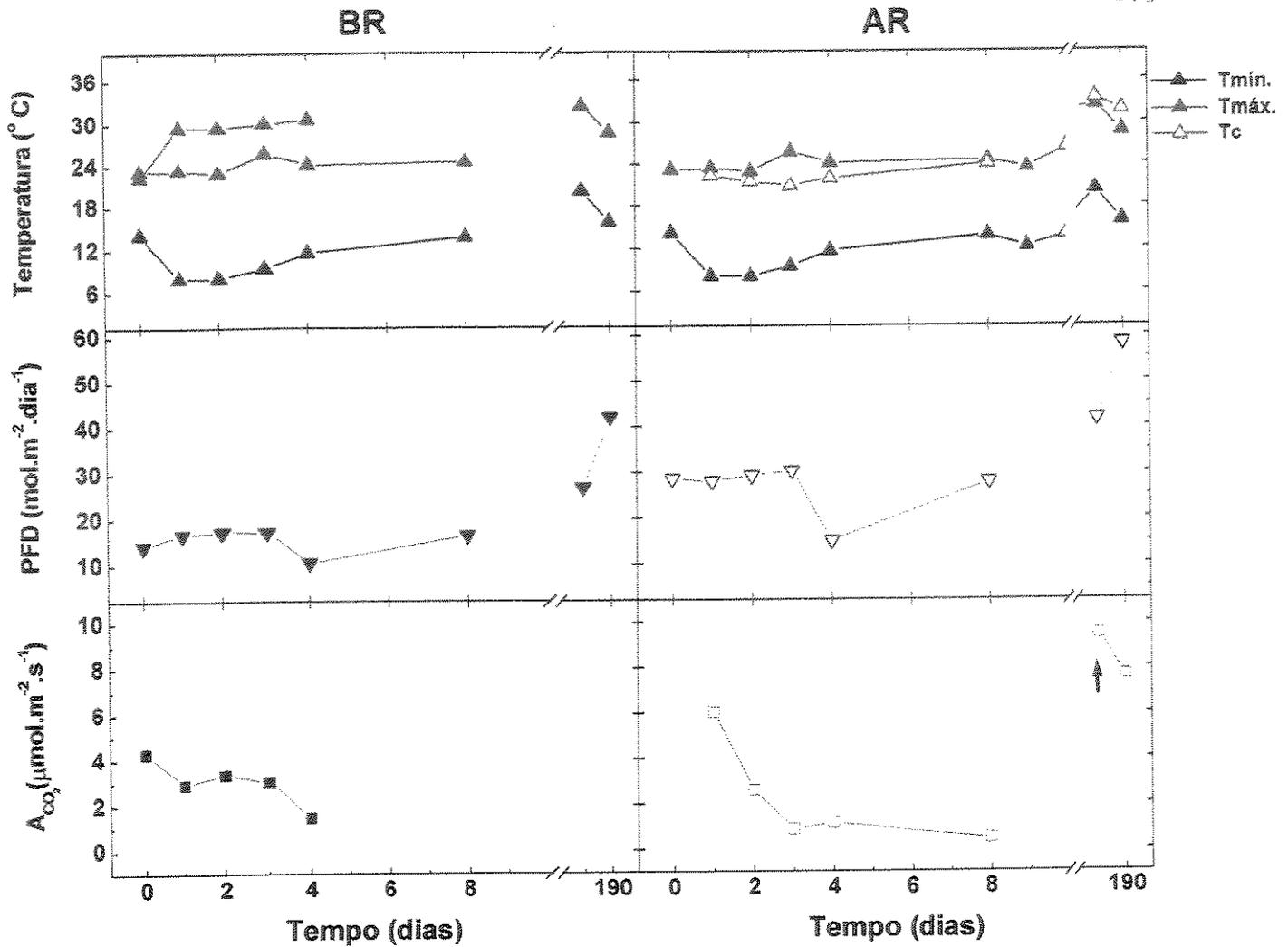


Figura 2.1: Acompanhamento das temperaturas mínima ($T_{\min.}$) e máxima ($T_{\max.}$) do dia* e temperatura do ar na câmara foliar (T_c) em °C, da densidade de fluxo de fótons (PFD) diária em mol.m⁻².dia⁻¹ sob os tratamentos Baixa Radiação – BR (valores multiplicados por 10) (▼) e Alta Radiação - AR (▽) e da taxa de assimilação de CO₂ em μmol.m⁻².s⁻¹ (A_{CO_2}) a $180 \pm 68 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de PFD incidente em plantas de *Trema micrantha* crescidas e mantidas em BR (■) e a $1214 \pm 323 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de PFD incidente em plantas crescidas em BR e transferidas para AR (□) até 190 dias após a transferência. Pontos representam medianas de 10 plantas, uma folha/planta (n=10), exceto nos dias 185 e 190, onde n=5 e dia 8 em AR, onde n=8. Setas marcam o início das medidas em folhas expandidas em AR. * Fonte: CEPAGRI.

Tabela 2.1: Hora de medida, média \pm erro padrão da PFD incidente na folha em $\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ($\text{PFD}_{\text{folha}}$) e medianas da taxa de assimilação de CO_2 em $\mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) em *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* formadas em condições de Alta Radiação (AR) após 185 (A) e 190 (B) dias da transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) (n=5).

(A) Dia 185

Espécie	Hora	$\text{PFD}_{\text{folha}}$	A_{CO_2}
<i>Trema micrantha</i>	08:49	773 ± 137	9,5
<i>Hymenaea courbaril</i>	09:34	941 ± 290	5,3

(B) Dia 190

Espécie	Hora	$\text{PFD}_{\text{folha}}$	A_{CO_2}
<i>Trema micrantha</i>	8:01	1632 ± 27	7,7
<i>Hymenaea courbaril</i>	08:48	1831 ± 20	4,2

As medidas nas folhas expandidas em AR foram realizadas em dois dias com diferentes condições climáticas, o que permitiu o levantamento de alguns aspectos relevantes para a avaliação dos resultados. O primeiro dia (185^o dia após a transferência) foi parcialmente nublado (principalmente no período da manhã), com PFD diária de 41,6 $\text{mol.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ e PFD máxima de 2514 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, temperaturas máxima e mínima de 32,4 °C e 20,2 °C e 75% de umidade relativa (às 9:00h). O segundo (190^o dia após a transferência) foi um dia de céu claro durante todo o período, com PFD diária de 58,0 $\text{mol.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ e PFD máxima de 2440 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, temperaturas máxima e mínima de 28,6 °C e 15,8 °C e 60% de umidade relativa (às 9:00h).

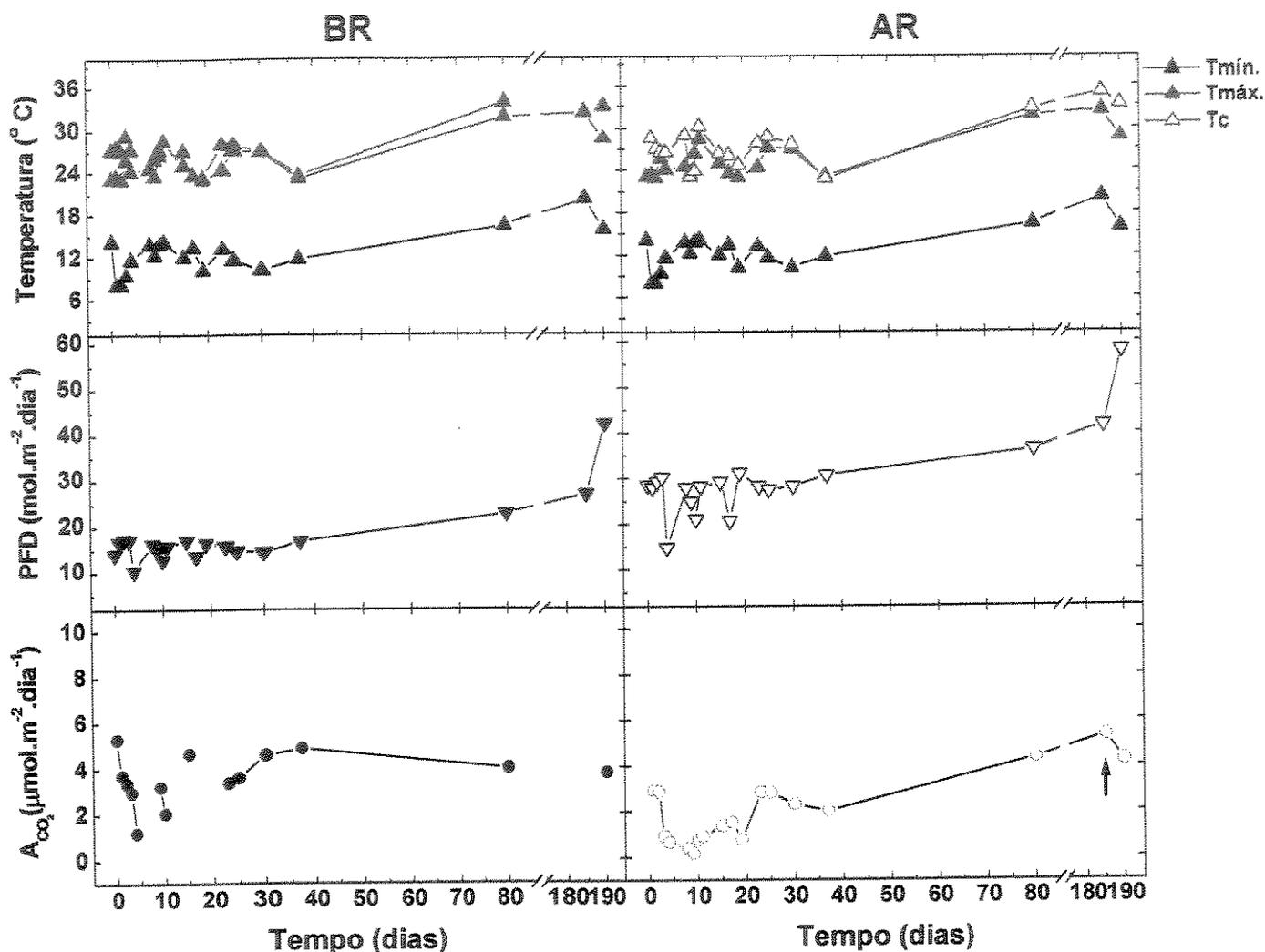


Figura 2.2: Acompanhamento das temperaturas mínima ($T_{\min.}$) e máxima ($T_{\max.}$) do dia* e temperatura do ar na câmara foliar (T_c) em $^{\circ}\text{C}$, da densidade de fluxo de fótons (PFD) diária em $\text{mol.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ sob os tratamentos Baixa Radiação – BR (valores multiplicados por 10) (\blacktriangledown) e Alta Radiação - AR (∇) e da taxa de assimilação de CO_2 em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) a $188 \pm 71 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de PFD incidente em plantas de *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* crescidas e mantidas em BR (\bullet) e a $1298 \pm 356 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de PFD incidente em plantas crescidas em BR e transferidas para AR (\circ) até 190 dias após a transferência. Pontos representam medianas de 10 plantas, uma folha/planta ($n=10$), exceto em AR nos dias 30, 37 e 80, onde $n=9$, $n=8$, $n=8$ e nos dias 185 e 190, onde $n=5$. Setas marcam o início das medidas em folhas expandidas em AR. * Fonte: CEPAGRI.

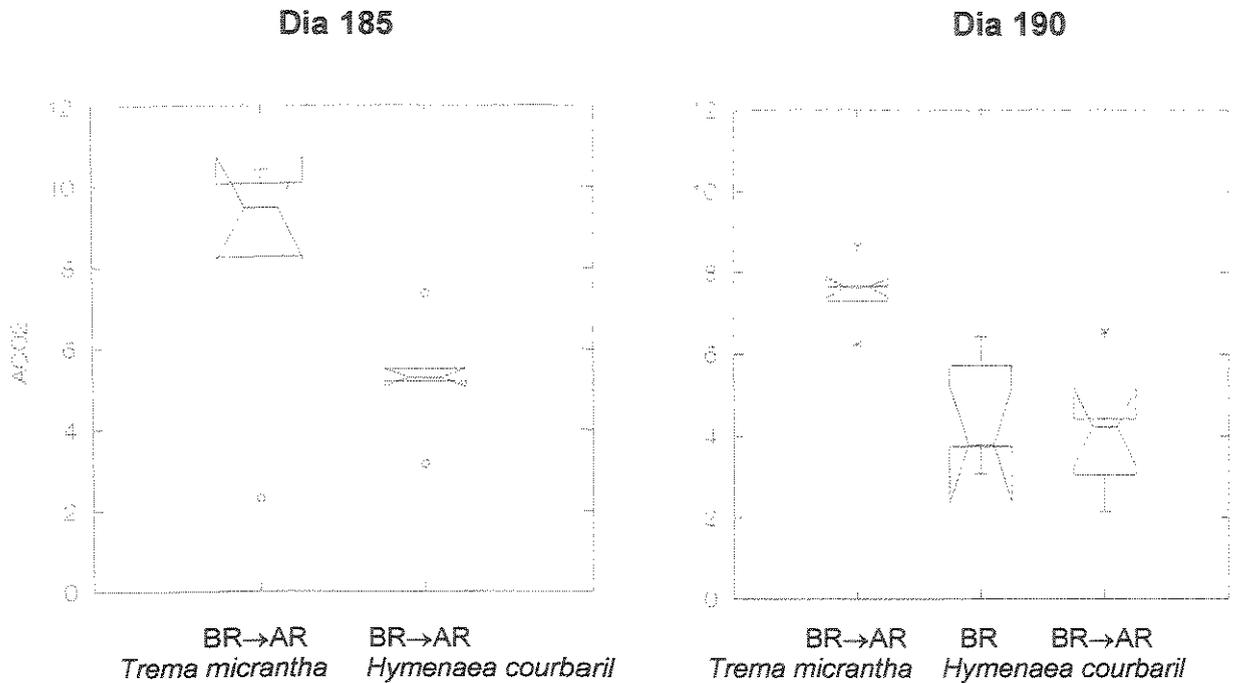
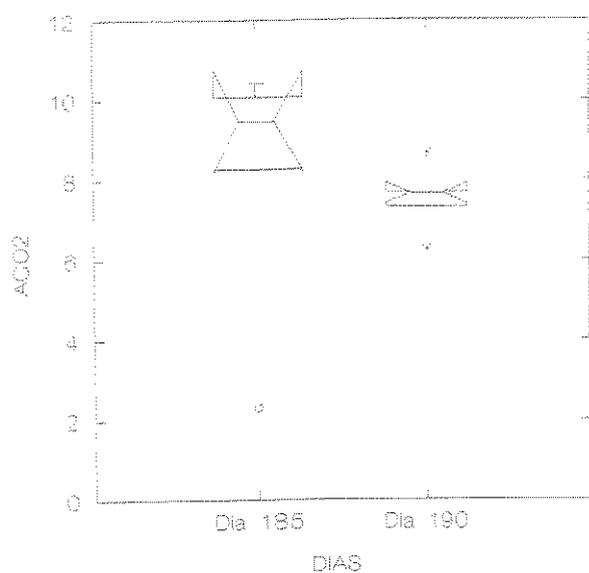


Figura 2.3: *Notched box plots* da taxa de assimilação de CO₂ em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) após 185 e 190 dias de transferência para os grupos: *Trema micrantha* transferida de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* transferida de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR) (n=5). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asteriscos (*) representam valores discrepantes e círculos (o) valores muito discrepantes, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana.

Os valores de A_{CO_2} das duas espécies foram menores no dia 190, sob uma PFD incidente na folha consideravelmente maior (tabela 2.1 e figura 2.3). Segundo comparação através dos *notched box plots* (figura 2.4), essa diferença nos valores de A_{CO_2} nos dois dias só foi significativa para *T. micrantha*. No dia 190, as medições em *T. micrantha* foram realizadas às 8:00h da manhã, horário em que as plantas ainda não teriam atingido sua taxa de assimilação máxima (ver curvas de andamento diário - figura 1.1, capítulo I).

Trema micrantha



Hymenaea courbaril

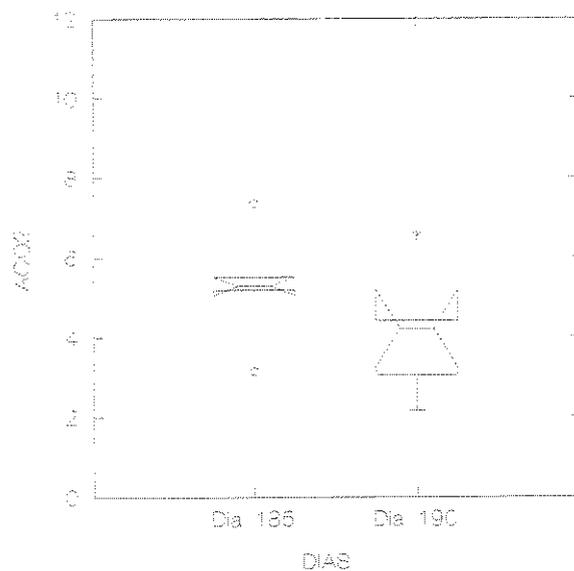


Figura 2.4: *Notched box plots* da taxa de assimilação de CO₂ em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (A_{CO_2}) nos dias 185 e 190 dias após a transferência de Baixa Radiação (BR) para Alta Radiação (AR) em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (uma folha/planta - n=5). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asteriscos (*) representam valores discrepantes e círculos (°) valores muito discrepantes, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana.

Acompanhamento da emissão de fluorescência da clorofila a

O comportamento dos parâmetros de fluorescência em plantas de *T. micrantha* e *H. courbaril* após a transferência de BR para AR é apresentado nas figuras 2.5 e 2.6. Nas folhas expandidas em BR de plantas transferidas de *T. micrantha*, os valores de F_0 , tanto antes do amanhecer quanto entre 12:00 e 14:00h, foram semelhantes aos das plantas de BR, variando na faixa de 500-600. Em *H. courbaril*, os valores de F_0 obtidos nos dois horários apresentaram-se na faixa de 600-800, porém, ao contrário de *T. micrantha*, foram

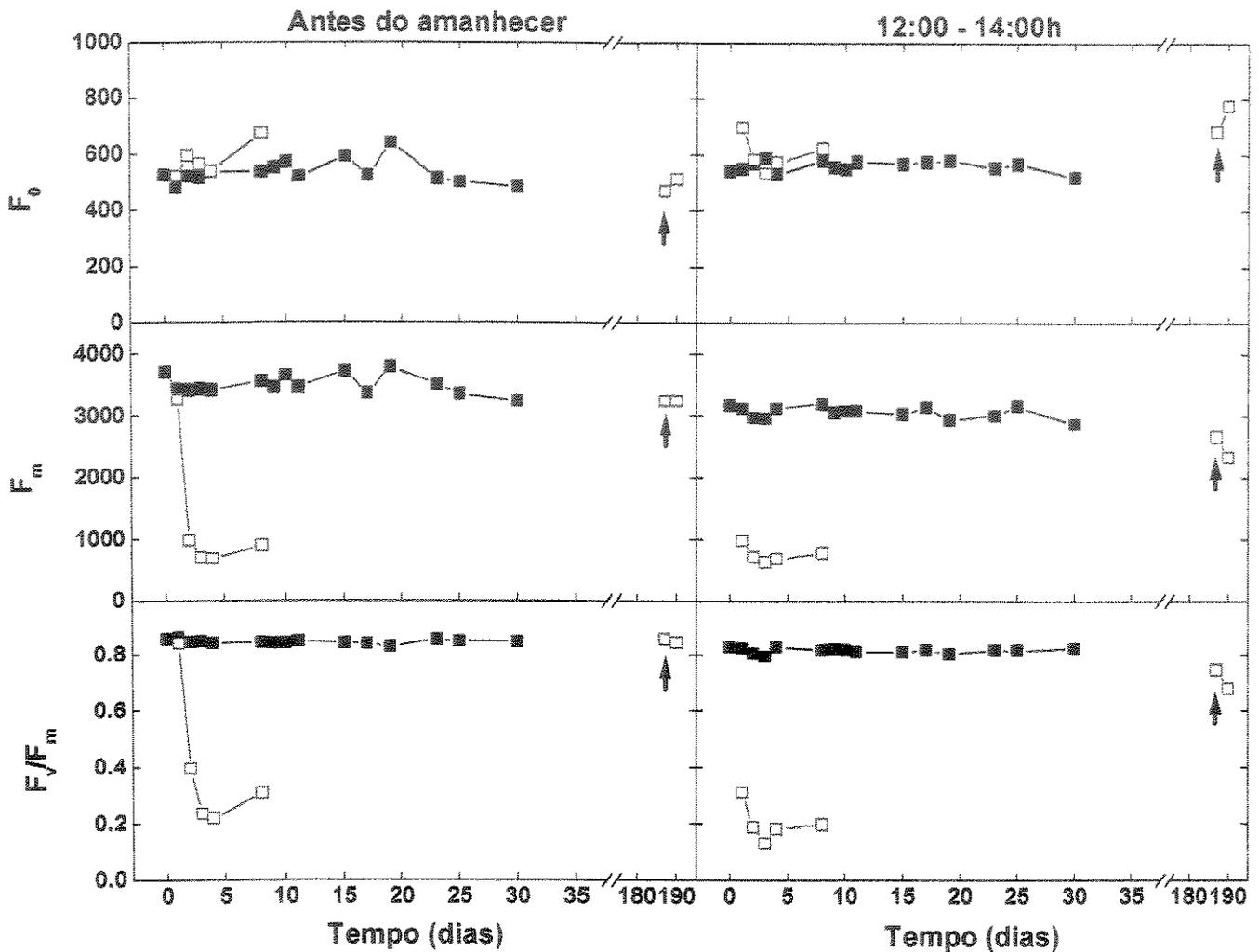


Figura 2.5: Acompanhamento dos parâmetros de fluorescência F_0 , F_m e razão F_v/F_m antes do amanhecer e entre 12:00-14:00h em plantas de *Trema micrantha* crescidas e mantidas em Baixa Radiação (BR) (■) e em plantas crescidas em BR e transferidas para Alta Radiação (BR→AR) (□) até 190 dias após a transferência. Pontos representam medianas de 10 plantas, uma folha/planta (n=10), exceto nos dias 185 e 190, onde n=5 e dia 8, onde n=8. Setas marcam o início das medidas em folhas expandidas em AR.

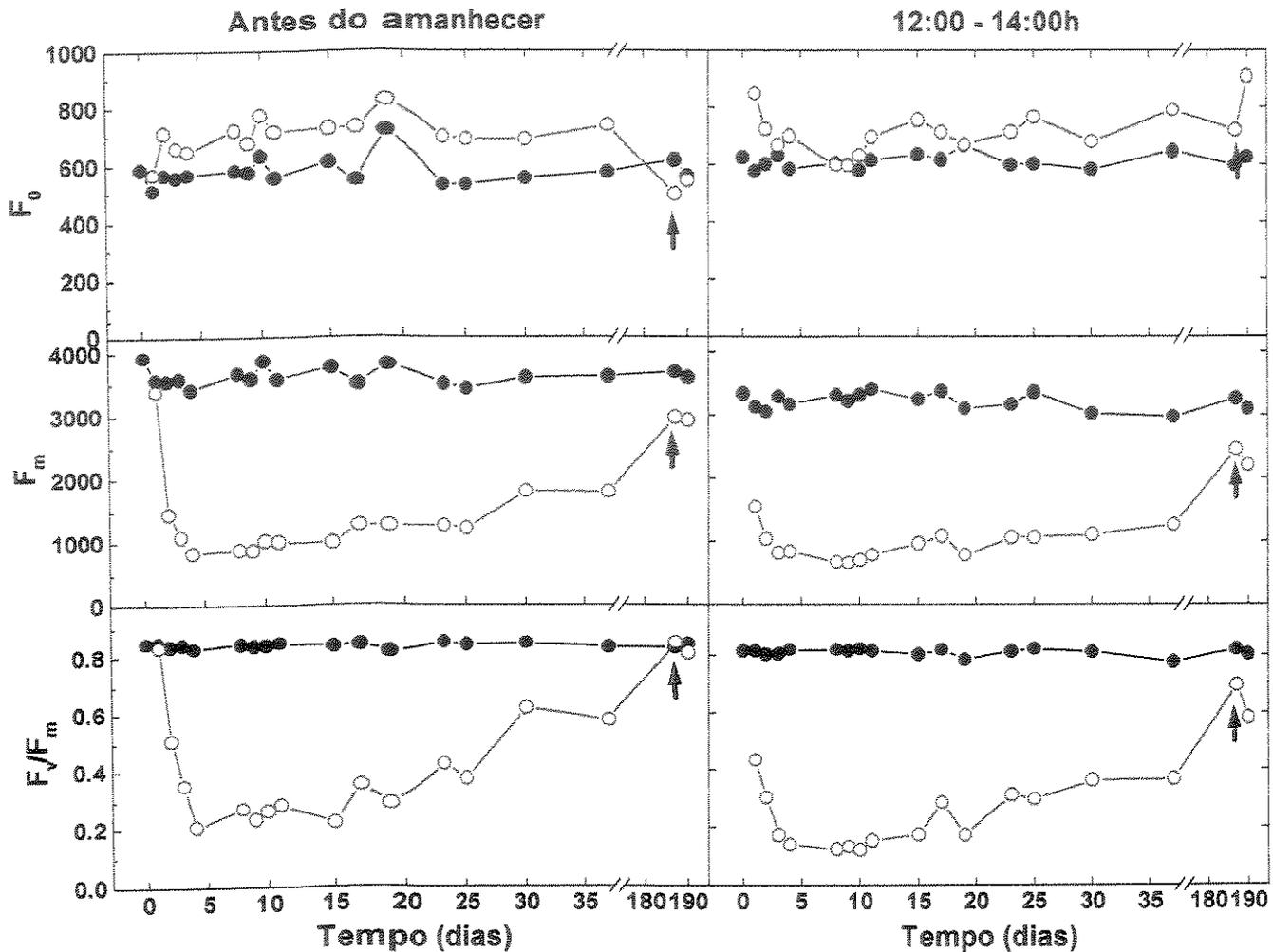


Figura 2.6: Acompanhamento dos parâmetros de fluorescência F_0 , F_m e razão F_v/F_m antes do amanhecer e entre 12:00-14:00h em plantas de *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* crescidas e mantidas em Baixa Radiação (BR) (●) e em plantas crescidas em BR e transferidas para Alta Radiação (BR→AR) (○) até 190 dias após a transferência. Pontos representam medianas de 10 plantas, uma folha/planta (n=10), exceto em AR nos dias 30, 37 e 80, onde n=9, n=8, n=8 e nos dias 185 e 190, onde n=5. Setas marcam o início das medidas em folhas expandidas em AR.

superiores aos das plantas que permaneceram em BR. Nos dias 8^o, 9^o e 10^o, os valores de F_0 entre 12:00-14:00h caíram, aproximando-se dos de plantas de BR.

F_v/F_m antes do amanhecer caiu drasticamente de 0,8 no primeiro dia para 0,2 no terceiro em *T. micrantha*. Apesar do alto valor de A_{CO_2} no primeiro dia, a queda de F_v/F_m entre 12:00-14:00h revelou o efeito do excesso de radiação para estas plantas, atingindo valores ainda mais baixos logo em seguida (mediana de 0,1) (figura 2.5).

Em *H. courbaril*, F_v/F_m antes do amanhecer caiu de 0,8 no primeiro dia para 0,2, no quarto. Entre 12:00 e 14:00h a queda foi mais acentuada, atingindo valores em torno de 0,1 entre o 3^o e o 19^o dias após a transferência. No 17^o dia houve um ligeiro aumento (0,3), provavelmente por causa da menor intensidade de radiação incidente no dia. Este aumento foi mantido a partir do 23^o dia (valores entre 0,3-0,4), mostrando uma recuperação parcial dos efeitos de fotoinibição nestas plantas (figura 2.6).

Em *T. micrantha*, a queda em F_v/F_m foi devida à queda em F_m , já em *H. courbaril*, o aumento de F_0 também contribuiu para a redução de F_v/F_m .

Plantas de *T. micrantha* e de *H. courbaril* que permaneceram em BR apresentaram parâmetros de fluorescência estáveis com o tempo e semelhantes entre si. Entre os dois horários medidos os valores também foram semelhantes (figuras 2.5 e 2.6).

Com relação às medidas das folhas expandidas em AR realizadas em dois dias com diferentes condições climáticas (185^o e 190^o), observaram-se valores de F_0 e F_v/F_m antes do amanhecer semelhantes aos de plantas de BR nas duas espécies (figuras 2.5 e 2.6). Já no horário de máxima intensidade luminosa (entre 12:00-14:00h), F_0 nas novas folhas foi maior que nas folhas formadas em BR nas duas espécies, sendo que no dia de céu claro (190^o) os valores também foram mais altos (figuras 2.5 e 2.6).

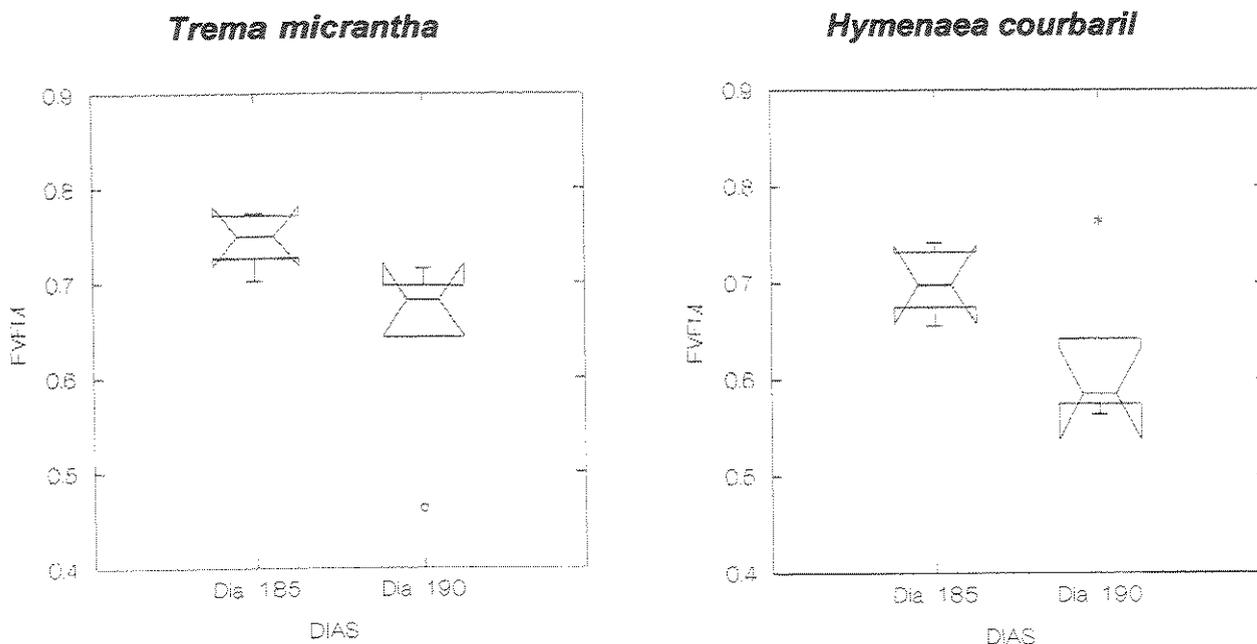


Figura 2.7: *Notched box plots* da razão $F\sqrt{F_m}$ entre 12:00 e 14:00h nos dias 185 e 190 após a transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR) em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (uma folha/planta - $n=5$). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asteriscos (*) representam valores discrepantes e círculos (°) valores muito discrepantes, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana.

No dia 185 (parcialmente nublado), plantas de *T. micrantha* e *H. courbaril* transferidas para AR apresentaram valores de $F\sqrt{F_m}$ entre 12:00 e 14:00h mais altos que no dia 190, porém, em *T. micrantha*, a diferença não foi significativa (figura 2.7). A diferença de $F\sqrt{F_m}$ em *H. courbaril*, entre os dois dias, foi resultado do aumento dos valores de F_0 e da diminuição de F_m (figuras 2.6, 2.7 e 2.8). Além disso, no 185^o dia, os valores de *H. courbaril* foram semelhantes aos de *T. micrantha* e, no 190^o dia, diferentes (figura 2.8).

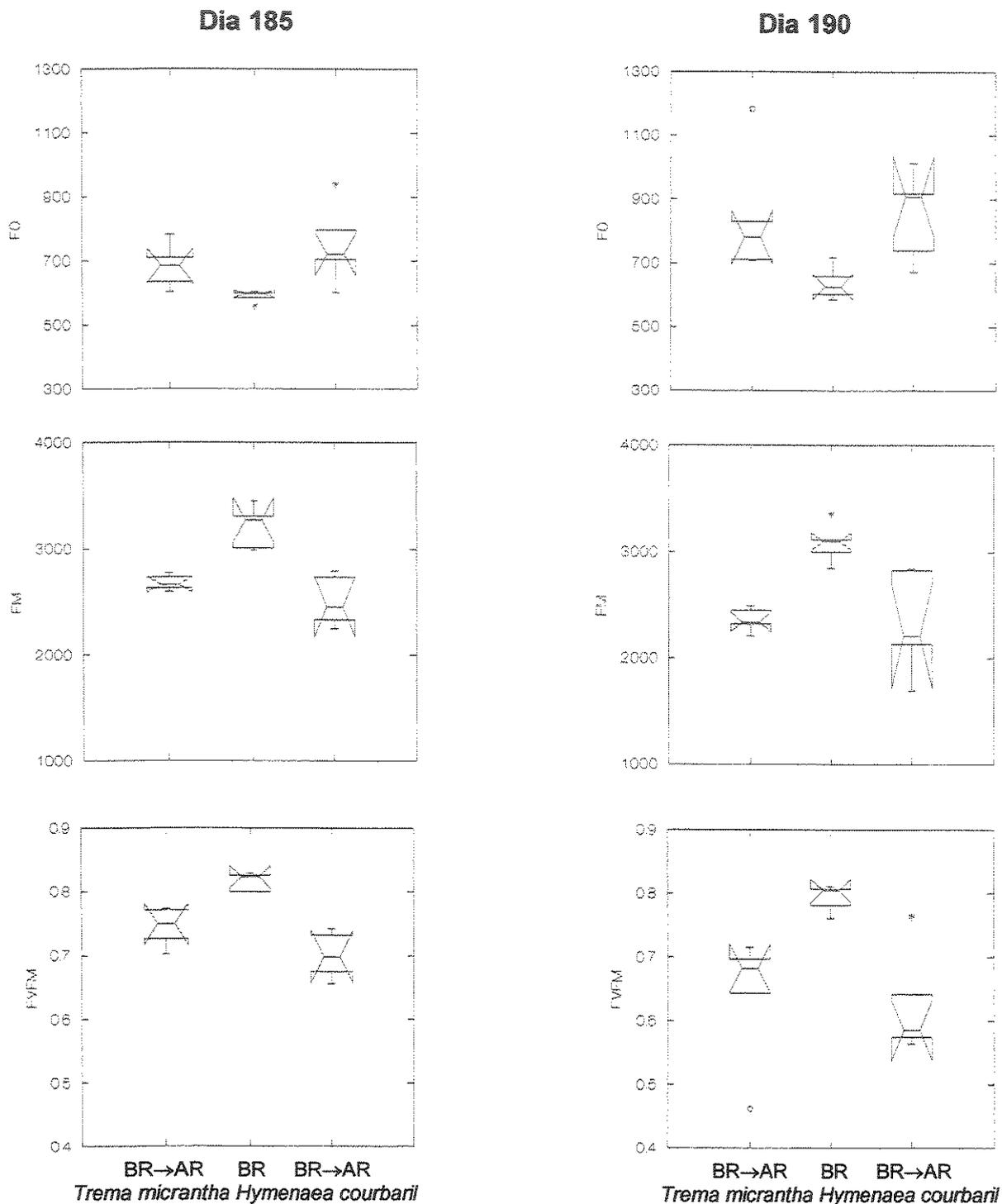


Figura 2.8: Notched box plots dos parâmetros de fluorescência F_0 , F_m e F_v/F_m entre 12:00 e 14:00h nos dias 185 e 190 após a transferência para os grupos: *Trema micrantha* transferida de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob Baixa Radiação (BR) e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* transferida de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR) (uma folha/planta - n=5). Sobreposição de intervalos de confiança da mediana indicam semelhança entre grupos, com 5% de probabilidade de erro. Asteriscos (*) representam valores discrepantes e círculos (°) valores muito discrepantes, considerando a distribuição dos dados entre os dois quartis mais próximos da mediana

Conteúdo de clorofilas e carotenóides totais

Após a transferência para AR, as folhas de *T. micrantha* sofreram uma redução no conteúdo de clorofila, principalmente de clorofila *a*, que variou de 236 mg.m⁻² antes da transferência para 162 mg.m⁻², cinco dias depois. Aos 190 dias, com a formação de folhas em AR, observou-se um aumento nos teores de clorofila, principalmente de clorofila *b* (tabelas 2.2, 2.3 e 2.4).

H. courbaril apresentou uma queda acentuada no teor de clorofilas, tanto clorofila *a* quanto clorofila *b*, principalmente aos 5 dias após a transferência. O teor de clorofila *a* apresentou uma queda progressiva com o tempo, enquanto os valores de clorofila *b* se mantiveram relativamente constantes, inclusive nas folhas expandidas em AR (tabelas 2.2, 2.3 e 2.4). Dados das plantas de BR aos 5 dias não foram apresentados devido a problemas ocorridos durante a extração dos pigmentos.

Tanto em *T. micrantha* quanto em *H. courbaril*, houve uma tendência de diminuição na razão clorofila *a/b* nas folhas com o tempo, quando expostas a maior intensidade luminosa (tabela 2.5). Em *H. courbaril*, os resultados indicam que a queda na razão clorofila *a/b* ocorreu devido à queda nos teores de clorofila *a*, uma vez que não houve diferenças significativas nos teores de clorofila *b* entre plantas transferidas e plantas de BR aos 190 dias (tabelas 2.2, 2.3 e 2.5).

Tabela 2.2: Concentração média \pm erro padrão de clorofila *a* (C_a) em mg.m^{-2} de área foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência (n=5, exceto para *H.courbaril* em BR \rightarrow AR aos 30 dias, onde n=10). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade de erro.

Clorofila *a* (C_a)

Espécie	Trat.	Tempo (dias)			
		0	5	30	190
<i>Trema micrantha</i>	BR	236 \pm 12	–	–	–
	BR \rightarrow AR	–	162 \pm 11	–	285 \pm 16 b*
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR	457 \pm 14	–	515 \pm 18	500 \pm 29 a
	BR \rightarrow AR	–	386 \pm 19	338 \pm 26	259 \pm 27 b*

* Folhas expandidas em AR.

Tabela 2.3: Concentração média \pm erro padrão de clorofila *b* (C_b) em mg.m^{-2} de área foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência (n=5, exceto para *H.courbaril* em BR \rightarrow AR aos 30 dias, onde n=10). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade de erro.

Clorofila *b* (C_b)

Espécie	Trat.	Tempo (dias)			
		0	5	30	190
<i>Trema micrantha</i>	BR	144 \pm 18	–	–	–
	BR \rightarrow AR	–	121 \pm 7	–	278 \pm 40 a*
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR	345 \pm 25	–	290 \pm 14	352 \pm 36 a
	BR \rightarrow AR	–	253 \pm 18	304 \pm 31	259 \pm 37 a*

* Folhas expandidas em AR.

Tabela 2.4: Concentração média \pm erro padrão de clorofilas totais (C_a+C_b) em mg.m^{-2} de área foliar em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência (n=5, exceto para *H.courbaril* em BR \rightarrow AR aos 30 dias, onde n=10). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade de erro.

Clorofilas totais (C_a+C_b)

Espécie	Trat.	Tempo (dias)			
		0	5	30	190
<i>Trema micrantha</i>	BR	380 \pm 29	–	–	–
	BR \rightarrow AR	–	282 \pm 18	–	563 \pm 56 b*
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR	802 \pm 39	–	806 \pm 29	853 \pm 64 a
	BR \rightarrow AR	–	639 \pm 33	641 \pm 55	518 \pm 64 b*

* Folhas expandidas em AR.

Tabela 2.5: Valores médios \pm erro padrão da razão de clorofila *a/b* ($C_a:C_b$) em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência (n=5, exceto para *H.courbaril* em BR \rightarrow AR aos 30 dias, onde n=10). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey a nível de 5% de probabilidade de erro.

Razão clorofila *a/b* ($C_a:C_b$)

Espécie	Trat.	Tempo (dias)			
		0	5	30	190
<i>Trema micrantha</i>	BR	1,68 \pm 0,11	–	–	–
	BR \rightarrow AR	–	1,34 \pm 0,02	–	1,07 \pm 0,09 b*
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR	1,34 \pm 0,06	–	1,78 \pm 0,07	1,45 \pm 0,07 a
	BR \rightarrow AR	–	1,55 \pm 0,10	1,15 \pm 0,06	1,02 \pm 0,04 b*

* Folhas expandidas em AR.

Tabela 2.6: Concentração média \pm erro padrão de carotenóides totais em mg.m^{-2} de área foliar e proporção carotenóides/clorofilas totais (entre parênteses) em plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* sob o tratamento Baixa Radiação (BR) e transferidas de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR \rightarrow AR) nos dias 0, 5, 30 e 190 após a transferência (n=5, exceto para *H.courbaril* em Br \rightarrow AR aos 30 dias, onde n=10). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade de erro.

Espécie	Trat.	Carotenóides totais (C_{x+c})			
		0	5	30	190
<i>Trema micrantha</i>	BR	57 \pm 4 (0,15)	–	–	–
	BR \rightarrow AR	–	48 \pm 4 (0,17)	–	80 \pm 11 b* (0,15)
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR	120 \pm 5 (0,15)	–	136 \pm 5 (0,17)	139 \pm 7 a (0,16)
	BR \rightarrow AR	–	100 \pm 7 (0,16)	106 \pm 6 (0,17)	98 \pm 10 b* (0,19)

* Folhas expandidas em AR.

Em *T. micrantha* houve um decréscimo nos teores de carotenóides com a transferência (tabela 2.6), seguido de um aumento nas folhas formadas na nova condição de luz. Em *H. courbaril* ocorreu uma ligeira queda aos 5 dias de transferência (de 120 mg.m^{-2} antes da transferência para 100 mg.m^{-2}) que se manteve ao longo do tempo, mesmo nas folhas formadas em AR (98 mg.m^{-2}). A proporção carotenóides/clorofilas totais em *T. micrantha*, foi semelhante antes da transferência e nas folhas formadas em AR. Em *H. courbaril*, tendeu a aumentar.

Características morfológicas

A queda em A_{CO_2} de *T. micrantha* foi acompanhada por uma diminuição no conteúdo de clorofilas (tabela 2.4), amarelecimento e clorose das folhas (figura 2.9) e abscisão de aproximadamente 50% das folhas inseridas no ramo principal até o 20º dia após a transferência (figura 2.10), o que indicou uma baixa capacidade de aclimação destas à nova condição de luz. Deste período até aproximadamente 30-40 dias após a transferência, as plantas permaneceram praticamente com as folhas dos ramos laterais (folhas bem menores que as do ramo principal), quando, então, iniciou-se um processo de renovação foliar com brotação de gemas laterais e produção de folhas novas (figura 2.10).

Entre o 80º e o 190º dia, verificou-se, em quase a metade das plantas transferidas, o secamento do ramo principal, seguido da brotação de um vigoroso ramo lateral na parte inferior da planta. Estes ramos apresentaram folhas maiores que os demais, assemelhando-se a plantas após 4 meses de crescimento sob AR (figura 1.6, capítulo I e figura 2.11A). Devido ao tamanho mais adequado para a câmara foliar do IRGA, as medidas de fotossíntese foram realizadas nestas folhas. Após a substituição total de folhas expandidas em BR por folhas novas (aos 190 dias) (figura 2.10), as demais plantas transferidas também apresentaram aspecto visual bastante semelhante ao das plantas crescidas desde o início em AR, mas com a mesma idade (figura 2.11B).

H. courbaril apresentou sintomas de “queima” nas folhas, que tiveram início na segunda semana após a transferência (figura 2.12). A perda de folhas foi considerável, mas não tão intensa quanto a de *T. micrantha* (figura 2.10).

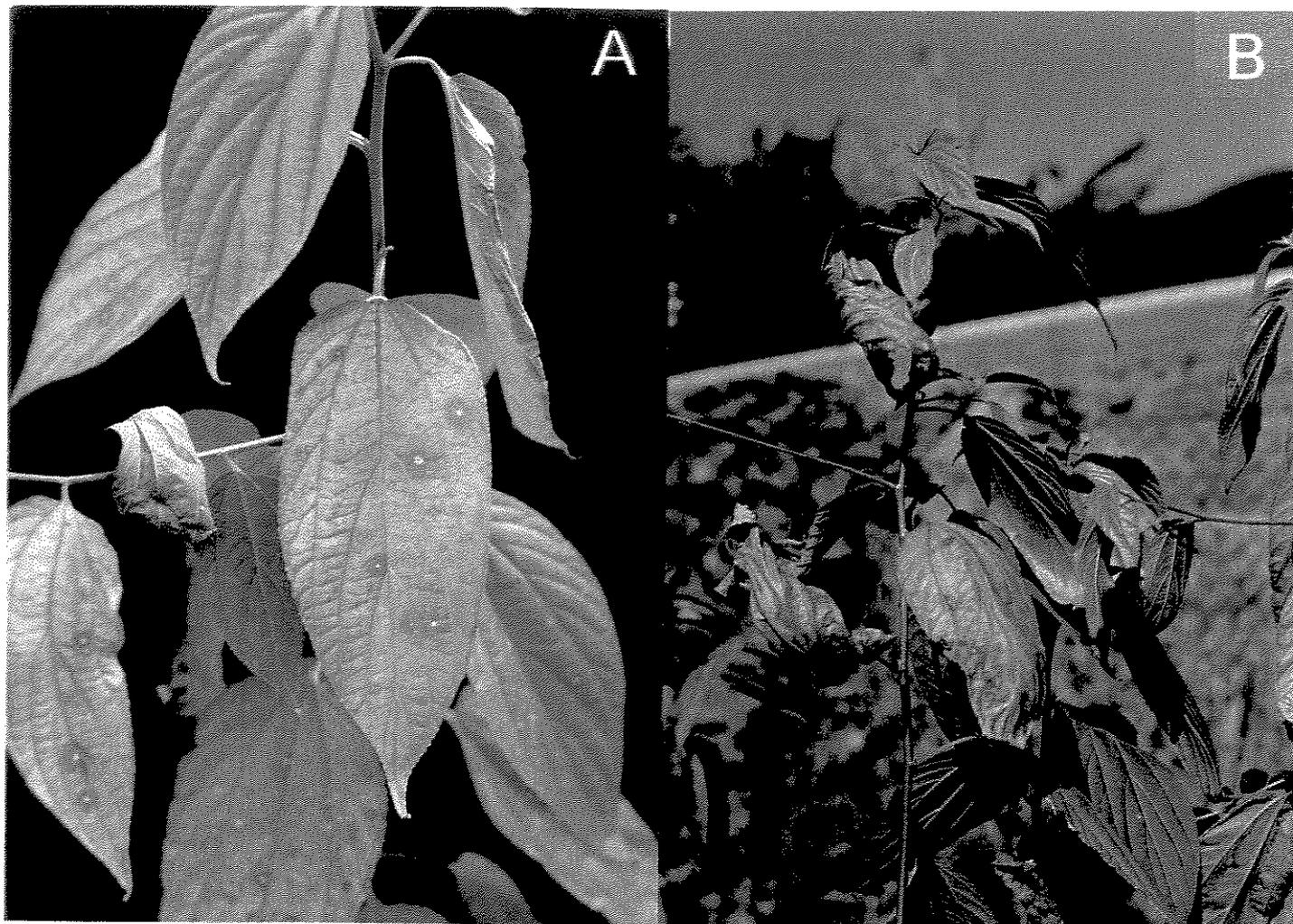


Figura 2.9: Plantas de *Trema micrantha* aos 6 (A) e 20 dias (B) após transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR).

Além dos danos apresentados nesse período, foram detectados sintomas de herbivoria em gemas apicais e folhas recém-formadas de *H. courbaril* entre os 180 e 190 dias após a transferência. Nenhum método de controle químico foi utilizado nesse caso, porque os danos não foram considerados prejudiciais ao andamento do experimento. A aparência (cor, espessura, tamanho) e posição das folhas em relação à luz (inclinação) em plantas transferidas de *H. courbaril* também foram semelhantes às de AR, porém o número de folhas e o porte das plantas transferidas foram maiores (embora a diferença no número de folhas não tenha sido significativa) (tabela 2.7 e figura 2.13).

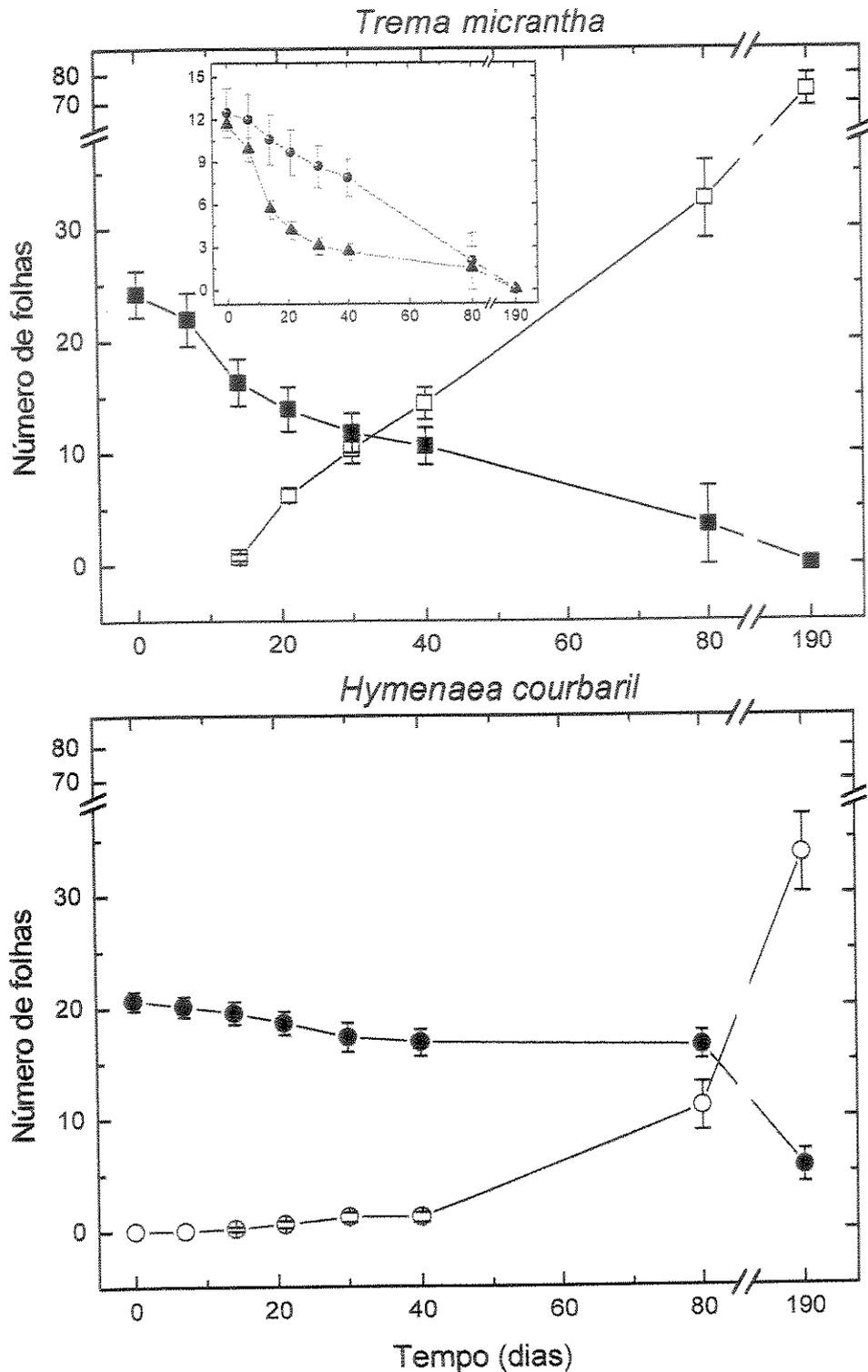


Figura 2.10: Acompanhamento do número de folhas totais expandidas antes (símbolos fechados) e depois (símbolos abertos) da transferência de BR para AR em *Trema micrantha* e folíolos em *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa*. Folhas do ramo principal (triângulo) e folhas dos ramos laterais (círculo) em *Trema micrantha*. Pontos representam médias \pm erro-padrão de 10 plantas ($n=10$), exceto em *T. micrantha* aos 80 dias, onde $n=2$.

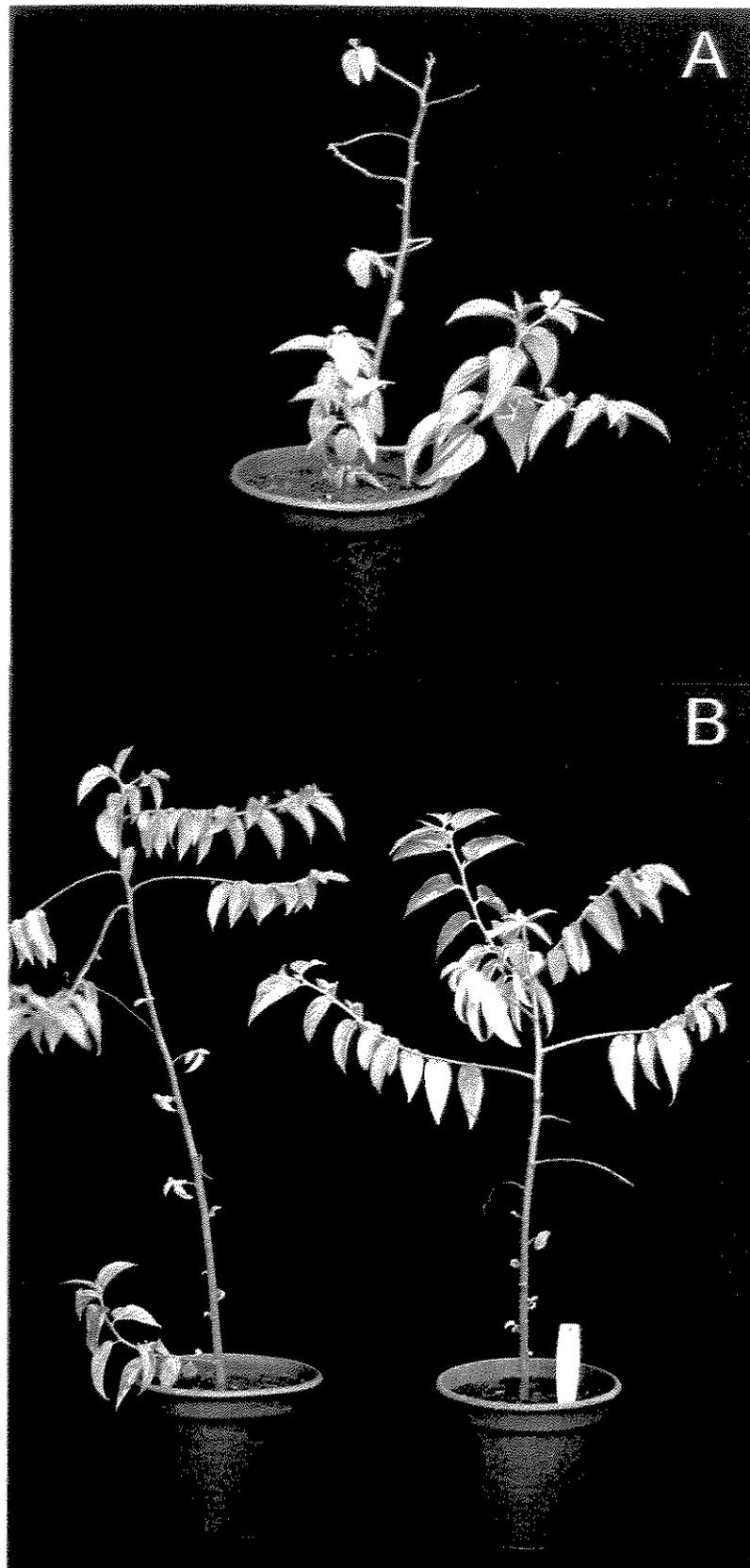


Figura 2.11: Plantas de *Trema micrantha* aos 190 dias após transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR) (A e B, à esquerda) e crescimento sob AR durante todo o período (B, à direita).

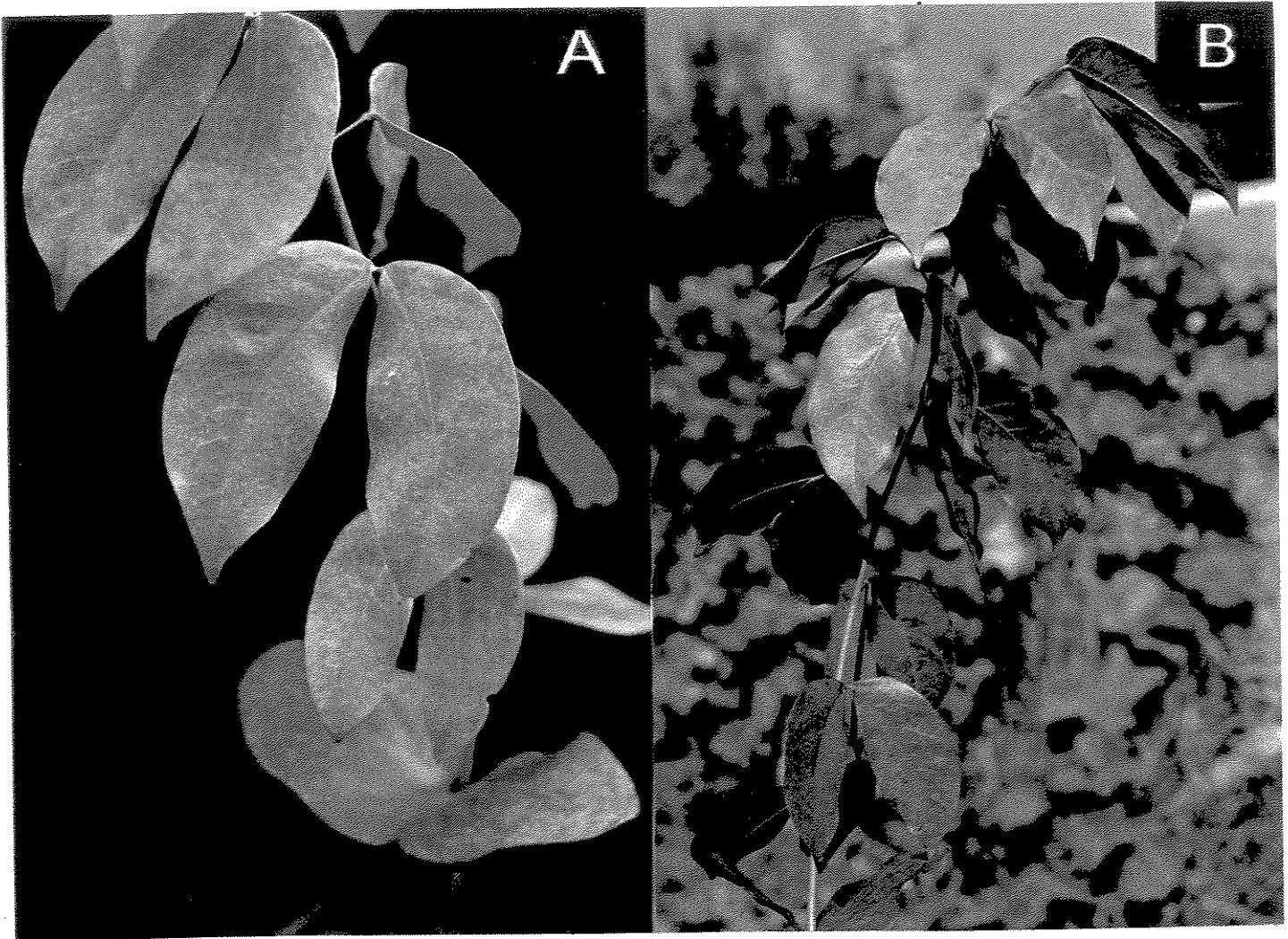


Figura 2.12: : Plantas de *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* aos 6 (A) e 20 dias (B) após transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR).

Avaliação da alocação de biomassa

Os dados apresentados na tabela 2.7 devem ser analisados com cautela, uma vez que foi observado enovelamento de raízes na maioria das plantas avaliadas. Isso aconteceu devido à necessidade de prolongação do tempo de realização dos experimentos com a espera do crescimento de folhas formadas em AR.

Plantas de *H. courbaril* em BR e transferidas para AR apresentaram os valores mais altos de matéria seca total: 26,1g e 29,8g, respectivamente (tabela 2.7). Com valores estatisticamente semelhantes, seguem-se as plantas de *T. micrantha* de AR (24,8g) e as transferidas de BR para AR (21,7g). Embora os valores de matéria seca de folhas de plantas de *H. courbaril* transferidas de BR para AR tenham sido significativamente inferiores aos das plantas da mesma espécie que permaneceram em BR, a alocação de fotoassimilados para raízes e caule + ramos laterais foi significativamente superior, "compensando" os valores mais baixos das folhas (tabela 2.7).

Observou-se que, com o tempo (190 dias depois da 1ª avaliação), plantas de *H. courbaril* crescidas em AR e que anteriormente tinham apresentado valores de matéria seca total maiores que as de BR e que as de *T. micrantha* nos dois tratamentos (tabela 1.5, capítulo I) passaram a apresentar os menores valores (16,3g), sendo diferentes estatisticamente das plantas da mesma espécie em BR, das transferidas para AR e das plantas de *T. micrantha* crescidas em AR (tabela 2.7). Infelizmente, devido aos problemas de enovelamento de raízes descritos anteriormente, não se pode afirmar com certeza se esse resultado foi efeito da fotoinibição crônica que sofreram sob alta radiação e/ou da própria limitação física imposta às raízes pelos vasos.

Plantas transferidas de *T. micrantha* apresentaram valores de razão raiz/parte aérea semelhantes às de plantas crescidas em AR. Em *H. courbaril*, plantas transferidas apresentaram maiores valores que plantas de BR (tabela 2.7).



Figura 2.13: Plantas de *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* aos 190 dias após transferência de Baixa Radiação para Alta Radiação (BR→AR) (à esquerda), crescida sob Baixa Radiação (BR) (centro) e sob Alta Radiação (AR) (à direita) durante todo o período.

Plantas de *T. micrantha* crescidas em AR e transferidas de BR para AR apresentaram diferenças significativas somente com relação à altura (tabela 2.7). Os resultados mostraram que a baixa radiação promoveu o crescimento em altura: plantas de *H. courbaril* em BR apresentaram as maiores alturas (80 cm), seguidas pelas plantas de *H. courbaril* e *T. micrantha* de BR transferidas para AR (65 cm e 57 cm, respectivamente).

O número de folhas de *T. micrantha* foi superior ao de *H. courbaril*, por causa de sua abundante ramificação lateral, com produção de pequenas, mas numerosas folhas (tabela 2.7, figuras 2.10 e 2.11).

Tabela 2.7: Valores médios \pm erro padrão dos parâmetros: número de folhas, altura (cm), matéria seca (g) de folhas, caule e ramos laterais (caule+RL), raízes, total e razão raiz/parte aérea (RPA) de plantas de *Trema micrantha* e *Hymenaea courbaril* var. *stibocarpa* sob os tratamentos Baixa Radiação (BR), Alta Radiação (AR) e após 190 dias da transferência de BR para AR (BR \rightarrow AR) (n=05) (320 dias sob as condições experimentais) (n=05). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade de erro (dados de matéria seca de folhas e razão raiz/parte aérea transformados em logaritmo decimal).

Espécie	Trat.	Nº de Folhas*	Altura (cm)	Matéria seca (g)				
				Folhas	Caule+RL	Raízes	TOTAL	RPA
<i>Trema micrantha</i>	BR \rightarrow AR	77 \pm 9	57 \pm 4	5,63 \pm 0,41	8,85 \pm 0,88	7,25 \pm 0,69	21,7 \pm 1,3	0,51 \pm 0,06
	AR	a	bc	b	ab	b	ab	bc
<i>Trema micrantha</i>	AR	75 \pm 7	50 \pm 1	5,70 \pm 0,37	9,23 \pm 1,30	9,83 \pm 0,53	24,8 \pm 1,3	0,68 \pm 0,07
	BR	a	cd	b	a	ab	a	bc
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR	47 \pm 5	80 \pm 3	9,22 \pm 1,05	8,85 \pm 1,26	8,01 \pm 1,13	26,1 \pm 3,3	0,45 \pm 0,04
	BR \rightarrow AR	b	a	a	ab	b	a	c
<i>Hymenaea courbaril</i>	BR \rightarrow AR	46 \pm 4	65 \pm 3	5,91 \pm 0,45	10,84 \pm 0,96	13,07 \pm 1,30	29,8 \pm 2,3	0,78 \pm 0,06
	AR	b	b	b	a	a	a	b
<i>Hymenaea courbaril</i>	AR	25 \pm 2	44 \pm 3	2,07 \pm 0,13	4,75 \pm 0,29	9,52 \pm 1,12	16,3 \pm 1,3	1,40 \pm 0,17
	BR \rightarrow AR	b	d	c	b	ab	b	a

* Nº de Foliolos em *Hymenaea courbaril*.



DISCUSSÃO

A queda no conteúdo de clorofilas, o amarelecimento (queima) e perda de folhas, bem como os valores das taxas de assimilação de CO₂ e parâmetros de fluorescência indicaram a ocorrência de fotoinibição crônica em folhas formadas ainda em BR em *T. micrantha* e *H. courbaril*.

Além da queda acentuada das taxas de assimilação nos dias posteriores à transferência, *T. micrantha* apresentou valores de F_0 semelhantes aos das plantas de BR, porém com valores de F_m e F_v/F_m muito mais baixos. Diminuição de F_0 , segundo Lovelock et al. (1994) pode indicar redução do tamanho do complexo-antena devido a danos causados no centro de reação do sistema II e subsequente foto-oxidação das clorofilas. De fato, foi observada queda em F_v/F_m , que é um indicativo da ocorrência de danos nos centros de reação (Krause 1988; Osmond 1994), e foi verificada diminuição no conteúdo de clorofilas, principalmente de clorofila *a*, da qual se constitui o centro de reação (Salisbury & Ross 1992; Hall & Rao 1995).

Já nas folhas formadas em AR, os resultados comparativos da emissão de fluorescência obtidos em um dia nublado (185º dia) e em um dia de céu claro (190º dia), analisados conjuntamente com os valores da taxa de assimilação, levam a crer que a elevação de F_0 e a queda de F_v/F_m fazem parte de mecanismos de fotoproteção ou de uma fotoinibição dinâmica, conforme Osmond (1994). Isto porque ambos ocorreram somente no horário de máxima intensidade luminosa. A recuperação de F_0 e F_v/F_m após o período da noite indica que as plantas estão conseguindo lidar bem com a quantidade de radiação incidente durante o dia. A queda em F_v/F_m não foi tão acentuada a ponto de

caracterizar danos e, além disso, a queda na taxa de assimilação, que poderia ser decorrente de fotoinibição crônica (Osmond 1994), parece ser devida ao horário de realização da medida.

Mecanismos de foto-inativação do fotossistema II prontamente reversíveis podem ser indicados por diferentes respostas em F_0 (Krause 1988). No caso de *T. micrantha*, o aumento encontrado pode ter sido consequência de uma captação de luz menos eficiente pelos centros de reação e conversão da excitação em calor (Krause 1988), o que reforça a possibilidade de ocorrência de mecanismos de fotoproteção.

Na maior parte do período acompanhado, F_0 em folhas expandidas em BR de *H. courbaril* (antes do amanhecer e entre 12:00-14:00h) manteve-se elevado, enquanto F_m e F_v/F_m , em ambos os horários, caíram acentuadamente. Conforme Krause (1988) e Osmond(1994), aumentos em F_0 juntamente com queda em F_v/F_m indicam danos irreversíveis no centro de reação, caracterizando assim, fotoinibição crônica. Já aos 8, 9 e 10 dias após a transferência, ocorreu uma queda em F_0 entre 12:00-14:00h para valores semelhantes aos das plantas sombreadas. Essa diminuição em F_0 poderia ser interpretada como um retorno às condições normais, como ocorreu com F_0 antes do amanhecer nas folhas expandidas em AR. No entanto, é muito mais provável, tendo em vista os resultados de A_{CO_2} , F_m , F_v/F_m e, também do conteúdo de clorofilas aos 5 dias, que sejam indicadores da redução do complexo-antena, devido a danos ocorridos no centro de reação do fotossistema II e foto-oxidação de clorofilas, como o verificado em folhas expandidas em BR de *T. micrantha* e em duas espécies climáticas por Lovelock et al. (1994) .

Apesar de ainda serem indicativos de danos nos centros de reação do fotossistema II, o aumento dos valores de F_0 e F_v/F_m após este período, juntamente com o aumento da capacidade de dissipação da energia (dada pela tendência de aumento na proporção carotenóides/clorofilas totais) e das taxas de assimilação de CO_2 sugerem uma recuperação, ainda que pequena, do aparelho fotossintético. A queda no conteúdo de clorofila *a* também sugere danos nos centros de reação, porém pode ser um mecanismo de ajuste do aparelho fotossintético para diminuir a absorção da radiação incidente.

Essa recuperação parece ter tido continuidade nas folhas expandidas em AR, onde os parâmetros de fluorescência voltaram ou pelo menos se aproximaram dos valores das plantas de BR. A comparação entre os resultados dos dois dias com diferentes condições climáticas mostrou não haver diferenças nos valores de A_{CO_2} e F_v/F_m antes do amanhecer, exceto para os valores da razão F_v/F_m entre 12:00-14:00h, que caíram no dia com maior intensidade luminosa. Isto mostrou ainda uma sensibilidade de *H. courbaril* ao excesso de radiação. Entretanto, a tendência de aumento da proporção carotenóides/clorofilas totais, a recuperação de F_0 e F_v/F_m durante a noite e os valores relativamente altos de F_v/F_m ao meio dia sugerem uma maior capacidade de dissipação de energia, possivelmente mediada pelo ciclo das xantofilas (Demmig-Adams et al. 1995; Gilmore 1997) e, conseqüentemente, uma maior habilidade de *H. courbaril* em lidar com o excesso de radiação incidente.

O caráter dinâmico desse resultado, além do fato de os valores nos dois dias não terem sido tão baixos como os encontrados em plantas submetidas à alta radiação durante todo o período de crescimento (ver capítulo I) podem indicar, do mesmo modo que em folhas expandidas em AR de *T. micrantha*, a ocorrência de mecanismos de

fotoproteção. Por outro lado, a verificação de taxas de assimilação abaixo da capacidade fotossintética de plantas mantidas em BR, ou seja, a redução da assimilação de CO₂ sob altas irradiâncias, é indicativa de fotoinibição crônica (Osmond 1994). Ou ainda, essas plantas podem estar no limite entre fotoinibição dinâmica (fotoproteção) e fotoinibição crônica, já que, segundo o mesmo autor, um processo pode preceder o outro, dependendo do tempo de exposição ao excesso de radiação e das condições de radiação a que estas foram submetidas. Em outras palavras, as plantas podem estar apresentando um processo de fotoproteção, mas com o tempo sofrerão o efeito cumulativo da exposição ao excesso de radiação, podendo ocorrer uma fotoinibição crônica. Tal idéia é reforçada pelo fato de as folhas medidas ainda serem recém-formadas e mais jovens que as folhas das plantas crescidas em AR, onde foi caracterizada fotoinibição crônica (capítulo I).

No presente trabalho, então, observou-se que ambas as espécies são suscetíveis à fotoinibição, quando crescidas sob baixa radiação e expostas a aumentos bruscos de radiação. Mas, isto somente para as folhas formadas sob baixa radiação. Folhas formadas sob as novas condições de *T. micrantha* apresentaram mecanismos de fotoproteção e as de *H. courbaril* tendência à fotoinibição crônica.

Esses resultados foram consistentes com os de Strauss-DeBenedetti & Bazzaz (1991), Kamaluddin & Grace (1992), Lovelock et al. (1994) e Naidu & DeLucia (1997a), onde tanto espécies pioneiras quanto climáticas apresentaram fotoinibição, com efeitos mais severos nestas últimas (fotoinibição crônica), enquanto nas primeiras ocorreram somente mecanismos de fotoproteção (fotoinibição dinâmica).

Dessa forma, reforça-se a hipótese de que espécies climáticas são mais suscetíveis à fotoinibição que pioneiras, embora existam algumas exceções como o

observado nos trabalhos de Newell et al. (1993) e Krause & Winter (1996).

De um modo geral, tem sido verificado maior potencial de aclimação a aumentos de intensidade luminosa em espécies pioneiras, embora algumas espécies climáticas também tenham demonstrado completo ajuste fotossintético após a mudança (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991; Kamaluddin & Grace 1992) e em alguns trabalhos não tenha sido detectada diferença entre as espécies (Newell et al. 1993; Turnbull et al. 1993).

Nenhum dos parâmetros estudados nas folhas formadas em BR de *T. micrantha* indicou boa aclimação. Por outro lado, folhas expandidas em AR apresentaram taxas de assimilação, parâmetros de fluorescência, conteúdo de pigmentos e aspecto visual muito semelhantes aos das plantas crescidas em AR, mostrando sua plena capacidade de aclimação. Resultados semelhantes em folhas expandidas antes e depois da mudança foram encontrados em *Omalanthus populifolius* (pioneira) por Turnbull et al. (1993) e, considerando somente folhas formadas nas novas condições, em *Cecropia obtusifolia* e *Ficus insipida*, também pioneiras (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991).

Em *H. courbaril*, a aclimação das taxas de assimilação de CO₂ nas folhas formadas antes e depois da transferência foi completa, se as taxas são comparadas às de plantas da mesma espécie crescidas em AR, mas somente parcial, se comparadas à capacidade fotossintética inicial, ou seja, à de plantas crescidas em BR. Isso porque as plantas transferidas apresentaram uma elevação nas taxas de assimilação de CO₂ após o período de fotoinibição mais severa (primeiros trinta dias), atingindo valores semelhantes e até mesmo maiores que os de plantas crescidas em AR, mas ainda menores que os de plantas crescidas em BR (ver capítulo I). Tal resultado mostrou um ajuste à nova condição, mas por ser um tratamento com intensidade luminosa bastante elevada (ver

discussão capítulo I), as plantas ainda mantiveram a assimilação reduzida. Se a transferência tivesse sido realizada para condições de radiação mais amenas, 50% da registrada em AR, por exemplo, seria provável que ocorresse uma recuperação ou um retorno da capacidade fotossintética para os valores iniciais. Desse modo, mesmo sendo uma aclimatação completa em relação às plantas de AR, os valores de A_{CO_2} alcançados são menores do que o alcançado em BR (capacidade fotossintética máxima verificada), o que indica, então, uma aclimatação parcial do aparelho fotossintético às altas intensidades de radiação de AR. Somente uma aclimatação parcial das taxas de assimilação foi verificada também em outras espécies climáticas: *Poulsenia armata* e *Pseudolmedia oxyphylaria*, enquanto uma aclimatação completa foi encontrada em *Brosimum alicastrum* (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1991) e *Bischofia japonica* (Kamaluddin & Grace 1992).

Parece não haver um padrão claro nas respostas das espécies com relação ao conteúdo de clorofilas após mudança para condições de luminosidade mais intensa. Espécies que apresentaram completa aclimatação fotossintética em folhas expandidas sob as novas condições, como *Cecropia obtusifolia* (pioneira), *Brosimum alicastrum* (climática) (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1991) e *Bischofia japonica* (climática) (Kamaluddin & Grace 1992) apresentaram também maior teor de clorofilas totais, como aconteceu com *T. micrantha*. Por outro lado, em *Ficus insipida* (pioneira), o teor de clorofilas totais foi o mesmo antes e depois da transferência (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1991). Espécies climáticas, que apresentaram somente uma aclimatação fotossintética parcial ao aumento da radiação, mostraram respostas diferentes com relação ao conteúdo de clorofilas totais: *Pseudolmedia oxyphylaria* não mostrou

mudanças após transferência de baixa para alta intensidade luminosa; *Poulsenia armata* apresentou valores mais elevados (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991), e *H. courbaril*, ao contrário, valores mais baixos.

Além disso, tanto em *H. courbaril* quanto em *T. micrantha*, houve uma tendência de diminuição da razão clorofila *a/b* nas folhas com o tempo, ao contrário do encontrado por Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1991), onde todas as espécies estudadas apresentaram maior razão clorofila *a/b* após a transferência.

Em *H. courbaril*, folhas formadas após a transferência apresentaram razão clorofila *a/b* significativamente inferior às que permaneceram em BR. Quando *T. micrantha* e *H. courbaril* foram crescidas desde o início em BR e AR (capítulo I), não houve diferenças significativas na razão clorofila *a/b* entre as duas condições de intensidade luminosa (tabela 1.2, capítulo I). Comparando-se os teores de clorofila *b* de ambas as espécies quando crescidas em AR (tabela 1.2, capítulo I) com as folhas formadas em AR de plantas transferidas (tabela 2.3), observa-se que estas últimas apresentaram valores bem mais elevados. Uma possível explicação para tais resultados é que plantas previamente expostas a baixas intensidades luminosas, onde os teores de clorofila *b* tendem a ser mais elevados (Press et al. 1996), manteriam essa capacidade de produção alta, mesmo quando submetidas a maiores intensidades luminosas. No entanto, como não foram encontrados resultados semelhantes na literatura e ainda são poucos os trabalhos abordando a variação dos teores de pigmentos durante a aclimatação, é necessária a realização de estudos complementares, para que essa conclusão seja confirmada.

O comportamento de *T. micrantha* em relação aos parâmetros de acúmulo e alocação de biomassa está de acordo com o esperado para uma espécie pioneira, ou

seja, houve uma aclimatação, com elevação da capacidade fotossintética, que possibilitou um incremento no ganho de carbono e, conseqüentemente, um maior acúmulo de biomassa (Naidu & DeLucia 1997b). Tal afirmação é baseada nas semelhanças dos resultados de matéria seca total de plantas transferidas com plantas que cresceram desde o início em AR. Isto porque não foi possível uma comparação direta entre as primeiras e plantas de BR, pois estas foram descartadas ainda durante os experimentos. Além disso, houve um redirecionamento dos fotoassimilados para raízes e caule, o que segundo Naidu e DeLucia (1997b) é explicado pela maior demanda evaporativa e de nutrientes exigida nas novas condições, o que leva as plantas a investirem seus fotoassimilados em tecidos condutores de água nas raízes e caule. Este tipo de resposta foi encontrado também em *H. courbaril*, bem como em outras espécies pioneiras e climáticas (Naidu & DeLucia 1997b; Huante & Rincón 1998).

Mesmo não tendo recuperado totalmente sua capacidade e eficiência fotossintéticas, *H. courbaril* apresentou um ajuste fisiológico que elevou suas taxas de assimilação após o período mais severo de fotoinibição, permitindo mudanças morfológicas e um acúmulo de matéria seca total semelhante ao de plantas de BR e até mesmo superior a *T. micrantha* sob as novas condições.

Além das mudanças fisiológicas, este acúmulo de biomassa pode ter sido consequência também do aumento da assimilação de CO₂ provocado pela maior iluminação das plantas. Segundo Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1996) a aclimatação a condições de luz mais intensas pode se dar sem a necessidade de mudanças fisiológicas, apenas pelo aumento na assimilação total devido à maior iluminação das plantas como um todo. No caso de *H. courbaril*, isso pode ter acontecido, porque, sob BR, as folhas

estavam abaixo de seu ponto de saturação e, com o auto-sombreamento, algumas provavelmente assimilaram em menores taxas que outras, dependendo da radiação incidente (folhas medidas, por exemplo, foram as mais iluminadas). Já sob altas irradiâncias (AR), onde o excesso de radiação possibilita o recebimento de altas densidades de fótons por todas ou grande parte das folhas, estas podem ter assimilado no seu máximo (atingiram a saturação), o que permitiu o aumento na assimilação total de carbono.

Dessa forma, tanto mudanças fisiológicas quanto mudanças morfológicas decorrentes do aumento na assimilação foram importantes no processo de aclimação de *H. courbaril* ao aumento da radiação. As plantas mantiveram, então, seu crescimento, mesmo passando por um severo processo fotoinibitório e apresentando somente uma aclimação parcial das taxas de assimilação.

Tal resultado indica que a espécie deve se comportar bem diante da abertura de clareiras, o que já é afirmado por Langenheim et al. (1984), ainda mais se for levado em conta que a intensidade de radiação em clareiras é aproximadamente 50% da radiação incidente em AR (ver discussão capítulo I) e, deste modo, não tão excessiva a ponto de provocar danos como os verificados neste experimento. Além disso, considerando-se o estágio de crescimento e os fatores estudados, pode se prever que *H. courbaril* tenha as mesmas chances de sobrevivência e de crescimento que *T. micrantha* sob as condições de uma clareira, o que pode garantir a ocupação efetiva desse microambiente também por *H. courbaril*. No entanto, estudos complementares, principalmente sob condições de campo, abrangendo outros fatores, como predação, disponibilidade hídrica, por exemplo, são necessários para confirmar tal afirmação.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

T. micrantha mostrou alta habilidade em lidar com as condições de luz e temperatura de AR em ambos os experimentos, confirmando a estratégia esperada para uma espécie pioneira.

H. courbaril apresentou características fotossintéticas típicas de espécies climáticas, porém os resultados do acúmulo e alocação de biomassa após crescimento sob AR, mostraram uma habilidade em crescer também sob esta condição de luz. Além disso, sua resposta ao aumento brusco de radiação (mudanças fisiológicas e morfológicas) indicou um satisfatório potencial de aclimação à abertura de clareiras.

Dessa forma, pode se afirmar que tanto características fotossintéticas quanto de acúmulo e alocação de biomassa são importantes na determinação da ocupação dos micro-habitats pelas espécies e que o crescimento em clareiras pode não ser tão restrito a espécies pioneiras nas Florestas Semidecíduas, devido à influência do seu regime de luz peculiar sobre as espécies presentes no sub-bosque.



REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barker, M.G.; Press, M.C. & Brown, N.D. 1997. Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: a basis for niche partitioning? *Oecologia* 112:453-463.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In: Medina E.; Mooney M. A. & Vázquez-Yanes C. (Eds.) 1984. *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. Junk Publishers, The Hague. p. 233-243.
- Bazzaz, F. A. 1991. Regeneration of tropical forests: Physiological responses of pioneer and secondary species. In: Gomez-Pompa A., Whitmore T.C. & Hadley M., 1991. *Rain forest regeneration and management - Man and Biosphere series*. Parthenon Publishing Paris - UNESCO, New Jersey. VI 06. p. 91-118.
- Bazzaz, F. A. & Carlson, R. W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.
- Bazzaz, F. A. & Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. & Ziegler, H. (Eds.). 1981. *Physiological Plant Ecology. 1- Responses to the Physical Environment*. *Encycl. Plant. Physiol. New Ser.*, vol. 12A. Springer- Verlag, New York. p. 57-107.

- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology** 28: 355-377.
- Bolhàr- Nordenkamp, H.R. & Öquist, G. 1993. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: Hall, D.O., Surlock, J.M.D., Bolhàr- Nordenkamp, H.R.; Leegood, R.C. & Long, S.P. (Eds.). **Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual**. Chapman & Hall, London. p. 193-206.
- Castro, Y.; Fetcher, N. & Fernández, D.S. 1995. Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. **Physiologia Plantarum** 94: 560-565.
- Catharino, E. L. M. 1989. **Estudos fisionômico-florísticos em matas residuais no município de Piracicaba, SP**. Tese de Mestrado. UNICAMP, Campinas, SP. 181 p.
- Ceulemans, R. J. & Saugier, B. 1991. Photosynthesis. In: Raghavendra, A. S. 1991. **Physiology of trees**. John Wiley & Sons, Chicester. p. 21-50.
- Chazdon, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. **Journal of Ecology** 74: 995-1012.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. 1984. Light environments of tropical forests. In: Medina E.; Mooney H. A. & Vázquez-Yanes, C. (Eds.) 1984. **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. Dr. W. Junk Publishers., The Hague. p. 27-36.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W. & Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L. & Smith, A. P. (Eds.) 1996. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman & Hall, New York. p. 5-55.
- Corrêa, M. P. 1978. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas**. Rio de Janeiro: Ministério de Agricultura: v. 1 e 2.

- Demmig-Adams, B. & Adams, W. W. 1992. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. **Plant, Cell and Environment** 15:411-419.
- Demmig-Adams, B.; Adams, W.W.; Logan, B.A. & Verhoeven, A.S. 1995. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. **Australian Journal of Plant Physiology** 22:249-260.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica** 12(2): 47-55.
- Ellison, A. M.; Denslow, J.S.; Loiselle, B. A. & Brenés, D. M. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical melastomataceae. **Ecology** 74:1733-1749.
- Ferreti, A.R.; Kageyama, P.Y.; Árbocz, G.F.; Santos, J.D. Barros, M.I.; Lorza, R.F. & Oliveira, C. 1995. Classificação das espécies arbóreas em grupos ecológicos para a revegetação com nativas no Estado de São Paulo. **Florestar estatístico** 3(7). São Paulo: Fundação Florestal, Fundo Florestal.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S. F.; Rojas, G. & Strain, B. R. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plântulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. **Revista de Biología Tropical** 35 (Supl.): 97-110.
- Franco, A. C.; Kerwer, A. H.; Herzog, B; Grams, T. E. E.; Ball, E.; Mattos, E. A.; Scarano, F. R.; Barreto, S.; Garcia, M.A.; Mantovani, A. & Lüttge, U. 1996. The effect of light levels on daily patterns of chlorophyll fluorescence and organic acid accumulation in the tropical CAM tree *Clusia hilariana*. **Trees** 10: 359-365.
- Gandolfi, S. 1991. **Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do aeroporto internacional de São Paulo (Município de Guarulhos - SP)**. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, SP.

- Gandolfi, S. 1999. **História Natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no Município de Campinas (São Paulo, Brasil)**. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, SP, 437p.
- Garwood, N. C. 1996. Functional Morphology of Tropical Tree Seedlings. In: Swaine, M.D. (Ed.) 1996. **Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings**. UNESCO/ Parthenon, Paris/ Carnforth. p. 59-118.
- Gilmore, A. M. 1997. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. **Physiologia Plantarum** 99: 197-209.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: A Whole Plant Perspective. **Australian Journal of Plant Physiology** 15: 63-92.
- Gomez, K.A. & Gomez, A.A. 1984. **Statistical Procedures for Agricultural Research**. Wiley, New York. 2 ed. 680p.
- Grant, V. 1985. **The evolutionary process: A critical review of evolutionary theory**. Columbia University Press, N. Y. Guilford, Surrey, USA.
- Guardia, M. C. 1996. **Aspectos autoecológicos de duas espécies pioneiras arbóreas e de uma espécie climácica, características de mata mesófila semidecídua**. Tese de Mestrado. Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, SP
- Hall, D.O. & Rao, K.K 1995. **Photosynthesis (Studies in Biology)**. Cambridge University Press, London. 5 ed. 211p.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. **Biotropica** 12(2): 23-30.

- Henry, H.A.L. & Aarssen, L.W. 1997. On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. **Oikos** 80(3):575-582.
- Hoagland, D. R. & Arnon, D. I. 1938. The water-culture method for growing plants without soil. **Agricultural Experiment Station Circular**. University of California, Berkeley. 39p. (Circular 347)
- Huante, P. & Rincón, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. **Oecologia** 113: 53-66.
- IBGE – Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1992. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira (Manuais Técnicos de Geociências nº01)**. Rio de Janeiro. 92p.
- Kamaluddin, M. & Grace, J. 1992. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia japonica*, a tropical forest tree from Asia. **Annals of Botany** 69: 47-52.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia** 98: 419-428.
- Krause, G.H. 1988. Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. **Physiologia Plantarum** 74:566-574.
- Krause, G.H. & Weis, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 42: 313-349.
- Krause, G.H. & Winter, K. 1996. Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps. A chlorophyll fluorescence study. **Botanica Acta** 109: 456-462.

- Langenheim, C. B.; Osmond, C. B.; Brooks, A. & Ferrar, P. J. 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. *Oecologia*, **63**: 215-224.
- Lee, Y & Langenheim, J. H. 1974. **Systematics of the genus *Hymenaea* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae)**. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.
- Lee, D. W.; Oberbauer, S. F.; Krishnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H. & Yap, S. K. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two southeast asian *Hopea* species. *Oecologia* **110**: 1-9.
- Leitão Filho, H. F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do Estado de São Paulo. **Anais do Congresso Nacional sobre Essências Nativas em Silvicultura em São Paulo**. 16A, parte 1. p. 197-206.
- Leitão Filho, H. F. 1987. Considerações sobre a florística de florestas tropicais e subtropicais do Brasil. **Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais** **35**: 41-46.
- Leitão Filho, H. F. 1995. A vegetação. In: Morellato, L. P. C. & Leitão Filho, H. F. 1995. **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Editora da UNICAMP, Campinas, São Paulo. p. 19-29.
- Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In: Packer, L. & Douce, R. (Eds.) 1987. **Methods in Enzymology**. Vol. 148. Academic Press, Inc. San Diego, Cal. p. 350-382.
- Lorenzi, H. 1992. **Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Plantarum, Nova Odessa, São Paulo. 368p.
- Lovelock, C.E.; Jebb, M. & Osmond, C.B. 1994. Photoinhibition and recovery in a plant species: response to disturbance. *Oecologia* **97**: 297-307.

- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: Gomez-Pompa A. & Del Amo S. R. (Eds.) 1985. **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México**. Volume II. Alhambra Mexicana S. A, Xalapa, Veracruz, México. p. 191-239.
- Mattos, E. A.; Grams, T. E. E.; Ball, E.; Franco, A. C.; Kerwer, A. H.; Herzog, B; Scarano, F. R. & Lüttge, U. 1997. Diurnal patterns of chlorophyll *a* fluorescence and stomatal conductance in species of two types of coastal tree vegetation in southeastern Brazil. **Trees 11**: 363-369.
- Mattos, E.A. 1998. Perspectives on comparative ecophysiology of some brazilian vegetation types: leaf CO₂ e H₂O gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence and carbon isotope discrimination. **Oecologia Brasiliensis IV**: 01-22.
- Milberg, P. & Lamont, B. 1997. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils. **New Phytologist 137**: 665-672.
- Mooney, H. A. ; Field, C. & Vázquez-Yanes, C. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. In: Medina E.; Mooney H. A. & Vázquez-Yanes, C. 1984. **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. p. 113-128.
- Morellato, L. P. C. 1991. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, SP.
- Morellato, L. P. C. 1995. As estações do ano na floresta. In: Morellato, L. P. C. & Leitão Filho, H. F. 1995. **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Editora da UNICAMP, Campinas, São Paulo. p. 37-41.

- 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.
- Naidu, S.L. & DeLucia, E. H. 1997a. Acclimation of shade-developed leaves on saplings exposed to late-season canopy gaps. **Tree Physiology** 17: 367-376.
- Naidu, S.L. & DeLucia, E. H. 1997b. Growth, allocation and water relations of shade-grown *Quercus rubra* L. saplings exposed to a late-season canopy gap. **Annals of Botany** 80: 335-344.
- Newell, E.A.; McDonald, E.P.; Strain, B.R. & Denslow, J.S. 1993. Photosynthetic responses of *Miconia* species to canopy openings in a lowland tropical rainforest. **Oecologia** 94: 49-56.
- Osmond, C.B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparison of shade and sun plants. In: Baker, N.R. & Bowyer, J.R. (Eds.). 1994. **Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field**. Bios Scientific Publishers.
- Osunkoya, O. O. & Ash, J. E. 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. **Australian Journal of Botany** 39: 591-605.
- Pearcy, R. W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. **Functional Ecology** 1: 169-178.
- Pickett, S. T. A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. **Tropical Ecology** 24(1):68-84.

- Prado, C. H. B. A .; Moraes, J. A .P. V. & Mattos, E. A . 1994. Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorfii* 1. Responses to water stress. **Photosynthetica** 30 (2): 207-213.
- Press, M.C.; Brown, N.D.; Barker, M.G. & Zipperlen, S.W. 1996. Photosynthetic responses to light in tropical rainforest tree seedlings. In: Swaine, M.D. (Ed.) 1996. **Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings**. UNESCO/ Parthenon, Paris/ Carnforth. p. 41-58.
- Ramos, J. & Grace, J. 1990. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. **Functional Ecology** 4: 667-677.
- Rizzini, C. T. 1979. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos**. Hucitec e EDUSP, São Paulo. V. 2. 374 p.
- Rodrigues, R. R. 1995. A sucessão florestal. In: Morellato, L. P. C. & Leitão Filho, H. F. 1995. **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Editora da UNICAMP, Campinas, São Paulo. p. 30-35.
- Salisbury, F.B. & Ross, C. W. 1992. **Plant Physiology**. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California. 4 ed. 682p.
- Sholes, J.D.; Press, M.C. & Zipperlen, S.W. 1997. Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. **Oecologia** 109: 41-48.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. **Biometry (The principles and practice of statistics in biological research)**. Freeman, New York. 3 ed. 887p.
- Souza, R. P. 1996. **Germinação, crescimento, atividade fotossintética e translocação de compostos de carbono em espécies arbóreas tropicais: Estudo comparativo e**

- influência de sombreamento natural. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, SP. 300 p.
- Stace, C. A . 1980. **Plant Taxonomy and Biosystematics**. Edward Arnold (Publ.). London. 279p.
- Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F. A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional position. **Oecologia**, **87**. 377-387.
- Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F. A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L. & Smith, A. P. (Eds.) 1996. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman & Hall, New York. p. 162-186.
- Swaine, M. D. & Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, **75**: 81-86.
- SYSTAT for Windows: Graphics, Version 5 Edition**. 1992. SYSTAT, Inc. Evanston, IL. 636p.
- Thayer, S.S. & Björkman, O. 1990. Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. **Photosynthesis Research** **23**:331-343.
- Thompson, W. A.; Huang, L. K. & Kriedemann, P. E. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. **Australian Journal of Plant Physiology** **19**: 19-42.
- Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R. W. 1995. A comparison of light quality and quantity effects on the growth and steady-state and dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. **Functional Ecology**. **9**: 222-230.

- Turnbull, M. H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia*, **87**: 110-117.
- Turnbull, M.H.; Doley, D. & Yates, D.J. 1993. The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. *Oecologia* **94**: 218-228.
- Uhl, C.; Clark, K.; Dezzeo, N. & Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* **69**(3): 751-763.
- Walters, M.B.; Kruger, E.L. & Reich, P.B. 1993. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. *Oecologia* **94**: 7-16.
- Whitmore, T. C. 1975. **Tropical rain forests of the Far East**. Clarendon, Oxford, England.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of the forests trees. *Ecology* **70**(3): 536-538.
- Whitmore, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine, M.D. (Ed.) 1996. **Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings**. UNESCO/ Parthenon, Paris/ Carnforth. p. 3-39.
- Zar, J.H. 1984. **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zipperlen, S. W. & Press, M. C. 1996. Photosynthesis in relation to growth and seedling ecology of two dipterocarp rainforest tree species. *Journal of Ecology* **84**: 863-876.

APÊNDICE



GOVERNO DO ESTADO DE SÃO PAULO
SECRETARIA DE AGRICULTURA E ABASTECIMENTO
COORDENADORIA DA PESQUISA AGROPECUÁRIA
INSTITUTO AGRÔNOMICO

PROGRAMA DE CONTROLE
DE QUALIDADE

1997

ANÁLISE DE SOLO
SISTEMA IAC
"MACRONUTRIENTES"

1887
IAC - 100 ANOS DE PESQUISA
1987

ENDEREÇO PARA CORRESPONDÊNCIA:

LFM VALIO
DEPT FICIOLOGIA VEGETAL - 1B
CP6109 / UNICAMP
13081-970 CAMPINAS SP

PROPRIETÁRIO: RESERVA MUNICIPAL STA GENEBRA
PROPRIEDADE: CAMPINAS
LOCALIDADE: CAMPINAS
MUNICÍPIO: CAMPINAS U.F. SP

DATA DA AMOSTRAGEM: 08/04/97 ENTRADA: 18/04/97 SAÍDA: 24/04/97 TAXA Cz\$ 16,00

RESULTADO DA ANÁLISE DE SOLO

AMOSTRA Nº	FÓSFORO P RESINA	MATÉRIA ORGÂNICA M.O.	ÍNDICE DE ACIDEZ pH _{CaCl2}	POTÁSSIO K	CÁLCIO Ca	MAGNÉSIO Mg	ACIDEZ POTENCIAL H+Al	SOMA DE BASES SB	CAPACIDADE DE TROCA DE CÁTIONS CTC	SATURAÇÃO EM BASES V	
											LABORATÓRIO
21940	1	42	5.7	5.2	0.12	7.6	1.1	4.7	8.8	13.5	65

RECOMENDAÇÃO DE ADUBAÇÃO E CALAGEM

AMOSTRA Nº	CULTURA	CALCÁRIO (PRNT 100) t/ha	ADUBAÇÃO BÁSICA				ADUBAÇÃO DE COBERTURA		ADUBAÇÃO EXPRESSA EM:
			N	P ₂ O ₅	K ₂ O	S	N	K ₂ O	

INFORMAÇÕES COMPLEMENTARES

INSTITUTO AGRÔNOMICO
SEÇÃO DE FERTILIDADE DO SOLO E NUTRIÇÃO DE PLANTAS
AV. BARÃO DE ITAPURA, 1481
CAIXA POSTAL, 28
13.001 - CAMPINAS - SP
FONE (0192) 2-9119 OU 31-5422 - RAMAL 176

ESTE PARECER FOI EMITIDO POR COMPUTADOR PARA AS CONDIÇÕES MÉDIAS DO ESTADO DE SÃO PAULO. ELE PODERÁ SER AJUSTADO PARA CONDIÇÕES LOCAIS. EM CASO DE DÚVIDA, CONSULTE O ENGENHEIRO AGRÔNOMO DA CASA DA AGRICULTURA.

INTERPRETAÇÃO DA ANÁLISE DE SOLO

Teor	Valores limites		
	Fósforo (resina)	Potássio	Magnésio
	$\mu\text{g/cm}^2$	mg/100 cm^2	
Muito baixo	0 - 6	0 - 0,07	
Baixo	7 - 15	0,08 - 0,15	0 - 0,4
Médio	16 - 40	0,16 - 0,30	0,5 - 0,8
Alto	41 - 80	0,31 - 0,60	> 0,8
Muito alto	> 80	> 0,60	

Saturação em bases	V	Acidez	pH em CaCl ₂
	%		
Muito baixa	0 - 25	Muito alta	Até 4,3
Baixa	25 - 50	Alta	4,4 - 5,0
Média	51 - 70	Média	5,1 - 5,5
Alta	71 - 90	Baixa	5,6 - 6,0
Muito alta	> 90	Muito baixa	> 6,0

CALAGEM

A calagem indicada é válida por 2 a 4 anos, dependendo da intensidade de uso do solo.

Não devem ser feitas novas aplicações sem antes analisar o solo. Uma calagem excessiva pode ser muito prejudicial.

Quantidade a aplicar

As quantidades indicadas, em toneladas por hectare (ha), são para um calcário de eficiência 100% (PRNT=100). Os valores devem ser ajustados para a qualidade do calcário, usando a fórmula:

$$\text{Quantidade de calcário} = \frac{\text{Calagem indicada} \times 100}{\text{PRNT do calcário}}$$

Um exemplo ilustrará o cálculo a ser feito. Suponhamos uma indicação de calagem de 2,0 t/ha e que o calcário a ser utilizado tenha o PRNT de 67. Obtem-se:

$$\text{Quantidade de calcário} = \frac{2,0 \times 100}{67} = 3,0 \text{ t/ha}$$

Modo de aplicação

Em culturas anuais ou perenes em fase de instalação, incorporar o calcário até 20 cm de profundidade, com três meses de antecedência, aplicando metade da quantidade indicada antes da aração e outra metade depois, incorporando com grade. Quanto mais profunda for a incorporação do corretivo e mais bem misturado com o solo, melhor será o efeito da calagem.

Em culturas perenes instaladas, o calcário será aplicado na superfície do solo. É importante aplicar maiores quantidades nos locais de aplicação dos adubos, por ser aí que os solos mais se acidificam. Se possível, incorporar o corretivo ao solo com gradagem leve.

Aplicação de magnésio

Em solos com teores baixos de magnésio, dar preferência ao calcário dolomítico. Nestes casos, também é possível substituir até metade da dose recomendada por calcário calcítico. Em solos com teores altos de magnésio, é indiferente o teor de magnésio do calcário a ser usado.

ADUBAÇÃO ORGÂNICA

Para diversas culturas é recomendada a adubação orgânica. Devem ser usados produtos bem curtidos. A composição dos adubos orgânicos é muito variada mas, de uma maneira geral, o esterco de curral pode ser substituído por quantidade equivalente de composto, um quarto de esterco de galinha ou um décimo de torta vegetal.

Os fertilizantes orgânicos devem ser incorporados ao solo imediatamente, em área total ou covas ou, ainda, em sulcos de plantio. A mistura com fertilizantes químicos também é aconselhável.

ADUBAÇÃO MINERAL

São indicadas quantidades totais de nutrientes a aplicar por ciclo de culturas anuais ou por ciclo agrícola de culturas perenes. A mesma adubação pode ser repetida 2 a 3 vezes, antes de se fazer nova análise de solo.

Escolha dos fertilizantes

As recomendações são feitas em termos de nutrientes. Para converter em fertilizantes simples ou fórmulas, é preciso calcular as quantidades dos produtos necessários.

Vamos ilustrar os cálculos com um exemplo. Suponhamos uma indicação de 15 kg/ha de 50 kg/ha de P₂O₅ e 30 kg/ha de K₂O.

No caso de adubos simples, admitindo a opção por uréia, superfosfato simples e cloreto de potássio, as quantidades necessárias são calculadas como segue:

$$\text{Uréia (45\% de N): } \frac{100}{45} \times 15 = 33 \text{ kg/ha}$$

$$\text{Superfosfato simples (18\% de P}_2\text{O}_5\text{): } \frac{100}{18} \times 50 = 280 \text{ kg/ha}$$

$$\text{Cloreto de potássio (60\% de K}_2\text{O): } \frac{100}{60} \times 30 = 50 \text{ kg/ha}$$

Se a opção for por uma fórmula, procurar uma que mais se aproxime da relação de nutrientes. No caso, a indicação de 15-50-30 kg/ha de N-P₂O₅-K₂O, pode ser suprida por fórmula de relação 1:3:2 por exemplo a 5-15-10. A quantidade necessária é calculada por:

$$\frac{100 \times (\text{Soma dos nutrientes recomendados})}{(\text{Soma dos nutrientes na fórmula})}, \text{ ou}$$

$$\frac{100 \times (15 + 50 + 30)}{(5 + 15 + 10)} = \frac{100 \times 95}{30} = 320 \text{ kg/ha}$$

Aplicação dos adubos

Em culturas anuais, a adubação de plantio é aplicada a cerca de 5 cm ao lado e 5 cm abaixo das sementes. A adubação de cobertura é aplicada sobre o solo, ao lado das plantas, na época indicada.

No caso da adubação de instalação de plantas perenes, o adubo químico deve ser misturado com adubo orgânico, calcário e a terra da cova, de preferência cerca de 30 dias antes do plantio. Algumas aplicações de nitrogênio em cobertura, em volta das plantas, completam a adubação de instalação.

A adubação de formação e de produção de plantas perenes, em geral é aplicada em torno das plantas, em coroa larga, cobrindo toda a área, no esquema de parcelamento recomendado.

Enxofre e micronutrientes

O enxofre, no caso de plantas anuais, pode ser aplicado no plantio ou em cobertura. Os micronutrientes devem ser aplicados de preferência no plantio, podendo ser, também, aplicados em persão foliar.