

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA FLORESTAL**

Aldeize da Silva Santos

**CRESCIMENTO E FISILOGIA DE MUDAS DE *Myrocarpus frondosus*
ALLEM. (FABACEAE) E *Luehea divaricata* MART. & ZUCC.
(MALVACEAE) SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

**Santa Maria, RS, Brasil
2016**

Aldeize da Silva Santos

**CRESCIMENTO E FISIOLOGIA DE MUDAS DE *Myrocarpus frondosus* ALLEM.
(FABACEAE) E *Luehea divaricata* MART. & ZUCC. (MALVACEAE) SOB
DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Engenharia Florestal**

Orientador: Prof. Dr. César Augusto Guimarães Finger
Co-orientadora: Prof^a. Dra. Luciane Almeri Tabaldi

Santa Maria, RS, Brasil
2016

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

da Silva Santos, Aldeize
CRESCIMENTO E FISILOGIA DE MUDAS DE Myrocarpus
frondosus ALLEM. (FABACEAE) E Luehea divaricata MART. &
ZUCC. (MALVACEAE) SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO
/ Aldeize da Silva Santos.-2016.
80 p.; 30cm

Orientador: César Augusto Guimarães Finger
Coorientadora: Luciane Almeri Tabaldi
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Rurais, Programa de Pós-
Graduação em Engenharia Florestal, RS, 2016

1. Incremento 2. Fisiologia 3. Sazonalidade 4.
Diferentes níveis de Sombreamento I. Augusto Guimarães
Finger, César II. Almeri Tabaldi, Luciane III. Título.

© 2016

Todos os direitos autorais reservados a Aldeize da Silva Santos. A reprodução de partes ou do todo deste trabalho só poderá ser feita mediante a citação da fonte.

E-mail: aldeizesantos@yahoo.com.br

Aldeize da Silva Santos

**CRESCIMENTO E FISIOLOGIA DE MUDAS DE *Myrocarpus frondosus* ALLEM.
(FABACEAE) E *Luehea divaricata* MART. & ZUCC. (MALVACEAE) SOB
DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Engenharia Florestal**

Aprovada em 24 de fevereiro de 2016:

César Augusto Guimarães Finger, Dr. (UFSM)
(Presidente/Orientador)

Liana Veronica Rossato, Dra.

Dilson Antônio Bisognin, Dr. (UFSM)

Santa Maria, RS, Brasil
2016

*Aos meus pais, Alberico Santana dos Santos e
Maria Vilma da Silva Santos, aos meus irmãos,
e ao meu amado esposo Márlison de Sá Rêgo.*

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar a Deus pelo Seu infinito amor e incomparável sabedoria em nos criar com a capacidade de pensar, tornando-nos capazes de evoluir e através da ciência conhecê-lo melhor e admirá-lo ainda mais.

Sou grata ainda à todos os membros da minha família que me apoiaram, em especial: meu amado marido Márlison de Sá Rêgo pela cumplicidade e apoio incondicional, bem como minha querida e amada mãe Maria Vilma da Silva Santos, meu pai Alberico Santana dos Santos e meus irmãos Cláudia Vidal, Alciete, Júlio, Ronaldo, Edineuza, Ivan, e Gilvane.

Também aos professores que participaram desta jornada, em especial: ao prof. César Augusto Guimarães Finger, pela oportunidade de fazer o mestrado sob sua orientação, por ter aceitado este desafio e ter me prontamente apoiado. À prof. Luciane Almeri Tabaldi, pelas excelentes contribuições e apoio para realização deste trabalho e ao prof. Ivanor Müller pelas contribuições na parte estatística. Aos membros da banca, pela disposição na avaliação da dissertação.

Aos meus amigos do laboratório Pierre Bellé, Maria Flores, Clândio e Edu Rech, por ajudarem com o trabalho e ao laboratório de fisiologia pelas colaborações com o trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado.

À todos que contribuíram de maneira direta ou indiretamente para o êxito deste trabalho.

“Há uma força motriz mais poderosa que o vapor,
a eletricidade, e a energia atômica: A VONTADE!”

Albert Einstein.

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal
Universidade Federal de Santa Maria

CRESCIMENTO E FISIOLOGIA DE MUDAS DE *Myrocarpus frondosus* ALLEM. (FABACEAE) E *Luehea divaricata* MART. & ZUCC. (MALVACEAE) SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO

AUTOR: ALDEIZE DA SILVA SANTOS
ORIENTADOR: Dr. CÉSAR AUGUSTO GUIMARÃES FINGER
Local e data de defesa: Santa Maria, 24 de fevereiro de 2016.

As espécies florestais *Luehea divaricata* Mart. & Zucc. (Malvaceae), vulgarmente denominada Açõita-cavalo, e *Myrocarpus frondosus* Allem. (Fabaceae), denominada Cabreúva, são bastante conhecidas no Rio Grande do Sul, Brasil, pela importância econômica e ecológica. O objetivo deste trabalho foi determinar o crescimento e o comportamento eco-fisiológico de mudas, submetidas à diferentes níveis de sombreamento e estabelecer condições ideais de luminosidade para o crescimento inicial. O trabalho foi conduzido em casa de sombra com quatro tratamentos: 0% (pleno sol) e 30%, 50%, e 70% de sombreamento. Cada tratamento teve quinze plantas por espécie. Cinco plantas de cada tratamento e espécie foram coletadas nos tempos de: seis, onze e dezessete meses. As medições foram mensais de junho de 2014 a outubro de 2015. Para causar o efeito de sombreamento utilizou-se sombrites. As características avaliadas e quantificadas foram: Altura da planta – h; diâmetro do caule – d; Área foliar – AF; Área foliar específica – AFE; Teor de massa fresca e seca de folhas – MFF e MSF; Massa fresca de raiz – MFR e Massa seca de raiz - MSR; Volume de raiz – VolR; Massa fresca do caule - MFC e massa seca do caule - MSC; Número de folhas NF; Número de brotos (Açõita-cavalo) – NB; Teores de clorofilas – T_{cl}, clorofilas a, clorofilas b e clorofilas totais; Teor de carotenóide – Carot.; e parâmetros de trocas gasosas. A coleta de dados de crescimento e biomassa estenderam-se por dezessete meses e de tocas gasosas por doze meses. Os dados foram analisados em delineamento experimental inteiramente casualizado. Quando detectado a diferença entre os tratamentos e entre os blocos, aplicou-se o Teste de Tukey, ($\alpha = 0,05$). Considerou-se cada mês como sendo um bloco. Em NF e NB, para Açõita-cavalo e Cabreúva, as maiores médias ocorreram durante as estações com maior período de luz e nos tratamentos com maior luminosidade e as menores médias nas estações com menos luz e nos tratamentos mais escuros. Na AF e na AFE, para Açõita-cavalo o 70% com maior média diferiu dos tratamentos com mais luz com menor média. O mesmo ocorreu para a Cabreúva onde a AF, no tratamento de 70%, apresentou a maior média diferindo do tratamento 0% que apresentou menor média. Em AFE não ocorreram diferenças entre os tratamentos. Os maiores teores de pigmentos fotossintéticos ocorreram em plantas de ambientes de sombra. Os níveis de sombra combinados com a luminosidade do ambiente melhora o crescimento das plantas nas estações com maior período de luminosidade. O crescimento das plantas foi sensível às variações climáticas de cada estação. As plantas de *M. frondosus* e *L. divaricata* ajustaram suas estruturas aos ambientes que foram inseridas e de acordo com a sazonalidade para garantir sua sobrevivência, podendo-se indicar que as espécies sejam plantadas no enriquecimento de capoeira, intercalando-as com outras espécies que lhes proporcione sombreamento e microclima que propicie a sua adaptação e conseqüentemente seu crescimento sadio no campo.

Palavras-chave: Incremento. Fisiologia. Sazonalidade.

ABSTRACT

Master dissertation
Graduate Programa in Forest Engineering
Federal University of Santa Maria

CRESCIMENTO E FISIOLOGIA DE MUDAS DE *Myrocarpus frondosus* ALLEM. (FABACEAE) E *Luehea divaricata* MART. & ZUCC. (MALVACEAE) SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO

AUTHOR: ALDEIZE DA SILVA SANTOS
ADVISER: CÉSAR AUGUSTO GUIMARÃES FINGER
Place and date of presentation: Santa Maria, february 24, 2016.

Forest species *Luehea divaricata* Mart. & Zucc. (Malvaceae) commonly called flog horse and *Myrocarpus frondosus* Allem. (Fabaceae) as Cabreuva, are well known in Rio Grande do Sul, Brazil, the economic and ecological importance. The goal was to determine the growth and eco-physiological behavior of seedlings subjected to different levels of shading and establish ideal lighting conditions for initial growth. The work was conducted in shade house with four treatments : 0 % (full sun) and 30 %, 50 % and 70% shading. Each treatment had fifteen plants per species. Five plants of each treatment and species were collected in the times of : six, eleven and seventeen months. The measurements were monthly from June 2014 to October 2015. To cause the shadowing effect was used sombrites. The evaluated and quantified characteristics were: plant height - h; stem diameter - d ; Leaf area - AF ; Specific leaf area - AFE ; Fresh matter content and dry leaves - MFF and MSF ; Fresh root mass - MFR and root dry mass - MSR ; Root volume - VolR ; Fresh stem mass - MFC and dry mass of the stem - MSC ; Number of sheets NF ; Number of shoots (flog Horse) - NB ; Levels of chlorophyll - Tchl , chlorophyll a , chlorophyll , chlorophyll b and total ; Carotenoid content - Carot .; parameres and gas exchange. The collection of data growth and biomass were extended for seventeen months and burrows of gaseous twelve months. Data were analyzed in a completely randomized design. When detected the difference between treatments and between the blocks, applied the Tukey test ($\alpha = 0.05$). Each month was considered as being a block. In NC and NB, to flog horse and Cabreuva, the highest average occurred during seasons with the greatest amount of light and treatments more luminosidade and the lowest average in the stations with less light and darker treatments. The AF and AFE to flog the horse 70% with the highest average differed from treatments with more light with less media. O same happened to Cabreuva where the AF in the treatment of 70%, had the highest average differing treatment 0 % who presented lower average. In AFE there were no differences between treatments. The higher levels of photosynthetic pigments occurred in shadow environments plants. The shadow levels combined with ambient lighting enhances the growth of plants the stations with the highest periode of light. Plant growth was sensitive to climatic variations of each season. The plant *M. frondosus* and *L. divaricata* adjusted their structures to environments that were entered and according to seasonality to ensure their survival. It can be stated that the species are planted in poultry enrichment merging them with other species that provides shading and microclimate which triggers them to adapt and therefore their healthy growth in the field.

Keywords: Light. Physiology. Seasonality.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - O espectro eletromagnético.	16
Figura 2 - Espectro solar, a densidade de energia chega à superfície da Terra e sua relação com o espectro de absorção da clorofila.....	17
Figura 3 - A luz verde é transmitida e refletida na faixa de 500 a 600 nm, conferindo cor verde as folhas.	19
Figura 4 - Temperaturas máximas e mínimas em °C, de junho de 2014 a outubro de 2015..	30
Figura 5- Precipitação mensal em milímetros de junho de 2014 a outubro de 2015.	30
Figura 6 - Insolação mensal de junho de 2014 a outubro de 2015.	31
Figura 7 - Médias mensais de umidade relativa do ar de junho de 2014 a dezembro de 2015.	32
Figura 8 - Médias mensais de evaporação real de junho de 2014 a dezembro de 2015.....	32
Figura 9 - Plantas de <i>Myrocarpus frondosus</i> Allem., e <i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.....	33
Figura 10 – Mudanças de Açoita logo após o transplante	34
Figura 11 - Medidas de altura (A) e medidas de diâmetro (B).....	35
Figura 12 - Pesagem do material (A), reagente utilizado (B), banho-maria (C), pigmentos extraídas para realizar as leituras (D, E).....	38
Figura 13 - Analisador de gás por infravermelho – IRGA.	39
Figura 14 - Medidas de trocas gasosas com IRGA.	40
Figura 15 - Incremento mensal em h e em d (A, B), incremento com relação a h e ao d inicial (C, D), de plantas de Açoita-cavalo.....	43
Figura 16 - Número de folhas (A) e número de brotos (B) de plantas de Açoita-cavalo.....	45
Figura 17 – Área foliar (A), e área foliar específica (B) em plantas de Açoita-cavalo.....	48
Figura 18 – Massa fresca de folha (A), massa seca de folha (B), massa fresca de caule (C), e massa seca de caule (D) de Açoita-cavalo nas épocas de coletas.	49
Figura 19 – Massa fresca (A), massa seca (B) e volume (C) de raiz de Açoita-cavalo nas épocas de coletas.	50
Figura 20 – Teor de clorofila e carotenóide na primeira (A), segunda (B) e terceira (C) coleta de plantas de Açoita-cavalo.....	52
Figura 21 - Taxa assimilatória líquida em função do tempo em plantas de Açoita-cavalo.....	53
Figura 22 - Condutância estomática em função do tempo de Açoita-cavalo.	55

Figura 23- Taxa de transpiração em função do tempo em plantas de Açoita-cavalo.....	56
Figura 24 - Concentração interna de CO ₂ em função do tempo em plantas de Açoita-cavalo.	57
Figura 25 - Eficiência no uso da água em função do tempo em plantas de Açoita-cavalo.	58
Figura 26 - Incremento mensal em h e em d (A, B), incremento com relação a h e ao d inicial (C, D), de plantas de Cabreúva.....	61
Figura 27 – Número de folhas de plantas de Cabreúva.....	62
Figura 28 - Área foliar (A) e área foliar específica (AFE) de Cabreúva.	63
Figura 29 – Massa fresca de folha (A), massa seca de folha (B), massa fresca de caule (C), e massa seca de caule (D) de Cabreúva nas épocas de coletas.....	65
Figura 30 – Massa fresca (A), seca (B) e volume (C) de raiz de Cabreúva nas épocas de coletas.	66
Figura 31 – Teor de clorofila e carotenóide na primeira (A), segunda (B) e terceira (D) coleta de plantas de Cabreúva.....	67
Figura 32 - Taxa assimilatória líquida em função do tempo em plantas de Cabreúva.....	69
Figura 33 Condutância estomática em função do tempo em plantas de Cabreúva.	71
Figura 34 -Concentração interna de CO ₂ em função do tempo em cada tratamento para plantas de Cabreúva.	73
Figura 35 - Eficiência no uso da água em função do tempo em cada tratamento em plantas de Cabreúva.....	74

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

ATP: Adenosina trifosfato

NADP: Nicotinamida Adenina Dinucleotídeo Fosfato.

NADPH: Nicotinamida Adenina Dinucleotídeo Fosfato + Hidrogênio.

PAR: Radiação Fotossinteticamente Ativa (400 a 700 nm).

RDB: Ribulose Difosfato

°C: Graus Celsius

m: Metro

mm: Milímetro

UR: Umidade Relativa do Ar.

T_{máx}: Temperatura Máxima.

T_{mín}: Temperatura Mínima.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 OBJETIVOS	14
2.1 OBJETIVO GERAL.....	14
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
3. REVISÃO DE LITERATURA	15
3.1 PROPRIEDADES E NATUREZA DA LUZ.....	15
3.2 O ESPECTRO DE LUZ	15
3.3 ENTRADA DE ENERGIA NO SISTEMA TERRA-ATMOSFERA: PROCESSOS RADIATIVOS E DE TROCA DE MASSA E ENERGIA COM AS PLANTAS	16
3.4 IMPORTÂNCIA DA LUZ PARA OS VEGETAIS	18
3.5 AS ESPÉCIES ESTUDADAS: <i>Myrocarpus frondosus</i> ALLEM. E <i>Luehea divaricata</i> MART. & ZUCC.....	22
3.6 IMPORTÂNCIA DO CO ₂ PARA OS VEGETAIS E OS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS.....	23
3.7 A FOTOSSÍNTESE.....	24
3.8 O EFEITO DOS NÍVEIS DE SOMBREAMENTO NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO VEGETAL	26
4. MATERIAL E MÉTODOS	29
4.1 ÁREA DE ESTUDO	29
4.2 COLETA E ANÁLISE DE DADOS.....	34
4.3 AVALIAÇÕES FISIOLÓGICAS	37
4.4 ESTATÍSTICA.....	40
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	42
5.1 AÇOITA-CAVALO	42
5.2 CABREÚVA	59
6. CONCLUSÃO	75
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76

1 INTRODUÇÃO

O crescimento dos vegetais depende da interação de elementos bióticos, como a associação das raízes com fungos micorrízicos que retiram elementos para a planta em troca de açúcar, e fatores abióticos, como a temperatura e a luz, sendo que o suprimento inadequado de algum destes fatores pode acarretar limitações no crescimento das plantas.

Por se tratar de uma fonte primária de energia, relacionada à fotossíntese, a luz exerce relevante influência no crescimento inicial das plantas, bem como para os mecanismos de regeneração e de crescimento existindo uma grande diversidade de respostas das plantas, no que tange o fator luz a qual estão expostas. Assim, estudos que mostrem o comportamento morfo-fisiológico da planta em resposta a esse fator são importantes e contribuem para o conhecimento do grau de tolerância e intolerância das espécies à disponibilidade de luminosidade, elemento essencial para a fotossíntese.

Sendo assim, o entendimento da fisiologia de espécies florestais, bem como a dinâmica vegetal e suas interações com os fatores ambientais são de grande importância para a elaboração de técnicas de manejo, domesticação de plantas, florestamento e reflorestamento. Sabe-se que o crescimento das plantas está diretamente ligado aos fatores microclimáticos (ALMEIDA, 2007), como a radiação incidente. Esta é a fonte primária de energia que exerce relevante papel para o desenvolvimento da vida na Terra, influenciando diretamente os vegetais, pois afeta os níveis de fotossíntese, impondo ou não limites para o crescimento e produção vegetal (SANTOS, 2005).

A entrada de luz no interior da floresta, em razão da queda de árvores senescentes ou de outro distúrbio, culminará na formação de clareiras, privilegiando espécies que conseguem se desenvolver com alta luminosidade, em detrimento de espécies que possuem esta capacidade em condições de sombra, as quais possuem mecanismos fotossintéticos que se ajustam a esse ambiente.

O crescimento da árvore pode ser definido como o aumento das dimensões – diâmetro, altura, área basal, volume, biomassa e outros - de uma ou mais plantas, em um dado período de tempo. Este depende de fatores como a disponibilidade dos recursos ambientais como luz,

água, nutrientes, espaço físico, tamanho e constituição genética da árvore bem como sua história de desenvolvimento, cada um destes podendo afetar sozinho ou em conjunto o crescimento (CORRÊA et al., 2010).

A adaptação das espécies florestais ao sombreamento pode ocorrer de duas formas: aumento da área foliar, de forma que minimize o uso de metabólitos, e decréscimo na quantidade de luz transmitida e refletida (FERREIRA, 2001). A plasticidade adaptativa a diferentes graus de radiação solar depende do reajuste do aparelho fotossintético, de modo a garantir maior eficiência na conversão da energia radiante em carboidratos e, conseqüentemente, maior crescimento, sendo que a magnitude do efeito do sombreamento depende do estágio de crescimento da planta e da interação dos efeitos de sombreamento com a temperatura e umidade relativa do ar (LÁZARO, 2007).

O crescimento das plantas está diretamente relacionado à energia solar, cujo fluxo mantém a vida na Terra. Por meio do processo fotossintético, a energia radiante é fixada em energia química potencial. Assim, não se trata somente de uma fonte de energia, como também de um estímulo que governa o desenvolvimento da planta. Portanto, a luz é um recurso crítico para plantas, que pode limitar o crescimento e a reprodução destas (LARCHER, 2000).

Nesse sentido, conhecer o comportamento ecofisiológico de plantas em resposta ao fator luz é importante não só para a produção de mudas de qualidade em viveiro, como também é essencial para o sucesso no estabelecimento das mesmas.

Assim, a análise de crescimento e comportamento morfofisiológico de espécies vegetais, torna-se parâmetro utilizado para avaliar o grau de tolerância das mesmas a diferentes condições de luz no ambiente, sendo importante estabelecer o nível de sombreamento que propicie melhores condições para o crescimento das espécies estudadas.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Determinar o crescimento e o comportamento morfo-fisiológico de plantas submetidas à diferentes níveis de sombreamento, visando estabelecer condições ideais de luminosidade para o crescimento inicial de *Myrocarpus frondosus* Allem., (Fabaceae) e *Luehea divaricata* Mart. & Zucc. (Malvaceae).

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Verificar para as duas espécies florestais, se os diferentes níveis de sombreamento influenciam:

1. O crescimento em altura e diâmetro do caule;
2. A área foliar e área foliar específica;
3. O teor de matéria fresca e seca;
4. O volume de raízes;
5. O número de folhas em função do tempo e o número de brotos;
6. O teor de clorofilas e de carotenóides;
7. A taxa assimilatória líquida, condutância estomática, transpiração, concentração interna de CO₂ e eficiência no uso da água.
8. Relacionar as variáveis de crescimento com variáveis climáticas.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1 PROPRIEDADES E NATUREZA DA LUZ

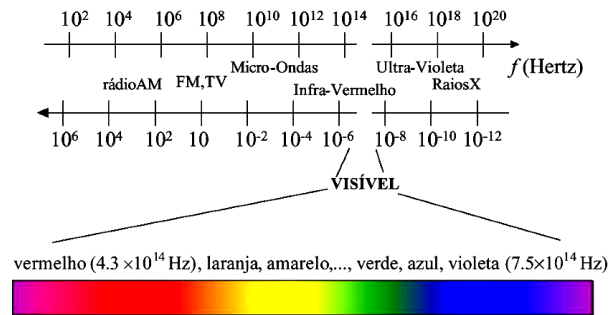
A luz solar é definida como uma onda eletromagnética, isto é, constituída de campos elétricos e magnéticos oscilantes que se propagam com velocidade constante (c) no vácuo, possuindo características tanto de partícula quanto de onda (OKUNO, 1982). Uma onda é caracterizada pela distância entre picos sucessivos (comprimento de onda), o número de picos que passam por um ponto em um dado intervalo de tempo (frequência). A luz também comporta-se como uma partícula. A partícula de luz denomina-se fóton. Cada fóton contém uma quantidade de energia chamada de *quantum* (no plural *quanta*) que são “pacotes” de energia da luz (ANGELOCCI, 2002).

3.2 O ESPECTRO DE LUZ

A palavra espectro, do latim *spectrum* (fantasma ou aparição), foi primeiramente empregada por Isaac Newton, em 1671, para descrever a imagem, semelhante a um arco-íris, formada na parede de um quarto escurecido, ao interpôr um prisma à trajetória de um feixe de luz através de um pequeno orifício na cortina (HALLIDAY, 2007).

Para James Clerk Máxwell (1831-1879) “a luz é uma parte pequena de um espectro de radiação, amplo e contínuo, o espectro eletromagnético”. Sendo que o espectro eletromagnético é definido por Hewtt (2002) como a faixa fixa das ondas eletromagnéticas (Figura 1).

Figura 1 - O espectro eletromagnético.



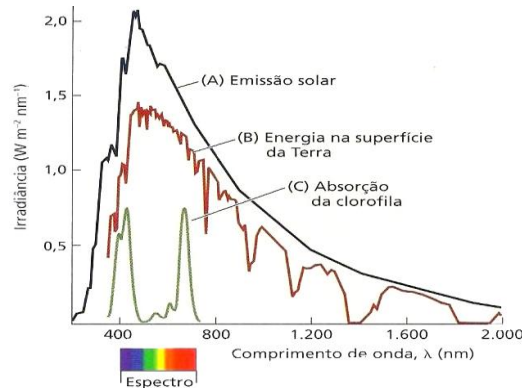
Fonte: www.tecgraf.puc-rio.br

3.3 ENTRADA DE ENERGIA NO SISTEMA TERRA-ATMOSFERA: PROCESSOS RADIATIVOS E DE TROCA DE MASSA E ENERGIA COM AS PLANTAS

Corpos com temperatura acima do zero absoluto (0 K) emitem energia, sendo a radiação emitida uma função do comprimento de onda: $E_{\lambda} = 2hc^2 / \lambda \exp(c/h/k\lambda T_0 - 1)$ – Lei de Planck; onde T_0 é a temperatura do corpo, h é a constante de Planck e c é a velocidade da luz. Assim, para um mesmo comprimento de onda, a emissão é maior para maiores valores de temperatura. A relação de E_{λ} com a temperatura é tal que a emissão espectral pode ser expressa graficamente em uma única curva na qual devem ser ajustados apenas os eixos apropriadamente. Quando a energia de determinado comprimento de onda incide (I_{λ}) sobre uma substância, esta pode ser transmitida (T_{λ}), refletida por sua superfície (R_{λ}) ou absorvida (A_{λ}), de forma que a conservação de energia pode ser expressa como, $I_{\lambda} = T_{\lambda} + R_{\lambda} + A_{\lambda}$ (ANGELOCCI, 2002).

Na Figura 2 pode-se observar o espectro de absorção da clorofila *a* que indica, aproximadamente, a porção da radiação solar emitida e a porção dessa energia que é utilizada pelas plantas.

Figura 2 - Espectro solar, a densidade de energia chega à superfície da Terra e sua relação com o espectro de absorção da clorofila.



Fonte: Taiz e Zeiger, 2013.

O espectro de absorção fornece informações sobre a quantidade de energia luminosa captada ou absorvida por uma molécula ou substância, em função do comprimento de onda da luz (TAIZ; ZEIGER, 2013). A maioria dos pigmentos absorve apenas determinados comprimentos de onda e transmite ou reflete os comprimentos de onda que eles não absorvem (RAVEN, 1936).

Sob o ponto de vista físico, as trocas de massa entre as plantas e a atmosfera ocorrem devido à diferença de concentração das substâncias envolvidas, como vapor d'água e dióxido de carbono, entre o ar turbulento e o interior da folha. Os componentes atmosféricos apresentam propriedades de espalhamento, e de absorção de radiação eletromagnética de ondas curtas, bem como a absorção de ondas longas emitidas principalmente pelos corpos naturais na Terra. O espalhamento ou difusão de energia radiante é realizado pelos gases e partículas do ar, denominado difusão seletiva, quando a interação da radiação ocorre com as moléculas gasosas de diâmetro muito pequeno, sendo seletiva porque a maior eficiência desse processo ocorre em comprimentos de onda dentro da faixa do azul e do violeta. A difusão não-seletiva ocorre na interação com partículas atmosféricas maiores, como poeira, e todos os comprimentos de onda na faixa do visível podem ser espalhados. A água e o dióxido de carbono absorvem na faixa de ondas curtas e ondas longas, enquanto o metano e o óxido nítrico absorvem na banda do infravermelho termal (ANGELOCCI, 2002).

3.4 IMPORTÂNCIA DA LUZ PARA OS VEGETAIS

A luz solar, sobretudo a radiação fotossinteticamente ativa, influi diretamente na vida dos vegetais, sendo capaz de impor ou não limites de crescimento e desenvolvimento (SANTOS, 2005; ALMEIDA, 2007). A fotossíntese envolve reações com absorção de energia radiante a qual é direcionada para um centro de reação, onde se inicia uma série de reações de oxirredução que transformam a luz capturada em ligações químicas energéticas de compostos, como nucleotídeo de piridina reduzido (NADPH) e o trifosfato de adenosina (ATP), (ANGELOCCI, 2002).

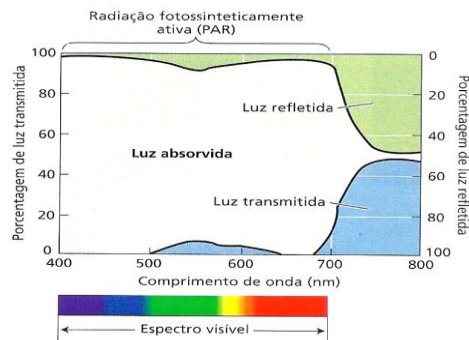
A luz que chega até à planta é um fluxo que pode ser medido em unidades de energia ou fótons. Irradiância é o momento de energia que incide sobre um sensor plano de área conhecida, por unidade de tempo, sendo expressa por Watts por metro quadrado ($W \cdot m^{-2}$) (RAVEN, 1936). A irradiância de fótons é então o número de *quanta* incidentes que atingem a folha, expressa em moles por metro quadrado por segundo ($mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), onde moles refere-se ao número de fótons. A energia de um fóton está relacionada com seu comprimento de onda, conforme a equação $E = h \cdot c / \lambda$. A partir dessa equação pode ser demonstrado que um fóton a 400 nm tem duas vezes mais energia que um fóton a 800 nm.

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR, 400 a 700 nm), pode também ser expressa em termos de energia ($W \cdot m^{-2}$), no entanto é comumente expressa em quanta ($mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) (TAIZ; ZEIGER, 2013). A luz solar inicialmente pode atingir a superfície foliar plana, em diversos ângulos, dependendo do período do dia e da orientação da folha. Em um dia ensolarado, sob a luz solar direta, a irradiância PAR é de aproximadamente $2.000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, que corresponde a $900 W \cdot m^{-2}$ no topo de um dossel florestal denso, porém de apenas $10 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, cerca de $4,5 W \cdot m^{-2}$ na parte inferior da floresta, por causa da absorção PAR pelas folhas dispostas no estrato superior (RAVEN, 1936).

Dos $1,3 KW \cdot m^{-2}$ de energia radiante do Sol que alcança a Terra, menos de 5% dessa energia é finalmente convertida em carboidratos pela folha fotossintetizante, em decorrência de mais ou menos a metade de luz incidente ter um comprimento de onda ora muito curto ou longo para ser absorvido pelos pigmentos fotossintéticos. Da radiação fotossinteticamente ativa absorvida, cerca de 15% é refletida ou transmitida através da folha verde. Como a

clorofila absorve fortemente nas regiões do azul e do vermelho, as luzes transmitidas ou refletidas são amplamente enriquecidas em verde (Figura 3), (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Figura 3 - A luz verde é transmitida e refletida na faixa de 500 a 600 nm, conferindo cor verde as folhas.



Fonte: Taiz e Zeiger, 2013

A energia luminosa que chega até às plantas é convertida em energia química nos cloroplastos por meio de unidades funcionais chamadas de fotossistemas. A luz absorvida é utilizada para impulsionar a transferência de elétrons por uma série de compostos que atuam como doadores e aceptores desses elétrons (TAIZ; ZEIGER, 2006).

Em última análise, a maioria dos elétrons reduz NADP^+ (nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato) a NADPH (nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato + hidrogênio) e oxida água (H_2O). A energia luminosa é ainda utilizada para gerar a força motora de prótons através da membrana do tilacóide, a qual será utilizada para formar a adenosina trifosfato (ATP).

Assim, dentre os fatores físicos do ambiente, a luz desempenha papel relevante na regulação da produção primária, contribuindo de forma efetiva para o crescimento das plantas, podendo-se inferir o grau de adaptabilidade da planta à baixa disponibilidade de luz quantificando o crescimento (VILELA; RAVETTA, 2000).

Desta forma, o comportamento morfo-fisiológico de uma planta depende diretamente de fatores ambientais, além de fatores genéticos, que atuam sobre o crescimento. A

quantidade de radiação solar que atinge uma planta é um fator que irá indicar os limites de intensidade dos processos fisiológicos, como fotossíntese, respiração, transpiração e uso de água e nutrientes, os quais influenciam a produtividade biológica e econômica da cultura (LÁZARO, 2007).

As espécies vegetais tendem a adaptar-se às variações de intensidade de luz no ambiente. Tal adaptação depende do ajuste de seu aparelho fotossintético, de maneira que a radiação luminosa ambiental seja utilizada de forma mais eficiente pelo vegetal, o que refletirá no crescimento (CASTRO; ALVARENGA, 2002).

Esta adaptação varia com a espécie vegetal. Em estudos da capacidade fotossintética das folhas, Costa; Magalhães (2006) verificaram seu aumento com o incremento da irradiação, enquanto que algumas plantas da família Leguminosae se tornaram saturadas ao redor de 50% de luz solar incidente direta.

A maioria dos pigmentos absorvem apenas certos comprimentos de onda e transmitem ou refletem os comprimentos de onda que eles não absorvem. As clorofilas, são os pigmentos que tornam as folhas de cor verde, absorvendo a luz principalmente nos comprimentos de onda do violeta, azul, e vermelho e refletindo a luz verde, por isso, as plantas clorofiladas mostram-se verdes (RAVEN, 1936).

Os pigmentos fotossintetizantes são responsáveis por absorverem a luz que impulsiona a fotossíntese. Dentre eles estão as clorofilas *a* e *b*, que são mais abundantes em plantas verdes, sendo que o tipo *a* é mais amplamente distribuído; e os carotenóides, que em sua totalidade são moléculas lineares com múltiplas cadeias duplas conjugadas. A clorofila *a* está presente em todos os eucariotos fotossintetizantes e nas cianobactérias, e absorve luz principalmente nas porções vermelha (660 nm) e azul (430 nm) do espectro. Os carotenóides são encontrados em todos os organismos fotossintéticos (com exceção em mutantes incapazes de sobreviver fora dos laboratórios). Eles constituem as membranas dos tilacóides e estão associados aos pigmentos proteicos das antenas e dos centros de reação (RAVEN, 1936; TAIZ; ZEIGER, 2013).

Quando ocorre a absorção de luz pelas moléculas de clorofilas, os elétrons são temporariamente impulsionados a um nível energético maior, chamado de estado excitado (ALVES, 2004), e a medida que os elétrons retornam para seu estado de energia mais baixa ou

estado basal, a energia é liberada em quatro possíveis caminhos.

A primeira possibilidade consiste na energia ser convertida em calor, liberada em forma de fótons de menor energia conhecida como fluorescência. A segunda, ocorrer a transferência da molécula de clorofila excitada para uma molécula de clorofila vizinha, excitando essa segunda molécula, permitindo que a primeira retorne para o estado basal (transferência de energia por ressonância). O próprio elétron com alta energia pode ser transferido para uma molécula vizinha, a qual faz parte de uma cadeia transportadora de elétrons, deixando um vazio eletrônico (buraco de elétron) na molécula de clorofila excitada, de modo que essa possibilidade resulta na oxidação da molécula de clorofila e na redução de um receptor de elétrons (RAVEN, 1936).

A distribuição de elétrons na molécula excitada difere da distribuição na molécula em estado base. A absorção da luz azul excita a clorofila a um estado energético mais elevado do que absorção da luz vermelha, pelo fato da energia dos fótons ser maior quando seu comprimento de onda são mais curtos. No estado de maior excitação, a clorofila é extremamente instável, sendo que qualquer processo que capture sua energia deve ser extremamente rápido (TAIZ; ZEIGER, 2013).

A energia luminosa é absorvida pelas moléculas de clorofila para a fotossíntese, no entanto, parte da luz absorvida é perdida como calor ou emissão da fluorescência. A fluorescência que é medida na temperatura do ambiente provém quase que exclusivamente das clorofilas associadas às antenas do PSII. No entanto, a fluorescência da clorofila do PSII é muito variável, sendo influenciada pelo estado fisiológico do vegetal (TAIZ; ZEIGER, 2006).

Um fóton de 670 nm, no espectro de absorção de luz vermelha, contém energia suficiente para molécula de clorofila atingir o primeiro estado excitado. A molécula de clorofila excitada é estável por 10^{-9} s. Os estados excitados que são formados pela absorção da luz podem decair por quatro processos: conversão de energia de excitação em energia fotossintética, que requer a transferência de energia para o centro de reação e subsequente transporte de elétrons seguido de interação com o PSI; formação de estado tripleto e processos não radiativos como liberação de calor e fluorescência (ROMANO, 2001).

A emissão de fluorescência fornece informações sobre os processos fotoquímicos do PSII. Sob condições de baixa luz, aproximadamente 95% dos fótons absorvidos são usados na

fotoquímica, 4,5% são transformados em calor e 0,5% são reemitidos como luz fluorescente (RAVEN, 1936). No entanto, em situações de estresse, excesso de luz por exemplo, a proporção de energia destinada à fluorescência pode ser maior, acarretando menos produção de biomassa.

3.5 AS ESPÉCIES ESTUDADAS: *Myrocarpus frondosus* ALLEM. E *Luehea divaricata* MART. & ZUCC.

Pertencente a família Fabaceae e conhecida vulgarmente como cabreúva, a *Myrocarpus frondosus* Allem., é uma das espécies florestais mais conhecida do sul do Brasil. Isso se deve à utilização de sua madeira para diversos fins, como mourões, dormentes, vigas para pontes, além da utilização como revestimento decorativo em lambris e painéis. Assim, como muitas outras espécies nativas a cabreúva não apresenta silvicultura definida, necessitando de pesquisas para a definição de parâmetros de produção (CARVALHO, 1994). Por apresentar madeira de boa qualidade, foi largamente explorada, levando a sua escassez atual.

A cabreúva é uma árvore caducifólia, com 10 a 25 m de altura e 30 a 60 cm de DAP, podendo atingir até 35 m de altura e 100 cm de DAP, na idade adulta. Apresenta tronco de seção cilíndrica a irregular, reto a pouco inclinado. Fuste de até 15 m de comprimento (EMBRAPA, 2014). É espécie secundária tardia, passando a clímax, que segundo Lorenzi (2002), aparece como espécie emergente do dossel superior na floresta primária. Contudo, não apresenta regeneração neste ambiente, regenerando naturalmente em áreas abertas, sendo observada em capoeiras e matas secundárias.

A *Luehea divaricata* Mart. & Zucc. pertencente a família Malvaceae, é conhecida vulgarmente como Açoita-cavalo. É uma árvore que pode atingir 20 a 25 m de altura e diâmetro de 50 a 80 cm à altura do peito. Apresenta tronco geralmente tortuoso e nodoso, comumente curto de 4 a 6 m de comprimento. No interior da floresta densa pode formar troncos quase retos e bastante altos. Possui madeira moderadamente pesada, de cor clara, com boa trabalhabilidade e acabamento delicado. A madeira é indicada para confecção de

estruturas de móveis, principalmente em peças torneadas, é de baixa durabilidade natural, mas de boa permeabilidade ao tratamento preservativo (REITZ et al., 1988). Segundo esses mesmos autores, considerando seu habitat natural e sua vitalidade como espécie pioneira e heliófita, pode ser reflorestada em campo aberto e em populações puras; contudo ao ser exposta à luz direta, é possível que ramifique de modo muito precoce, não desenvolvendo suficientemente o tronco e o fuste.

Assim, conhecer o comportamento ecofisiológico das plantas de *Myroscarpus frondosus* (Fabaceae) e *Luehea divaricata* (Malvaceae) em respostas a luz é importante para a produção de mudas de qualidade em viveiro e essencial para o sucesso no estabelecimento das mesmas quando transplantadas para o campo ou mesmo em regeneração natural. Trabalhos relacionando o efeito da luminosidade nestas espécies florestais, com as avaliações de crescimento e de fisiologia como proposto neste trabalho, não foram encontrados na literatura.

3.6 IMPORTÂNCIA DO CO₂ PARA OS VEGETAIS E OS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

As florestas tropicais desempenham importante papel no ciclo terrestre global do carbono, responsável por 32% a 36% da produtividade primária líquida terrestre. Com aproximadamente 250 milhões de hectares e cerca de 30% do estoque global de carbono vegetal (VIEIRA, 2003).

A produtividade de um ecossistema florestal pode ser expressa pela taxa de energia radiante convertida pela atividade fotossintética em substâncias orgânicas. A produtividade está relacionada diretamente com o consumo de dióxido de carbono, uma vez que este é o elemento que movimenta o processo de absorção das plantas. A assimilação do CO₂ ocorre através de uma absorção passiva por meio dos estômatos das folhas, cuja abertura é regulada principalmente pela intensidade de luz, pelo regime hídrico interno da planta, quantidade de nitrogênio disponível nas folhas para atividade enzimática e clorofila que estão envolvidas neste processo (ODUM, 1983).

Os teores de clorofilas e carotenóides nas folhas são utilizados para estimar o potencial fotossintético das plantas, pela sua ligação direta à absorção e transferência de energia luminosa e ao crescimento e adaptação a diversos ambientes. Porquanto, eficiência fotossintética também está ligada ao teor de clorofila das plantas, afetando o crescimento e a adaptabilidade das mesmas aos diversos ambientes. Logo, o teor de clorofila nas folhas é um indicador do nível de dano que determinado estresse pode causar à planta. Assim, pigmentos foliares podem ainda ser utilizados como parâmetros indicativos de estresse nas plantas (REGO; POSSAMAI, 2006; CODOGNOTTO et al., 2002).

Quanto maior o teor de clorofila nas folhas, maior será o esverdeamento, uma vez que as clorofilas proporcionam a cor verde às plantas devido à baixa absorção de luz na região do espectro eletromagnético correspondente a esta cor, enquanto apresentam forte absorbância na região espectral do vermelho (BROGE; LEBLANC, 2001).

Em pesquisa com plantas, é comum a determinação do conteúdo de clorofila, sendo tradicionalmente utilizadas técnicas destrutivas para sua determinação, utilizando protocolos de laboratório, consumo de reagentes e leituras dos comprimentos de ondas em equipamentos sofisticados (BERG et al., 2002; TUCKER, 1977).

3.7 A FOTOSSÍNTESE

Dentre os fatores físicos ambientais, a luz desempenha papel proeminente na regulação primária, assim, contribuindo efetivamente no crescimento das plantas (VILELA; RAVETTA, 2000), sendo a fotossíntese o processo pelo qual plantas e microrganismos convertem energia luminosa em energia biológica, produzindo carboidratos. É por meio desse processo que praticamente toda energia entra em nossa biosfera, onde a cada ano, mais de 250 bilhões de toneladas de açúcar são produzidos na natureza por organismos fotossintetizantes (RAVEN, 1936).

A intensidade luminosa a qual plantas são submetidas, afeta o desenvolvimento vegetativo, pois exerce efeitos diretos sobre a fotossíntese, abertura estomática e síntese de clorofila (SESMA et al., 2009).

A fotossíntese é dividida em duas fases: *a* e *b*. A fase *a*, também chamada de fotoquímica, consiste na incidência da luz solar sob a clorofila *a*. Elétrons são liberados e recebidos pela plastoquinona - aceitor primário de elétrons. Estes elétrons passam por uma cadeia transportadora liberando energia utilizada na produção de ATP. Os elétrons com menos energia, entram na molécula de clorofila *a* repondo os liberados pela ação da luz (BLACKBURN, 1998a).

A energia luminosa absorvida pela clorofila é acumulada em elétrons que se tornam reativos, por este fato, escapam da molécula e são recolhidos por substâncias transportadoras de elétrons. Estes irão realizar a fotofosforilação - processo em que adiciona um fosfato rico em energia no ADP, que, dependendo da substância transportadora, poderá ser cíclica ou acíclica. Nos dois processos, os elétrons cedem energia, que é utilizada para a síntese de ATP através de fosforilação (BLACKBURN, 1998b).

A fotofosforilação acíclica está relacionada basicamente com a fotólise da água. Na fotofosforilação cíclica, o elétron sai da clorofila *a*, é captado pela ferredoxina e passa por transportadores de elétrons, havendo os cloroplastos liberação de energia, que será utilizada na síntese de ATP. Estes processos ocorrem simultaneamente nos cloroplastos. A fase de carboxilação ocorre no estroma dos cloroplastos e é nesta fase que se forma a sacarose, pela reação entre o gás carbônico atmosférico e um composto de 5 carbonos, a ribulose difosfato (RDP) funciona como suporte para a incorporação do CO₂ (BLACKBURN, 1998a).

O maior acúmulo de biomassa de uma espécie está diretamente ligado a capacidade da mesma em adaptar-se a diferentes condições de disponibilidade de luz, em função do ajustamento fisiológico para maior eficiência de conversão de energia, maior produção de carboidratos e maior crescimento (DOSSEAU et al., 2007).

3.8 O EFEITO DOS NÍVEIS DE SOMBREAMENTO NO CRESCIMENTO VEGETAL

A maior ou menor plasticidade adaptativa das espécies às diferentes condições de radiação solar depende do ajuste do seu aparelho fotossintético, de modo a garantir maior eficiência na conversão da energia radiante em carboidratos e, conseqüentemente, maior crescimento, pois o sucesso na adaptação de uma espécie em diferentes condições de radiação está relacionado com a eficácia e rapidez com que os padrões de alocação de biomassa e comportamento fisiológico são ajustados (VILELA; RAVETTA, 2000; CAMPOS; UCHIDA, 2002).

Crescimento é o resultado da atividade meristemática, tendo como consequência o alongamento (em altura) e engrossamentos (do diâmetro) de raízes, galhos e tronco, causando alterações no peso, volume e na forma da árvore, sendo que o crescimento apical de todas as partes das árvores é atribuído a atividade do meristema primário e o crescimento diamétrico, ao meristema secundário ou câmbio (FINGER, 1992).

A eficiência produtiva de cultivo de espécies depende das interações entre condições edafo-climáticas e os processos fisiológicos, que determinam o crescimento e a produtividade dos indivíduos em uma dada região (SYVERTSEN; LLOYD, 1994). O crescimento das plantas leva em conta o fato que, em média, 90% da matéria seca acumulada origina-se da atividade fotossintética, a qual pode ser afetada pela disponibilidade da radiação solar, e as demais atividades estão relacionadas com absorção de nutrientes do solo (ANDRADE et al., 2010).

Pode-se dizer que uma grande fração dos recursos energéticos do planeta resulta de atividade fotossintética. É durante a fotossíntese que a planta utiliza a energia solar para oxidar a água (liberando oxigênio) e para reduzir o dióxido de carbono, produzindo assim compostos carbonados, sobretudo açúcares. A complexa série de reações que resulta na redução do CO₂, inclui as reações nos tilacóides e as de fixação de carbono, sendo que é nos cloroplastos que a energia luminosa é convertida em energia química por meio dos fotossistemas (unidades funcionais). A energia luminosa é ainda utilizada para gerar a força

motora de prótons através da membrana do tilacóides, a qual será utilizada para formar Adenosina Trifosfato (ATP) (TAIZ; ZEIGER, 2013).

A fotossíntese é um dos processos fisiológicos mais sensíveis ao calor, visto que temperaturas entre 35 a 45 °C tendem a inibir a taxa fotossintética, ainda que as plantas apresentem consideráveis amplitudes entre suas temperaturas ótimas e seus limites toleráveis (BERRY; BJÖRKMAN, 1980). A capacidade fotossintética por unidade de área aumenta quando ocorre o aumento do número de cloroplastos e das enzimas fotossintéticas. Contudo, por haver mais biomassa em uma dada área, o aumento da capacidade fotossintética de folhas de alta luminosidade tem o custo de ter que capturar mais luz por unidade de biomassa em baixas irradiâncias (GERHARDT, 2010).

A intensidade luminosa pode ocasionar alterações modificativas e modulativas nas plantas, como na área foliar. A área foliar de um ecossistema é amplamente conhecida como um indicativo de produtividade, pois o processo fotossintético depende da interceptação da energia luminosa pelas folhas; assim, a superfície foliar de uma planta é a base do rendimento de um ecossistema. Como a fotossíntese depende da área foliar, o rendimento do ecossistema será maior quanto mais rápido a planta atingir o Índice de Área Foliar máximo – IAF, e quanto mais tempo a área foliar permanecer ativa (LARCHER, 2000).

A principal relação da área foliar na produção líquida deriva da interceptação da radiação fotossinteticamente ativa pelas folhas a qual pode aumentar ou diminuir a produção de uma planta (LOUSTAU et al., 2001). Um dos principais fatores que caracterizam o crescimento é a área foliar específica dada pela razão da área foliar (AF) pela massa seca da folha – MSF (RADFORD, 1967).

As plantas são capazes de se ajustar para maximizar a aquisição de luz mesmo em condição muito limitante, como a proporcionada pelo sombreamento natural, quanto a pleno sol (SILVA et al., 2007). Plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze., em resposta ao sombreamento, apresentaram maior investimento em altura, quando comparado com o ambiente a pleno sol, as quais investiram em crescimento dos ramos (FRANCO, 2007). Por outro lado, mudas de cumarú (*Dipterix odorata* (Aubl.) Willd. variaram o número de folhas ao longo do tempo sob diferentes sombreamentos, sendo a maior média encontrada no tratamento intermediário (UCHIDA; CAMPOS, 2000).

A intensidade luminosa pode ocasionar alterações nas plantas onde, em intensidades elevadas de luz as moléculas de clorofila estão passíveis de processos degradativos (foto-oxidação) (LARCHER, 2000; LÁZARO, 2007). Plantas cultivadas sob baixas intensidades de radiação, apresentam maiores teores de clorofilas por unidade de massa que a folhas de sol que investem menos nitrogênio por unidade de área, ocorrendo um aumento na capacidade fotossintética por unidade de área, pelo aumento do número de cloroplastos e de enzimas fotossintéticas (ALMEIDA, 2007; BOARDMAN, 1977).

Em folhas de plantas submetidas a altas luminosidades há maior taxa de degradação dos pigmentos clorofilados que em folhas submetidas à baixos níveis de luz, pois a energia cinética nas folhas com mais luz é maior, sendo diretamente proporcional a liberação de calor e a fotodegradação dos pigmentos clorofilados. Assim, plantas em ambientes com baixas luminosidades apresentam maior grau de esverdeamento das folhas, o que se deve a maior taxa de pigmentos clorofilados por unidade de área.

Assim, o crescimento das plantas pode refletir a habilidade de adaptação das espécies às condições de radiação do ambiente em que estão se desenvolvendo. Geralmente as características de crescimento são utilizadas para inferir o grau de tolerância ou de intolerância das espécies à baixa disponibilidade de luz.

Alguns estudos têm evidenciado a plasticidade fisiológica de espécies em relação à radiação fotossinteticamente ativa disponível, por meio de avaliações de crescimento inicial em relação a diferentes níveis de sombreamento.

Por isso, o estudo com níveis de sombreamento que simulem níveis de luminosidade em florestas, dando informações acerca do comportamento fisiológico das espécies em cada ambiente de luz são relevantes, para técnicas de manejo, domesticação de plantas, recuperação e restauração florestal; podendo aumentar a produtividade de alimentos, fibras, combustíveis e madeira, além de aproveitar melhor as áreas cultivadas.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDO

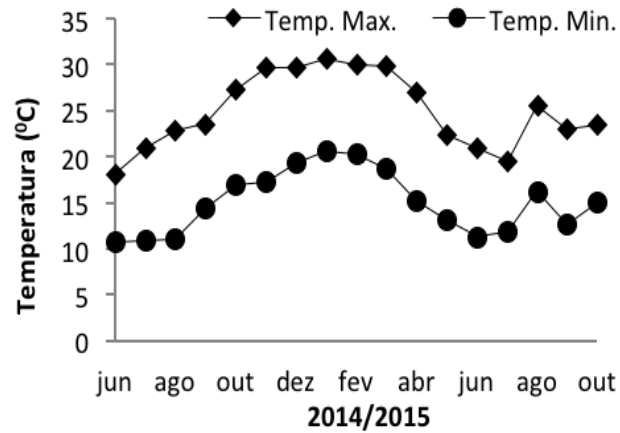
O trabalho foi realizado na casa de sombra e pleno sol, localizados no Laboratório de Manejo Florestal da Universidade Federal de Santa Maria – UFSM, situada na região central do Estado do Rio Grande do Sul, a uma latitude de 29° 41' 2'' (Sul) e longitude de 53° 48' 25'' (Oeste), com altitude média de 113 metros acima do nível do mar.

De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo Cfa, subtropical de clima temperado chuvoso, cuja temperatura média do mês mais quente é 24,8°C em janeiro e a temperatura média do mês mais frio, em julho, é 14,1°C. A precipitação média anual é de 1.769 mm.ano⁻¹ (MORENO, 1961).

Dados de temperaturas máximas e mínimas, precipitação, insolação e umidade relativa do ar no período de junho de 2014 a outubro de 2015 foram obtidos da estação meteorológica 83936 – Estação Santa Maria, A 803, do Instituto Nacional de Meteorologia, localizada em - 29.724960° S e -53.7204690° O a uma altitude de 103 metros.

As maiores médias mensais de temperaturas máximas (T_{máx.}) e mínimas (T_{mín.}) ocorreram nos meses de novembro de 2014 a março de 2015, com temperaturas variando de 30 a 31°C, enquanto que as menores ocorreram nos meses de junho (18°C), julho (21°C) e agosto (23°C) de 2014 e maio, junho e julho de 2015 com valores de 22, 21 e 19°C, respectivamente. As maiores médias da Temp. Mín. ocorreram nos meses de dezembro (19°C), janeiro (21°C), fevereiro (20°C) e março (19°C); já as menores temperaturas ocorreram nos meses de junho a agosto de 2014 com valores de 11°C e de maio a julho de 2015, com 13°C, 11°C e 12°C, respectivamente (Figura 4).

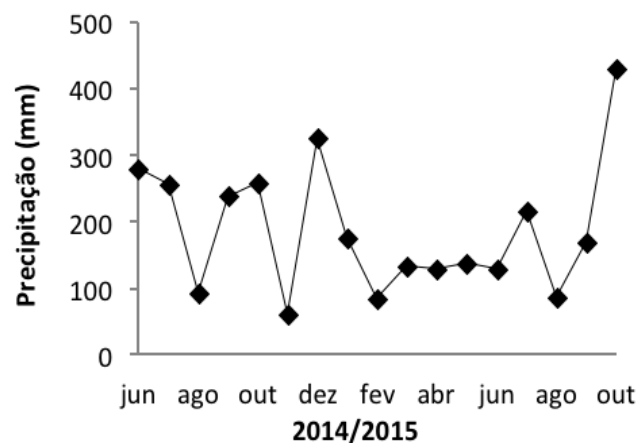
Figura 4 - Temperaturas máximas e mínimas em °C, de junho de 2014 a outubro de 2015.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

No ano de 2014, os maiores valores médios mensais de precipitação ocorreram em junho, com 270 mm e dezembro, 324 mm e os menores em agosto (92 mm) e novembro (60 mm). Em 2015 o maior valor médio mensal foi de 428 mm, enquanto que os menores ocorreram em fevereiro com 84 mm e agosto com 85 mm (Figura 5).

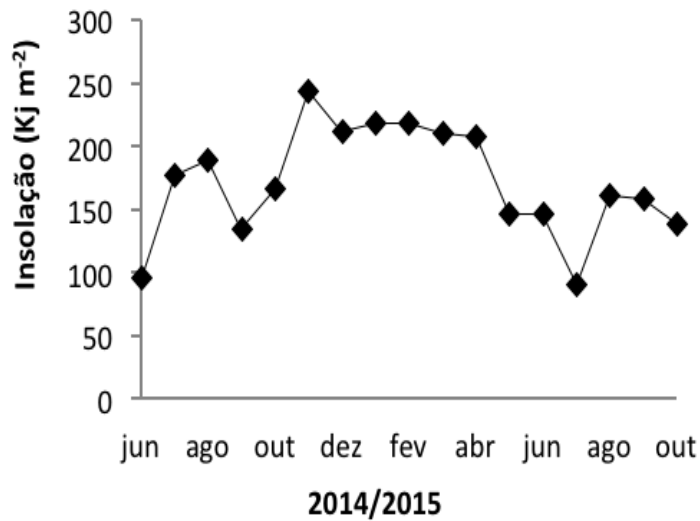
Figura 5 - Precipitação mensal em milímetros de junho de 2014 a outubro de 2015.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

A insolação ou irradiância, como também é conhecida, teve as maiores médias no fim das estação de primavera e no verão, com valores entre 200 a 250 KJ m⁻², nos meses de novembro a abril. Já as menores estiveram nos meses de junho (96 KJ m⁻²) de 2014 e julho (90 KJ m⁻²) de 2015, (Figura 6).

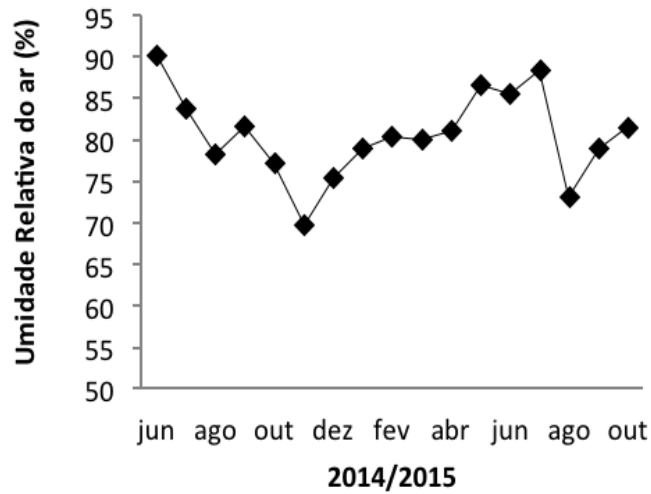
Figura 6 - Insolação mensal de junho de 2014 a outubro de 2015.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

A umidade relativa do ar – URA, teve pouca variação durante o período experimental. Os maiores valores médios ocorreram nos meses de junho de 2014, com 90 %, e nos meses de maio, 87 %, junho, 86% e julho com 88% em 2015. Enquanto que as menores ocorreram nos meses de novembro, 70%, em 2014 e agosto de 2015 com valor de 73% (Figura 7).

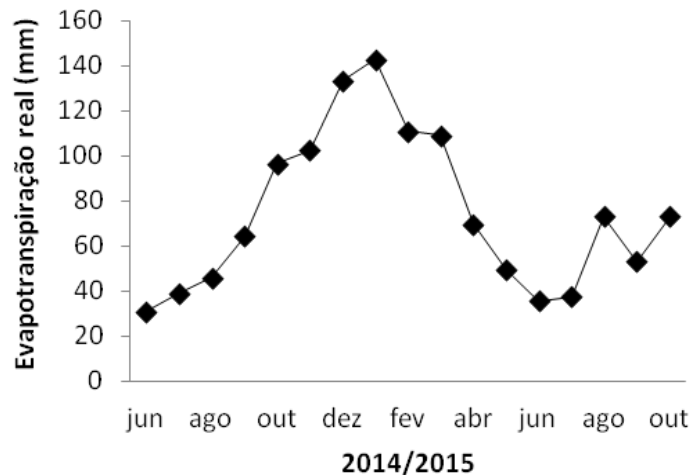
Figura 7 - Médias mensais de umidade relativa do ar de junho de 2014 a dezembro de 2015.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

Na evapotranspiração real dada em milímetro, as maiores médias foram no fim da primavera e se estenderam até o início do outono, tendo seu pico máximo durante a estação de verão onde também ocorre as maiores temperaturas máximas e mínimas. As menores médias ocorreram no inverno. Em agosto ocorreu um ligeiro aumento na evapotranspiração (Figura 8)

Figura 8 - Médias mensais de evaporação real de junho de 2014 a dezembro de 2015.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

As mudas de Açoita-cavalo e de Cabreúva foram adquiridas em maio de 2014 do viveiro florestal da Universidade de UNIJUÍ, no Rio Grande do Sul. As sementes de açoita cavalo foram coletadas na cidade de Cruz Alta/ RS e as sementes de Cabreúva, no Município Doutor Maurício/ RS, nas margens do Rio Uruguai, divisa com a Argentina. Ambas foram semeadas no mesmo ano, 2012 e produzidas em tubetes plásticos de 50 cm³. Os tubetes eram cônicos com 140 mm de comprimento e 32 mm de diâmetro. Para o transporte, as plantas foram embaladas em rocamboles plásticos separados por espécie (Figura 9).

Figura 9 - Plantas de *Myrocarpus frondosus* Allem. e *Luehea divaricata* Mart. & Zucc.



Fonte: Santos, A. S., 2014.

Para o estudo, selecionou-se mudas de sementes coletadas da mesma árvore-matriz, que apresentavam características de: dois anos e dois meses de idade e com alturas homogêneas. Ao chegarem à casa de vegetação, estas foram regadas e posteriormente transplantadas, aleatoriamente, para os recipientes de 20 L em cada tratamento (Figura 10).

Figura 10 – Mudanças de Açoita-cavalo logo após o transplante .



Fonte: Santos, A. S., 2014.

O solo utilizado nos recipientes foi do tipo Argissolo amarelo distrófico, horizonte A. As regas ocorreram duas vezes ao dia ou conforme a necessidade das plantas. Cada tratamento contou com sistema de irrigação, através de aspersores aéreos, a fim de completar o regime hídrico.

4.2 COLETA E ANÁLISE DE DADOS

As características avaliadas foram: altura da planta – h ; diâmetro do caule – d ; Área foliar – AF ; área foliar específica – AFE ; teor de massa seca – MSF , e massa fresca – MFF ; massa fresca de raiz – MFR e massa seca de raiz - MSR ; volume de raiz – $VolR$; massa fresca do caule - MFC e massa seca do caule - MSC ; número de folhas NF ; número de brotos (Açoita-cavalo) – NB ; teor de clorofila – Tcl , clorofila a , clorofila b e clorofila total; teor de carotenóide – $Carot.$; fotossíntese – A , condutância estomática – G_s , transpiração – E , e concentração interna de CO_2 – C_i , e eficiência no uso da água – EUA , dado pela razão da fotossíntese por transpiração:

$$EUA = A/E \quad (1)$$

As plantas foram submetidas a quatro tratamentos: o tratamento controle com 0% de sombreamento (pleno sol), e três níveis de sombreamento: 30%, 50% e 70%, produzido com telas polietileno, pretas. Em cada tratamento foram distribuídas aleatoriamente (quinze) plantas por espécie.

O experimento foi instalado em maio de 2014 e as medições iniciaram em junho, transcorrido um período de trinta dias para adaptação das plantas ao novo ambiente.

Mensalmente, entre junho de 2014 e outubro de 2015, cobrindo as quatro estações climáticas, foram medidas a altura das plantas com trena métrica graduada em centímetros e o diâmetro do caule com paquímetro digital, em milímetro (Figura 11).

Figura 11 - Medidas de altura (A) e medidas de diâmetro (B).



Fonte: Santos, A. S., 2014.

A posição de medição do diâmetro foi previamente marcada nas plantas a altura de 2 cm do nível do solo (com marcador permanente, próprio para madeira), para garantir medições no mesmo ponto. Na ocorrência de irregularidade, com nós ou bifurcações, a marcação foi desviada para cima em posição mais próxima possível do padrão pré-

determinado. Também, mensalmente, foram contados os números de folha – NF, e o número de brotos – NB (em Açoita-cavalo), em cada tratamento.

Os parâmetros de biomassa, massa fresca e seca de folha, caule e raízes, e volume de raízes, área foliar e área foliar específica, extração de pigmentos fotossintéticos: clorofila *a* e *b*, e carotenóides foram determinados em materiais coletados em três épocas, sendo estas: 6, 11 e 17 meses após o período inicial de adaptação, junho de 2014.

Em cada época foram selecionadas 5 plantas de cada tratamento e espécie que tinham altura próxima da altura média do tratamento. Destas foi colhida uma folha da parte mediana da copa com característica de maturidade e bom estado fitossanitário, totalizando 5 folhas por espécie e tratamento. Estas folhas foram envolvidas em papel alumínio, colocadas em nitrogênio líquido ainda na casa de vegetação para evitar a desidratação e degradação da clorofila e imediatamente levadas ao laboratório e armazenadas em freezer a -80°C , até a realização das extrações dos pigmentos.

As demais folhas de cada planta foram coletadas e colocadas em sacos de papel individuais, identificados por planta e tratamento. Após as coletas foram retiradas do solo com a solubilização com água evitando a perda de raízes.

Imediatamente foi separado o caule das raízes com corte realizado junto ao ponto de inserção da primeira raiz.

As raízes de cada uma das cinco plantas por tratamento tiveram seu volume determinado pelo princípio de Arquimedes (Princípio do líquido deslocado), com auxílio de uma proveta. Para determinação do VolR, as raízes foram lavadas em água corrente, em seguida colocadas em um proveta com volume de água predeterminado, sendo possível verificar o volume da raiz – VolR, por meio da diferença entre o volume final (V_f) e o volume inicial (V_i), de água no recipiente:

$$\text{VolR} = V_f - V_i \quad (2)$$

A seguir, as raízes foram secas em papel toalha e armazenadas em sacos de papel, identificados por tratamento e número de plantas, e pesados em balança analítica para

determinação da massa fresca. O mesmo procedimento de pesagem foi realizado com os caules, brotos e folhas das plantas.

Paralelo a pesagem, as folhas coletadas foram escaniadas para determinação da AF em metros quadrados (e posteriormente AFE), por meio de imagens digitalizadas em scanner e uso do software DDA digital. A AFE foi dada pela razão de AF por MSF em cm^2g^{-1} :

$$\text{AFE} = \text{AF}/\text{MSF} \quad (3)$$

O Determinador Digital de Áreas (DDA) versão 1.2 é um software gratuito, desenvolvido em linguagem Delphi, no Campus Santo Augusto do Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia Farroupilha. Junto ao Delphi é utilizado um objeto nativo a esse ambiente de programação, chamado Canvas, possibilitando a manipulação de grande quantidade de imagens. Dessa forma, o DDA gera vários vetores, um para cada linha, conseguindo, através de processamento paralelo (threads), ler várias linhas ao mesmo tempo. As imagens são adquiridas em *scanner*, que gera um arquivo de imagens únicas ou vários arquivos de imagens com as áreas a serem medidas. As imagens lidas são salvas como monocromática, ou preta e branca, tipo BITMAP (*.bmp) (FERREIRA et al., 2008).

A seguir, os sacos contendo raízes, folhas e caules foram secos até obtenção de massa constante a temperatura de 65°C quando foram determinados a massa seca.

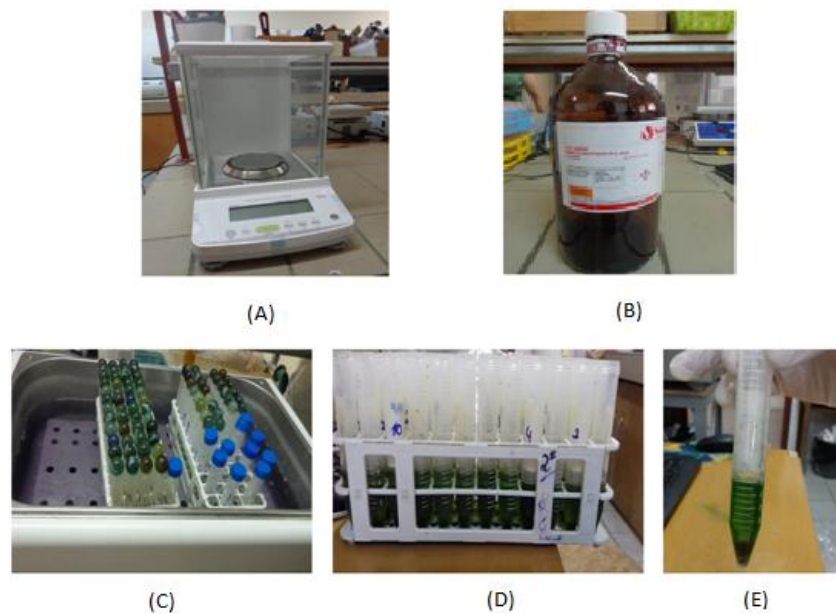
Apenas Açoita-cavalo apresenta a característica de emissão de brotos laterais na base da planta, cujo número tende a aumentar com a falta de competição lateral e aumento da luminosidade nesta porção.

4.3 AVALIAÇÕES FISIOLÓGICAS

Com as amostras retiradas aos 6, 11 e 17 meses foram determinados o conteúdo de clorofilas e carotenóides em amostras frescas de folhas maceradas, com auxílio de nitrogênio líquido. Do macerado foram retirados 0,05g de amostra e incubadas a 65°C com

dimetilsulfóxido (DMOS) até a remoção completa dos pigmentos (HISCOX; ISRAELSTAM, 1979). Após a remoção completa da clorofila, as amostras foram duplicadas e lidas individualmente nos comprimentos de ondas referentes as clorofilas e aos carotenóides (Figura 12).

Figura 12 - Pesagem do material (A), reagente utilizado (B), banho-maria (C), pigmentos extraídas para realizar as leituras (D, E).



Fonte: Santos, A. S., 2014.

As absorbâncias das soluções foram medidas em espectrofotômetro (Clem E-205D) a 663, 645 e 470 nm para clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóide, respectivamente, sendo estimados usandas as equações de Lichtenthaler (1978):

- Clorofila *a* (mg.gFW⁻¹)

$$Cla = [(11,75 \cdot A_{663} - 2,79 \cdot A_{645}) \cdot 50]/500$$

- Clorofila *b* (mg.gFW⁻¹)

$$Clb = [(18,61 \cdot A_{645} - 3,96 \cdot A_{663}) \cdot 50]/500$$

- Carotenóide (mg.gFW⁻¹)

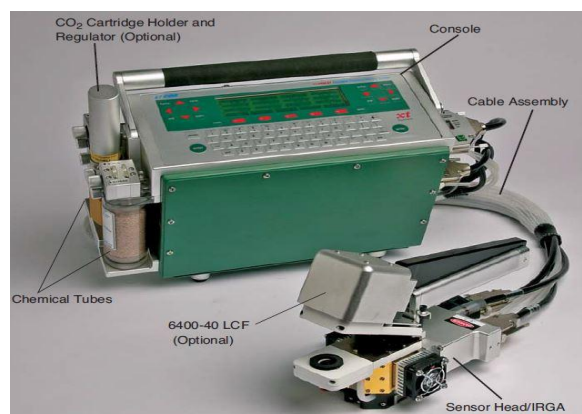
$$Carot = \{[(1000 \cdot A_{470} - 2,27 \cdot Cla - 81,4 \cdot Clb)/227] \cdot 50\}/500.$$

Onde: **A** = absorvância, **Cl_a** = clorofila *a*; **Cl_b** = clorofila *b*; **Carot** = carotenóide.

A partir de novembro de 2014, iniciaram-se as coletas mensais de parâmetros de trocas gasosas (*A*, *GS*, *E*, *C_i* e *EUA*) nas plantas. As medições se iniciaram neste mês, quando pela primeira vez haviam folhas suficientemente maduras, completamente expandidas e saudáveis. Anteriormente as plantas não tinham folhas com estas características, pois tratavam-se de espécies caducifólias.

Os parâmetros de trocas gasosas foram determinados utilizando um analisador de gás por infravermelho (IRGA) modelo LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA), que inclui uma fonte de luz azul/vermelho LI-6400-02B (LI-COR), controlador da concentração de CO₂ e de temperatura (Figura 13).

Figura 13 - Analisador de gás por infravermelho – IRGA.



Fonte: Manual LI-COR.

Para determinar as trocas gasosas dos parâmetros avaliados selecionou-se uma folhas maduras, completamente expandidas e com bom estado de fitossanidade, em cada planta na

parte mediana das copas. As medidas foram tomadas mensalmente em dias de sol, de novembro de 2014 a outubro de 2015, portanto, 12 meses de coletas de dados destes parâmetros, realizadas entre 09 horas e 12h, não considerado o horário de verão, pois na estação, onde o período de luminosidade é maior, as medições foram feitas entre 07:30 e 11:00 da manhã. (Figura 14).

Figura 14 - Medidas de trocas gasosas com IRGA.



Fonte: Santos, A. S., 2014.

4.4 ESTATÍSTICA

Cada tratamento foi constituído de 15 repetições de cada espécie estudada, sendo que cada repetição foi representada por uma planta. Dentro de cada tratamento, as repetições foram casualizadas.

Os dados foram avaliados sob análise de variância a fim de verificar as diferenças entre os tratamentos. Quando detectadas diferenças, foi aplicado o teste de comparação de médias de Tukey ($\alpha = 0,05$). A análise de regressão e de covariância foram aplicadas para as variáveis h, d, NF e NB. Para as regressões de altura e diâmetro foram utilizados dados a partir do 5 mês aos 17 meses, considerando os meses iniciais como período de adaptação das

mudas (junho, julho, agosto e setembro de 2015). Para modelagem de NF e NB, os dados foram separados por estações. As regressões tiveram o intercepto e inclinação comparadas pela ANACOVA.

Para as medidas de trocas gasosas foram 12 blocos devido ao caráter caducifolia das espécies. Quando detectada diferença significativa na ANOVA o Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$) foi aplicado para determinar as diferenças entre tratamentos (luminosidade) e entre os blocos (meses).

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 AÇOITA-CAVALO

A análise de covariância das regressões de altura mostrou, intercepto não significante, ocorrendo significância na inclinação. Os tratamentos 0%, 30% e 50% de sombreamento diferiram o tratamento mais sombreado – 70%, o qual apresentou o maior crescimento em altura.

No diâmetro, os valores apresentados de intercepto e inclinação foram significantes. Quanto a inclinação das curvas, o tratamento 70% não diferiu de 0% de sombreamento, enquanto os tratamentos intermediários (30 e 50%) diferiram de 70%. A interseção das regressões do tratamento 70% não diferiu de 0% e 50%, mas diferiu de 30% de sombreamento.

Assim, pode-se afirmar, resumidamente, que pela análise de covariância entre as regressões de cada tratamento para as variáveis incremento mensal médio de altura e diâmetro, expresso em relação a dimensão inicial das mudas, o tratamento com 70% de sombreamento apresentou o maior crescimento em altura, enquanto para o diâmetro o maior crescimento ocorreu no tratamento de 0% , não diferindo de 70% de sombreamento.

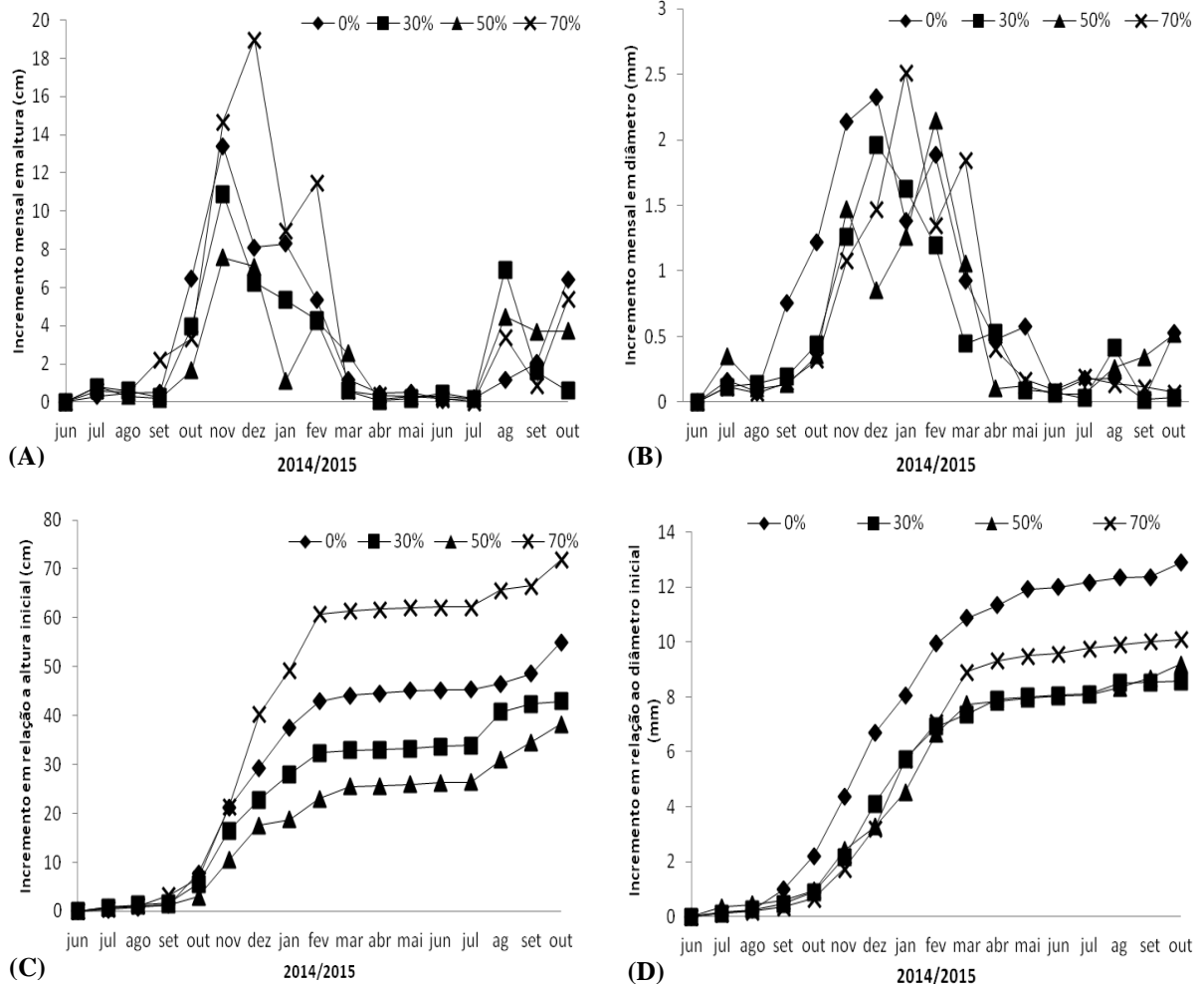
Mudas submetidas a maior sombreamento (70%) apresentaram maior crescimento em altura em todo o período de avaliação, alcançando cerca de 70 cm, seguida do tratamento com 0% de sombreamento (aplano sol). Mudas a pleno sol apresentaram o segundo maior crescimento mensal, atingindo cerca de 50 cm, seguido de 30% e 50% de sombreamento (Figura 15 – C).

A análise gráfica mostrou ainda aumento expressivo em altura até o mês de fevereiro em todos os tratamentos, seguido de redução nas taxas de incremento (parte plana da curva) com retomada de crescimento à partir de julho/agosto de 2015. Este comportamento das plantas está ligado às variações sazonais.

Nos meses onde a taxa de crescimento aumenta ocorre também aumento da luminosidade (irradiância) e nesses meses as plantas tem maior transpiração, maior

condutância estomática, e ocorre ainda maiores taxas fotossintéticas e com isso maior acúmulo de biomassa aumentando assim seu crescimento. No inverno, ocorreu o oposto, pois nesse período as plantas, que são caducifólias, perderam todas as suas folhas (no inverno de 2014), pois além do período sazonal as plantas ainda estavam passando pelo estresse do transplante e se adaptando ao novo ambiente; no inverno de 2015, as perdas do número de folhas também ocorreram, porém em uma taxa menor que no primeiro inverno (2014), sendo possível as medidas de trocas gasosas.

Figura 15 - Incremento mensal em h e em d (A, B), incremento com relação a h e ao d inicial (C, D), de plantas de Açoita-cavalo.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

Em agosto ocorreu um ligeiro aumento nas temperaturas máximas e mínimas, diminuiu a umidade relativa do ar, ocorreu ainda uma queda no volume de chuva, aumento de insolação e um ligeiro aumento na evapotranspiração real. Essas variáveis, claramente, influenciaram no crescimento das plantas mostrando que a espécie é sensível a essas mudanças climáticas, sendo capaz de ajustar sua morfologia, como número de folhas e área foliar para maximizar a absorção da energia solar.

Nos meses iniciais do experimento, junho a agosto de 2014, o incremento em altura e diâmetro foi insignificante (Figura 15 A e B) devido a quase ausência de folhas, decorrente das condições climáticas e da caducifolia das espécies. A partir de agosto ocorreu um pico de crescimento em altura e diâmetro coincidente com o surgimento das primeiras folhas e brotos (Figura 15 – C e D).

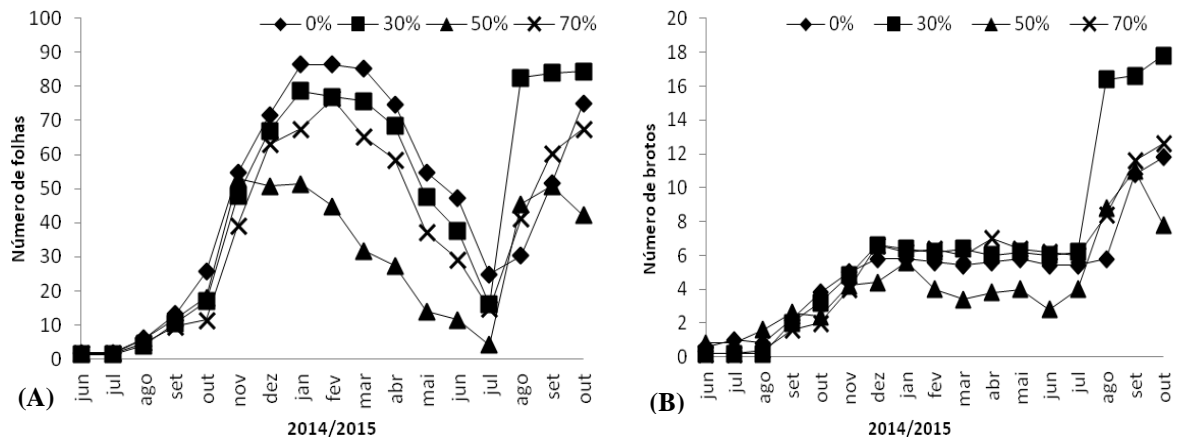
O incremento em diâmetro foi maior no tratamento a pleno sol, seguido do tratamento com 70% de sombreamento, tendo ocorrido uma inversão em relação a altura, e dos tratamentos com 30% e 50% com incrementos semelhantes (Figura 15 – D). Estes resultados não foram coincidentes com a variação no número de folhas, pois pela análise de variância e teste de Tukey o tratamento a pleno sol teve maior número de folhas e número de brotos semelhante aos demais (Figura 16 A e B) e apresentou crescimento em altura menor que o tratamento com 70% de sombreamento. O mesmo sucedeu com os tratamentos 30% e 70%.

Assim como o crescimento em altura e diâmetro expressaram os efeitos da sazonalidade, mudanças nas variáveis climáticas como temperatura do ar, umidade relativa do ar, precipitação, insolação e evapotranspiração, ocorreu o mesmo para o número de folhas e brotos. Isso reforça a teoria que as plantas são sensíveis as mudanças meteorológicas, sendo capazes de se ajustar para maximizar absorção de energia da luz para garantir sua sobrevivência e aumentar seu crescimento.

A análise gráfica (Figura 16) mostrou que no fim da primavera ocorreu um aumento do NF e brotos, tendo seu pico durante o verão e voltando a diminuir no fim do outono até o inverno. No inverno, onde há menos luz e onde as temperaturas máximas e mínimas são mais baixas, ocorreram menos folhas e brotos. Nos tratamentos, plantas que estavam em ambientes com menos luminosidade apresentaram menor NF e NB, contudo as área das folhas foram

maiores. O oposto ocorreu em plantas que foram expostas em ambientes com maior luminosidade.

Figura 16 - Número de folhas (A) e número de brotos (B) de plantas de Açoita-cavalo.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

Como observado para altura o surgimento de folhas e brotos novos em agosto/setembro de 2014 influenciou na taxa de crescimento em diâmetro provocando um pico de incremento naquele mês.

As taxas de crescimento em diâmetro (Figura 15 B e D) aumentaram a partir de agosto de 2014 até janeiro e fevereiro de 2015, de acordo com o tratamento considerado (parte íngreme das curvas na Figura 15 D), seguida da fase de estabilização de crescimento.

Enquanto o crescimento em altura estabilizou em todos os tratamentos no mês de fevereiro, o diâmetro claramente cresceu até março nas plantas sombreadas, e até maio nas plantas a pleno sol (Figura 15 C e D), indicando aumento do período de crescimento em plantas com maior exposição a luz.

Pela análise de covariância, o NF variou dentro das estações assim caracterizadas: outubro (2014) a julho (2015) e de junho a outubro de 2015. Na primeira estação (outubro a julho), os valores de intercepto e inclinação foram significativos, com o tratamento 70% diferindo dos demais níveis de sombreamento. Quanto a curvatura, o tratamento 70% foi igual

ao de 30% e 50%, diferindo do tratamento a 0% de sombreamento; ocorrendo o mesmo nas interseções. Na segunda estação (julho a outubro de 2015), o intercepto e a inclinação foram significantes. O tratamento com 70% não diferiu dos tratamentos de 0% e 50% de sombreamento, entretanto estes diferiram do tratamento de 30% que apresentou a maior média de número de folhas.

Os resultados de NF, pela ANOVA e Teste Tukey, mostraram no período de crescimento entre setembro e dezembro de 2014, valores próximos entre os tratamentos testados. Nos meses seguintes, as plantas no tratamento a pleno sol apresentaram maior NF seguido das plantas nos tratamentos de 30% e 70%. O NF variou no tratamento com 50% de sombreamento foi o menor neste período, com tendência a se igualar aos tratamentos a pleno sol e 70% de sombra, no período de crescimento iniciado em julho de 2015. Os resultados indicaram ainda a ocorrência de um máximo no NF entre janeiro e março de 2015. A partir de abril, as plantas iniciaram a perda de NF até o mês de julho, quando iniciou a formação de novas folhas e brotos (Figura 16 A).

Em relação ao NB, a análise de covariância aplicada ao período de agosto de 2014, (início da emissão de brotos), à julho de 2015 mostrou intercepto e inclinação significantes.

O tratamento com 50% de sombreamento foi diferente dos tratamentos com 0%, 30% e 70% de sombreamento. No período de julho a outubro de 2015, o intercepto não apresentou significância, enquanto a inclinação foi significativa. A inclinação das curvas nos tratamentos 0%, 30% e 50% de sombreamento foram iguais ao 70%. Estes últimos resultados não concordam com ANOVA e a não detecção de diferença pela ANACOVA pode ser devida a grande variação apresentada pelos dados dentro de um mesmo tratamento.

O NB apresentou comportamento semelhante ao de folhas, porém com maior homogeneidade, exceto no tratamento com 50% de sombra. No período de crescimento iniciado em julho de 2015 as plantas do tratamento 50% tiveram número semelhante de brotações em relação aos demais, exceto em relação ao tratamento a 30% de sombreamento.

Para essas ocorrências não foram encontradas explicações com base nos dados, havendo necessidade da continuidade do experimento por maior número de períodos para certificação do resultado (Figura 16 B).

Os resultados para o NB e NF exposto na Figura 16 mostram que a sazonalidade influenciou nestas variáveis obtendo seus maiores valores nas estações de verão, onde há mais luz e menores nas estações de inverno, com menos luminosidade e onde as temperaturas são menores.

Na AF o tratamento mais sombreado (70%) com a maior média, foi diferente dos tratamentos 0%, 30% e 50% com menores médias (primeira coleta). Isso ocorreu porque em ambientes com mais sombra as plantas maximizam a área foliar para poderem aproveitar mais energia incidente que chega em menor quantidade nas folhas em razão do sombreamento proporcionado. O mesmo ocorre no interior das florestas em que as folhas das plantas que estão na sombra tem maior área foliar do que as folhas que estão no dossel da floresta onde chega mais luz.

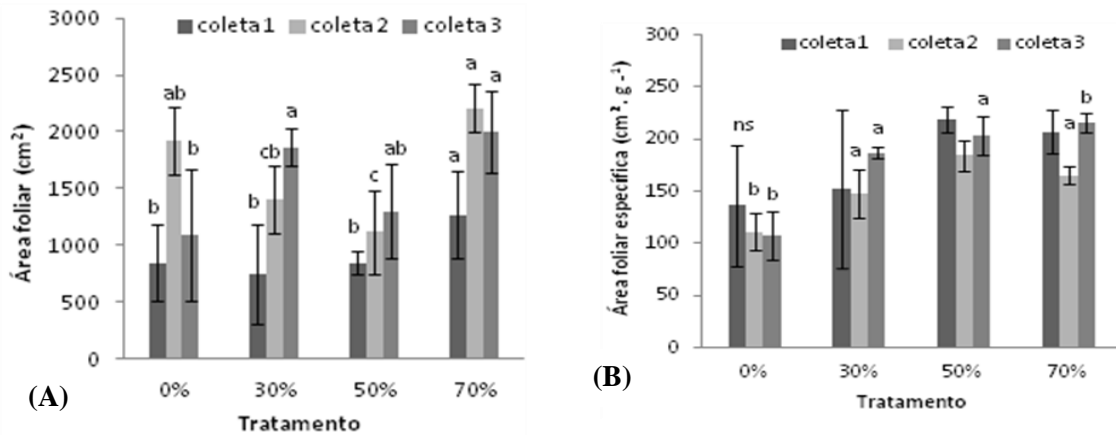
Na segunda coleta, os tratamentos extremos (0% e 70%) foram iguais entre si apresentando as maiores médias de AF, e a menor ocorreu no 50% de sombreamento; o tratamento a pleno sol foi diferente do 50%; e o tratamento a 70% foi diferente de 30 e 50% de sombra. Nessa época as plantas haviam passado por um período de alta luminosidade (verão) e estavam chegando no outono com um expressivo número de folhas no pleno sol e consequente aumento na AF; no tratamento mais sombreado, as plantas embora tenham menores NF, estas apresentaram folhas maiores e culminando no aumento da AF. Esta característica mostrou que as plantas foram capazes de ajustarem seu aparelho fotossintético, ocorrendo uma ponderação de AF e NF nos ambientes extremos.

Para a terceira coleta as plantas do 70%, com maior média foram diferentes dos tratamentos com maior luminosidade, que apresentaram a menor média; nesta época, já na primavera (logo após o inverno de 2015), ocorreu um período que as plantas estavam aumentando seu NF para se estabilizarem e consequentemente ajustarem suas áreas, possivelmente na estação com mais luz (Figura 17 – A).

Na AFE embora tenha ocorrido diferença entre os tratamentos essas diferenças não foram significativas para o teste de Tukey (primeira coleta). Na segunda coleta, os tratamentos sombreados foram iguais entre si e foram diferentes do tratamento com mais luz, com maior média nos tratamentos mais sombreados e menor no tratamento com mais luz. Na terceira coleta, a planta expressou o mesmo resultado de AF para a AFE, com diferença

significativa entre 0% e o 70%; apresentando a maior média no tratamento mais sombreado (70%) e a menor no tratamento a pleno sol (0%) (Figura 17 –B).

Figura 17 – Área foliar (A), e área foliar específica (B) em plantas de Açoita-cavalo.



Fonte: Própria, 2015.

Estes resultados de AF e AFE mostraram, mais uma vez, que as plantas para sobreviverem nos ambientes em que estão inseridas “criam” estratégias de sobrevivência, ajustando sua morfologia, bem como seu NF, AF e AFE, de forma que possam aproveitar com maior eficiência a luz; sendo que este é um recurso crítico que pode regular e condicionar seu crescimento sadio.

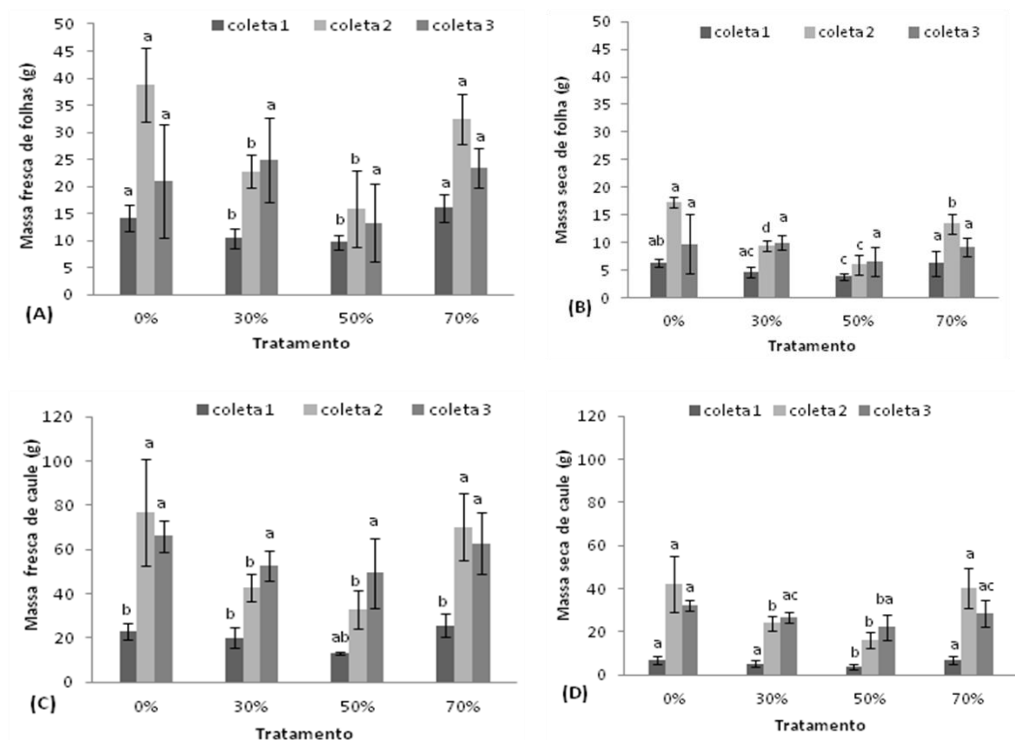
Nas massas secas e frescas de folha, caule raiz e no volume de raiz, o tratamento com 0% de sombreamento foi igual ao tratamento a 70%.

Nas MFF as diferenças ocorreram entre o 0% com os tratamentos a 30 e 50%; e nas MSF entre 0% com o nível de sombreamento a 50% (primeira coleta); para segunda coleta o tratamento a pleno sol foi igual ao 70% de sombreamento, e tanto nas massas frescas como nas massas secas de folha, a maior média esteve no tratamento 50%, enquanto que as menores nos tratamentos extremos (0% e 70%); na terceira coleta, logo após a estação de inverno, não

ocorreu diferença entre os tratamentos nas massas secas e frescas de folhas (Figura 18 – A e B).

Para o caule, na massa fresca, o tratamento com 50% de sombreamento foi diferente dos tratamentos extremos (0% e 70%); na MSC, 50% foi diferente de 70%. Tanto na massa fresca como na massa seca de caulo o tratamento com 50% de sombreamento foi diferente do tratamento 0%; os tratamentos extremos apresentaram as maiores médias, e as menores no tratamento 50% de sombreamento. Na segunda coleta de plantas, os tratamentos 0% e 70% (iguais entre si) foram diferentes de 30% e 50%; a maior média ocorreu nos tratamentos extremos e a menor no 50%. Na terceira coleta não ocorreu diferença entre os tratamentos na MFC, a diferença ocorreu na MSC entre o tratamento a pleno sol e o 50%, com maior média no 0% e menor no 50% (Figura 18 – C e D).

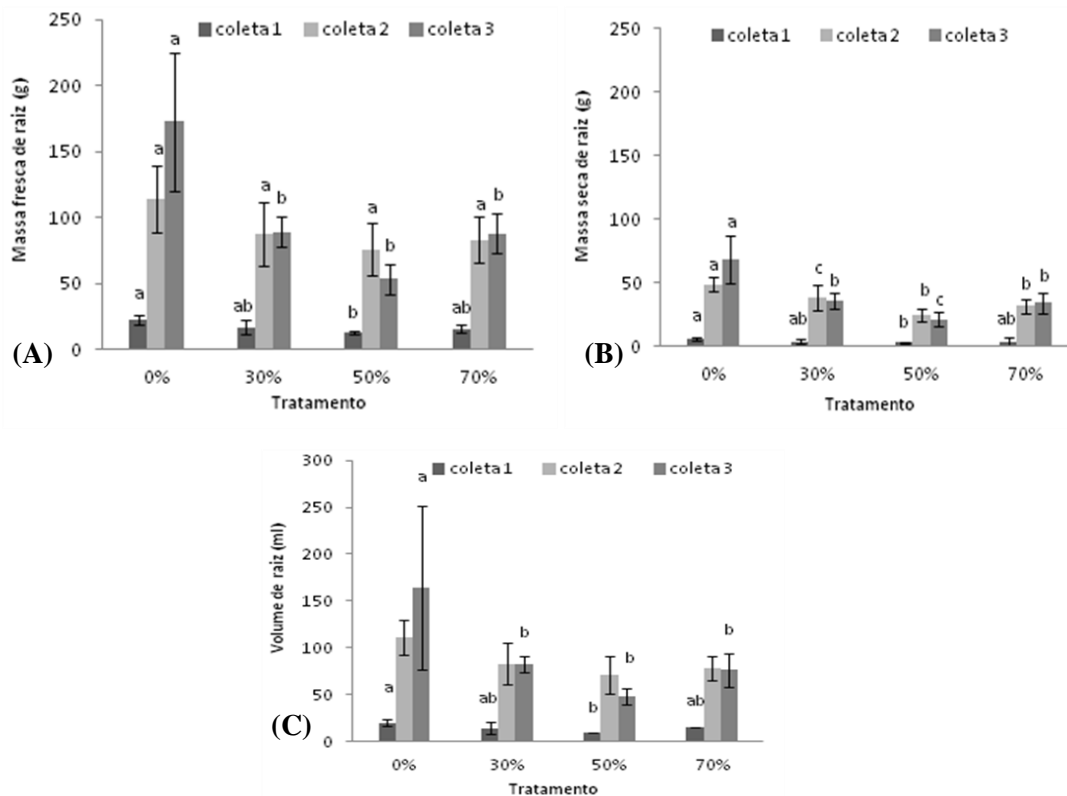
Figura 18 – Massa fresca de folha (A), massa seca de folha (B), massa fresca de caule (C), e massa seca de caule (D) de Açoita-cavalo nas épocas de coletas.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

Para raiz, na primeira coleta das mudas, nas massas frescas e secas e no volume a diferença ocorreu entre o tratamento a pleno sol e o 50% de sombreamento, com as maiores médias no pleno sol e menores no 50%. Na segunda coleta, não ocorreu diferença entre os tratamentos na MFR; as diferenças ocorreram nas massas secas e no volume de raiz. Nas MSR o tratamento 0% foi diferente de 50% e 70% de sombreamento; ocorreu diferença ainda entre os tratamentos sombreados, 30% diferente de 50%; a maior média ocorreu no pleno sol (0%) e menor no 50%. Para o volume, ocorreu diferença entre o tratamento 0%, com maior média (111 ml), e o 50% com a menor (71 ml); entre os tratamentos extremos as diferenças não foram significativas. Na terceira época de coleta as MFR, MSR e no Volume de raiz, o tratamento a pleno sol, que apresentou as maiores médias, foi diferente de todos os tratamentos com sombreamento, que apresentaram as menores médias (Figura 19 – A, B e C).

Figura 19 – Massa fresca (A), massa seca (B) e volume (C) de raiz de Açoita-cavalo nas épocas de coletas.



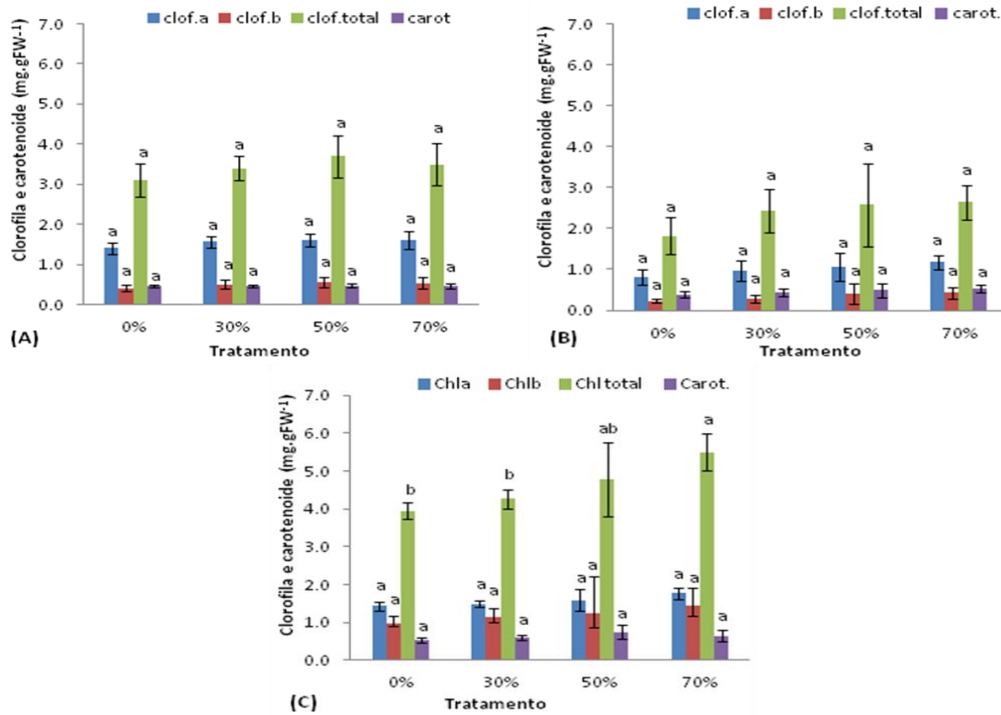
Fonte: Santos, A. S, 2015.

Embora não tenham sido mensurados os comprimentos das raízes, durante as coletas notou-se que as plantas de ambientes com mais luz apresentavam maior quantidade de raízes finas e que possuíam maior comprimento; contudo, plantas de ambientes com maior sombreamento apresentavam menos raízes finas, porém exibiam maiores raízes pivotantes. Isso pode ser uma estratégia das plantas para melhor fixação no solo e absorção de nutrientes, pois plantas de ambientes com mais luz investem mais no crescimento radicular (para explorar maior área de solo em busca de nutrientes) que plantas nos ambientes sombreados que desenvolveram menor NB e tiveram maior crescimento em altura da haste/fuste (principal), diferente de plantas de pleno sol que investiram em menor crescimento de uma única haste do que na emissão de brotos/ramos, formando uma touceira. Isto pode ser uma estratégia das plantas para tolerarem ambientes com excesso de luz ou restrição desse recurso e garantir sua sobrevivência.

Para clorofilas *a*, *b*, total, e carotenóides na primeira e na segunda coleta de plantas, não ocorreram diferenças entre os tratamentos. Na terceira coleta a diferença foi encontrada entre os tratamentos apenas na clorofila total; 70% foi diferente de 0% e 30% de luminosidade; com maior média no tratamento mais sombreado e a menor no pleno sol (Figura 20).

Analisando o gráfico (Figura 20) pode-se observar que na segunda coleta (outono), após as plantas terem passado por um período de alta luminosidade (verão), ocorreu uma diminuição nos pigmentos fotossintéticos, sobretudo nas clorofilas, contudo na terceira coleta, já na primavera as plantas apresentaram maiores teores de pigmentação. Isto pode ter ocorrido em razão da baixa luminosidade durante o inverno e no início da primavera (outubro). Sendo que nos meses de setembro a outubro de 2015 ocorreu um aumento significativo no volume de chuva (Figura 5), e uma ligeira diminuição nas temperaturas máximas e mínimas em setembro após ter ocorrido pouco aumento em agosto (Figura 4). Isso ocorreu pois a taxa de degradação dos pigmentos de clorofila é menor no ambiente de sombra, onde a energia cinética é menor que em folhas de ambiente de sol que apresentam maior cinética.

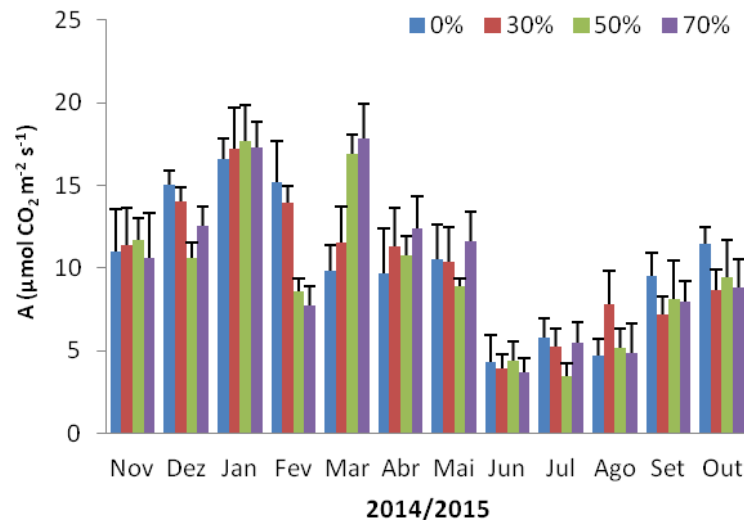
Figura 20 – Teor de clorofila e carotenóide na primeira (A), segunda (B) e terceira (C) coleta de plantas de Açoita-cavallo.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

Nos parâmetros de trocas gasosas, na fotossíntese, as diferenças ocorreram nos meses de dezembro, fevereiro, março, julho e agosto. Em dezembro, a diferença ocorreu entre o tratamento a 50% e os tratamentos 0%, 30% e 70%, e entre 0% e 70%. A maior média esteve no pleno sol, enquanto que a menor no tratamento mais sombreado. Em fevereiro, os tratamentos de 50 e 70% de sombreado foram diferentes do pleno sol e de 30% de sombra. Em março os tratamentos com 50 e 70%, com menores médias, foram diferentes do tratamento a pleno sol e do 30% que obtiveram as maiores médias. Em julho, o 50%, com menor média, foi diferente dos tratamentos mais extremos – pleno sol e 70%, com maiores médias. Para agosto, as diferenças estiveram entre o tratamento de 30% e os tratamentos 0% e 70%, sendo que a maior média esteve no 30% e a menor nos tratamentos de 0% e 70% (Figura 21).

Figura 21 - Taxa assimilatória líquida em função do tempo em plantas de Açoita-cavalo.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

A análise gráfica mostrou uma redução da taxa fotossintética no mês de fevereiro nos tratamentos mais sombreados, e uma recuperação no mês de março, sendo mais expressivo nos tratamentos mais sombreados. O mesmo ocorreu no crescimento em altura (Figura 15), com aumento significativo no mês de fevereiro seguida de uma redução nas taxas de incremento, observado na parte plana da curva. Pode-se observar ainda que nos meses de junho a outubro as taxas fotossintéticas foram menores nos tratamentos. Isso pode ter ocorrido devido às correlações das taxas fotossintéticas com as variáveis do clima, como a precipitação que apresentou um dos volumes de chuva mais baixos no mês de janeiro, as temperaturas mantiveram-se altas, ocorreram ainda poucas variações de insolação de dezembro a abril. No inverno ocorreu o oposto nas variáveis de clima e novamente as plantas expressam essas variações nas suas taxas de incremento como observado na Figura 15 nos meses de junho a outubro e em NF (Figura 16).

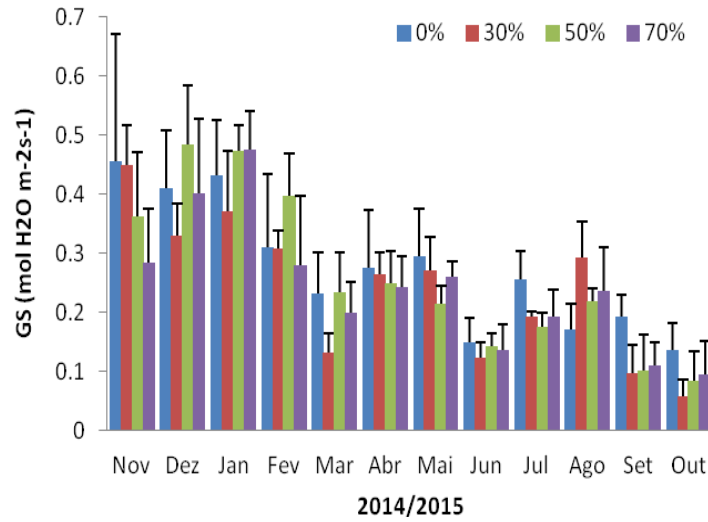
No mês de fevereiro onde ocorreu uma queda nas taxas fotossintéticas, sobretudo nos tratamentos mais sombreados, ocorreu ainda floração apenas no tratamento com mais luz (0%) e se estendeu até o início de março, onde pode-se observar uma queda nas taxas fotossintéticas no tratamento a pleno sol. Durante esse período de floração, nas plantas a

pleno sol ocorreu uma estabilização do número de folhas de dezembro a março. Isso pode ter ocorrido porque as plantas investiram na floração e não na emissão de folhas novas (Figura 16 A); nos tratamentos mais sombreados ocorreu o inverso com diminuição do NF a partir de fevereiro até a estação de inverno; e no 70% a redução em NF ocorreu a partir do mês de março até estação de inverno. Essa característica de caducifolia expressa o efeito da sazonalidade, onde nos meses de outono as plantas perdem suas folhas.

Nos meses com mais luminosidade/irradiância (dezembro, fevereiro), plantas no tratamento a pleno sol apresentaram maiores valores de fotossíntese que os tratamentos sombreados; contudo, durante o inverno, onde a irradiância é menor, ocorreram as menores taxas fotossintéticas nos tratamentos. No mês de agosto, plantas do tratamento a 30% apresentaram as maiores taxas; o tratamento com 70% foi igual ao 0%. Nos demais meses, embora os tratamentos tenham tendenciado numericamente a diferenciar-se, não houve diferença estatística. Isso pode ser atribuído a variabilidade das plantas, pois mesmo sendo da mesma idade e se originarem de sementes da mesma árvore matriz, apresentam fatores genéticos não controlados que, conseqüentemente contribuem para o alto desvio padrão obtido. Estudo de aclimação, conduzidos por Gonçalves et al. (2012), na região de Manaus – AM, onde todas as estações não são bem definidas, com plantas de *Swietenia macrophylla*, trabalhando em ambiente de sol e sombra, verificou que plantas de ambiente de sol apresentaram maior taxa fotossintética que àquelas em ambiente de sombra. Em outro estudo com a mesma espécie Gonçalves et al. (2005) mostraram que a pleno sol, apresentou que a taxa de crescimento da massa de folhas foi duas vezes maior que em plantas sombreadas.

Na condutância estomática no mês de março, a maior média foi obtida no 50%, e a menor a 30% de sombreamento; contudo, para o Teste de Tukey, as diferenças ocorridas não foram significativas. No mês de julho ocorreu diferença entre o tratamento a pleno sol (maior média) e o 50% de sombreamento (menor média). Em agosto, a diferença foi detectada entre o tratamento a pleno sol e o 30% de sombreamento. A maior média esteve no 30% e a menor no pleno sol. No mês de setembro, o tratamento a pleno sol, com maior média, mostrou-se diferente dos níveis de sombreamento a 30 e 50%, com o menor valor médio (Figura 22).

Figura 22 - Condutância estomática em função do tempo de Açoita-cavalo.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

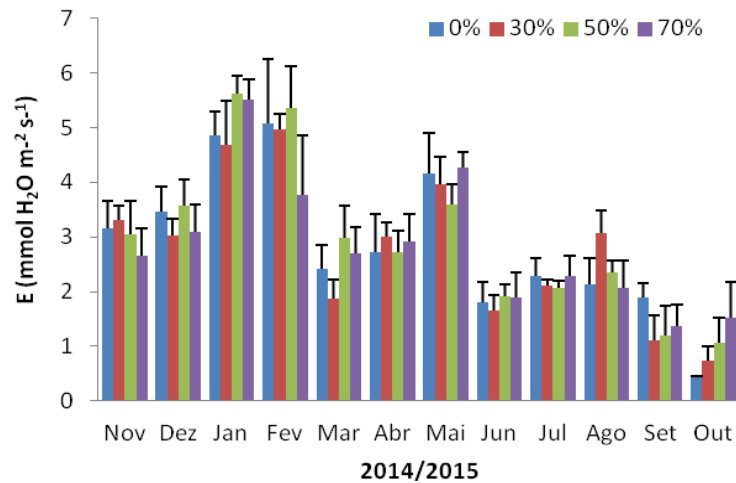
No tratamento a pleno sol, as maiores médias em GS estiveram nos meses de novembro a fevereiro, enquanto que, as menores nos meses de junho a outubro. No nível de sombreamento a 30% as maiores médias foram obtidas nos meses de novembro a fevereiro e as menores em setembro e outubro. No 50% as maiores médias ocorreram de novembro a fevereiro, e a menor no mês de outubro. E no 70% a maior média esteve nos meses de novembro a janeiro enquanto que a menor em outubro. Folhas de plantas expostas em ambiente com mais sol, e ainda nas estações com maior incidência de sol/luz, apresentam maior taxa de condutância estomática pois, para se resfriarem aumentam a taxa de transpiração perdendo água para atmosfera. O oposto ocorreu em ambiente com menos luminosidade. Assim, a resistência estomática é baixa em folhas de plantas de sol e ligeiramente alta em plantas de sombra (LARCHER, 2000).

Quanto a transpiração em janeiro ocorreu diferença entre os tratamentos, contudo o Teste de Tukey mostrou que não eram significativas. Em março a diferença ocorreu entre os níveis de sombreamento de 30% que obteve a menor média, e 50% com maior valor médio. No mês de agosto, as diferenças foram detectadas entre o 30% de sombreamento que obteve a maior média com os tratamentos mais extremos (0% e 70%), menor valor. Para setembro, o

tratamento a pleno sol, com maior média foi diferente de 30% com o menor valor. Em outubro, o 70% apresentou diferença com 30% de sombreamento e o tratamento a pleno sol. A maior média ocorreu no 70% e a menor no a pleno sol. No 0% a maior média ocorreu em janeiro, fevereiro e maio, e as menores estiveram principalmente nos meses de junho, setembro, e outubro. No 30%, as maiores médias também estiveram em janeiro e fevereiro e a menor em outubro. No 50% e no 70%, as maiores médias estiveram ainda nos blocos de janeiro, fevereiro e maio, enquanto que as menores estiveram principalmente nos blocos de junho, setembro e outubro (Figura 23).

Estes resultados mostram que ocorreu um aumento na taxa de transpiração em plantas em ambiente com mais luz. Esta característica está diretamente relacionada com as variáveis climáticas. Em período com maior irradiância as taxas de transpiração aumentam, sobretudo em plantas que estão em ambientes com mais luz. Nos meses onde a umidade relativa do ar foi baixa, ocorreu também maior taxa de transpiração; isto ocorreu porque quando há menos água na atmosfera em forma de vapor (umidade relativa do ar baixa), a atmosfera “puxa” água da planta por sucção e esta “puxa” água do solo e leva até as folhas por diferença de pressão.

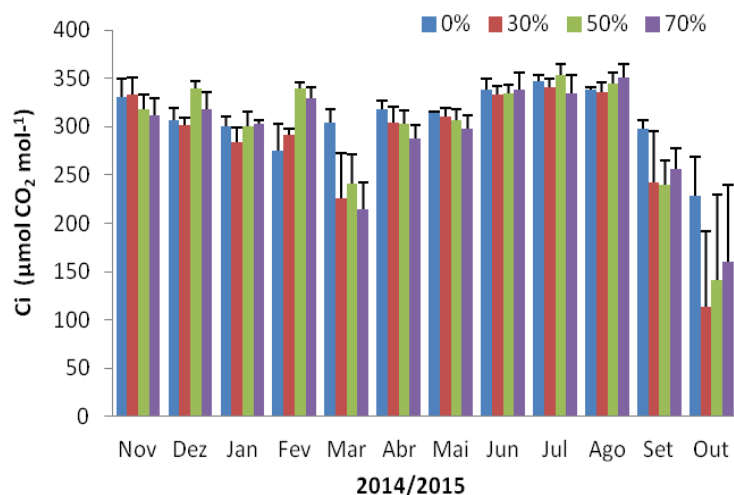
Figura 23- Taxa de transpiração em função do tempo em plantas de Açoita-cavalo.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

No parâmetro de concentração intercelular de CO₂ ocorreram diferenças entre os tratamentos nos blocos de dezembro, fevereiro, março, abril e setembro. No mês de dezembro, as diferenças foram detectadas entre o tratamento a 50% de sombreamento com os tratamentos a pleno sol e 30%. A maior média esteve no nível de sombreamento a 50%, e as menores nos níveis de sombreamento de 0% e 30%. Para fevereiro, a diferença foi detectada entre o tratamento a pleno sol e o 30% com os maiores níveis de sombreamento, 50 e 70%, com maior média no 50%, e menor no tratamento a pleno sol e a 30% de sombreamento. Em março, as diferenças foram detectadas entre o tratamento a pleno sol e os tratamentos sombreados; a maior média esteve no pleno sol, enquanto que a menor no tratamento 70%. No mês de abril, o tratamento a pleno sol manteve-se com maior valor médio e o menor no tratamento a 70%. Em setembro, o pleno sol, ainda com maior média, foi diferente do tratamento a 50% que apresentou o menor valor médio (Figura 24). No tratamento a pleno sol, e nos tratamentos sombreados, as maiores médias estiveram nos meses de junho, julho e agosto, enquanto que a menor, em outubro. O mês de outubro apresentou maior volume de chuva, conforme mostra a Figura 5, assim as plantas fecharam os estômatos e com os estômatos fechados não ocorreu a fixação do CO₂.

Figura 24 - Concentração interna de CO₂ em função do tempo em plantas de Açoita-cavalo.

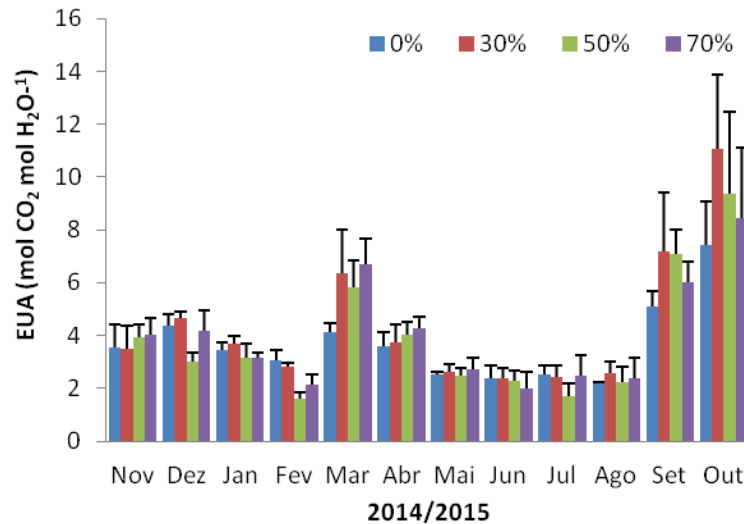


Fonte: Santos, A. S., 2015.

Na eficiência no uso da água ocorreram diferenças entre os tratamentos apenas nos meses mais quentes: dezembro, fevereiro e março. Em dezembro, o tratamento a 50% de sombreamento apresentou diferença com os tratamentos a pleno sol, 30 e 70%. As maiores médias estiveram nos tratamentos a pleno sol e o 30%, enquanto que a menor no nível de sombreamento a 50%. O mesmo ocorreu em fevereiro para os valores médios, onde as maiores médias estiveram nos tratamentos a pleno sol, e no 30%, enquanto que a menor no nível de sombreamento a 50%, com diferenças detectadas entre o tratamento a pleno sol e 30% com os 50% e 70%. Entretanto, em março, onde as temperaturas máximas e mínimas começaram a diminuir, ocorreu o inverso para as médias, onde o tratamento mais sombreado obteve a maior média, e a menor no tratamento com mais luz. O tratamento com mais luz foi diferente dos níveis de sombreamentos com 30 e 70%.

No tratamento com maior incidência de luz e nos tratamentos sombreados, 30, 50 e 70%, as maiores médias ocorreram nos meses de março, setembro e outubro, enquanto que as menores ocorreram nos demais meses (Figura 25).

Figura 25 - Eficiência no uso da água em função do tempo em plantas de Açoita-cavalo.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

Os resultados de eficiência no uso da água pelas plantas corroboram com dados climáticos. Nos meses de dezembro a março ocorreu a maior evapotranspiração (Figura 8), aumento na insolação (Figura 6), e as maiores médias de temperaturas máximas e mínimas (Figura 4).

Em todos os tratamentos, o mês de outubro se destacou com maior valor médio. Estes resultados corroboram com os dados de precipitação. Nos meses que tiveram as maiores médias de precipitação a planta aumentou sua eficiência no uso da água.

Durante o mês de outubro ocorreu a maior precipitação média no período estudado, maior insolação, menor umidade relativa do ar e uma das maiores temperaturas máximas.

Pesquisa, realizada por Dalmolim et al. (2015) com plantas de *Curatella americana L.* submetidas ao sombreamento, mostrou diferença entre os tratamentos a pleno sol e sombreados nos parâmetros de trocas gasosa, onde a A, GS, e a E foram menores nos tratamentos sombreados, ocorrendo o oposto no ambiente de pleno sol. Os valores de A decresceram 75,47% em relação ao ambiente a pleno sol. A redução nos valores de A foi atribuída a diminuição da GS na condição de sombreamento, ocorrendo redução ainda nas taxas de transpiração e eficiência intrínseca no uso da água.

5.2 CABREÚVA

Na variável altura, a análise de covariância – ANACOVA, não mostrou diferença entre os tratamentos com coeficiente de intercepto e de inclinação comuns. Entretanto, o desenvolvimento das linhas médias (Figura 26 – C), mostraram duas tendências de crescimento formadas pelos tratamentos 70% e 30% , e de 50% e 0% de sombreamento. As médias apresentaram diferença no desenvolvimento das mudas, com o tratamento 70% e 30% com maior crescimento em altura. A não detecção de diferença pela ANACOVA pode ser devida a grande variação apresentada pelos dados dentro de um mesmo tratamento.

Considerando o crescimento apresentado pela média de cada tratamento, na idade de 17 meses, a análise de variância identificou para variável altura, diferença entre os

tratamentos e entre os blocos, tanto no incremento mensal e quanto no incremento em relação a medida inicial.

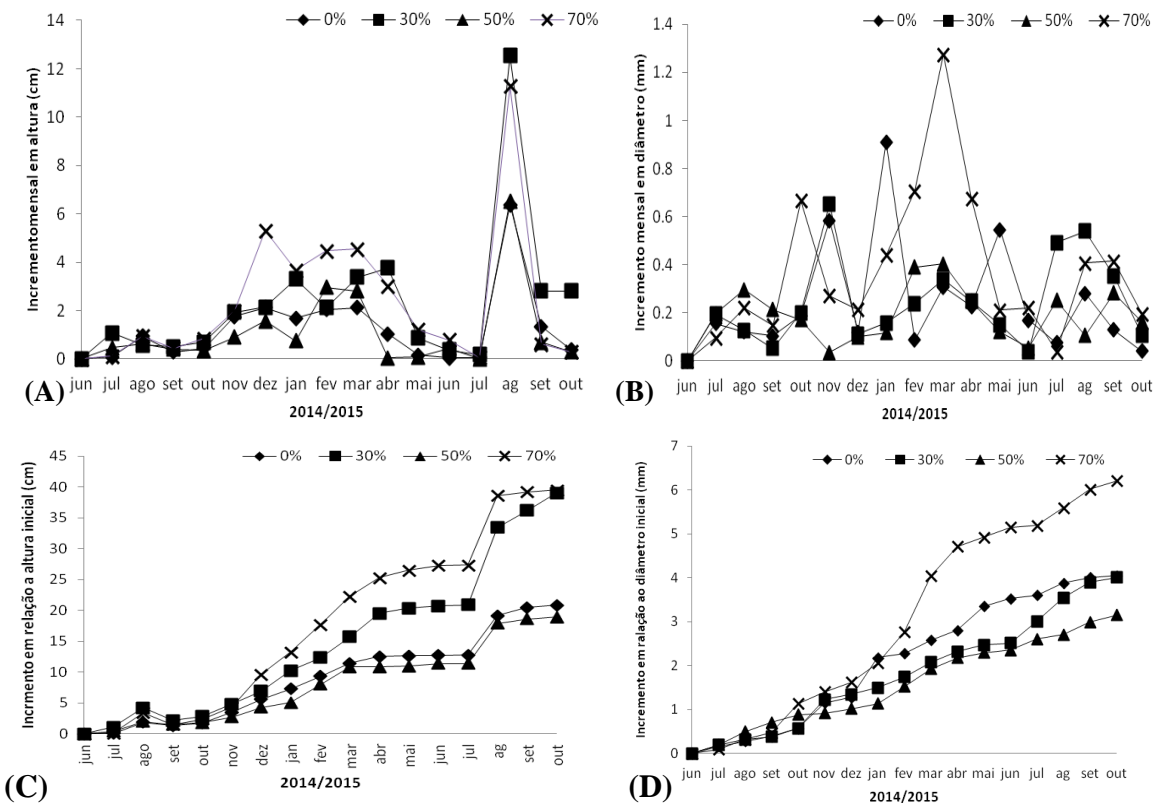
O maior valor médio em altura ocorreu no 70% de sombreamento e o menor no 50%. O tratamento a pleno sol e o de 50% foram diferentes de 30% e 70%. Nos blocos, em 2014, a maior média em incremento mensal em altura foi no mês de dezembro e a menor, em setembro; em 2015 a maior média esteve em agosto, atingindo o maior pico da taxa de crescimento, e a menor nos meses de junho e julho (Figura 26 A e C). Em agosto, como mostra na Figura 4, ocorreu um ligeiro aumento nas temperaturas máximas e mínimas, ocorrendo ainda durante esse mês um ligeiro aumento na evapotranspiração. Estas variáveis influenciaram o crescimento das plantas nos tratamentos durante esse período.

Para o diâmetro, ANACOVA mostrou diferença significativa para o intercepto e inclinação das regressões, indicando que as intensidades de sombreamento promoveram o crescimento diferenciado das mudas sob diferente luminosidade. A gráfica mostrou que plantas dos tratamentos 30 e 50% tiveram crescimento semelhante até junho de 2015, e o tratamento com 70% de sombreamento, a partir de fevereiro, apresentou maior média de crescimento até outubro de 2015, comparados aos demais níveis de sombreamento. Com o início do novo período vegetativo as mudas do tratamento 30% apresentaram maior média de crescimento e, as do tratamento 50%, a menor, igualando-se estatisticamente ao tratamento 0% (pleno sol). Por esse motivo, análise de variância para os 17 meses, último mês de avaliação, mostrou diferença entre os tratamentos entre os blocos (meses) em relação ao incremento inicial. No entanto, quanto ao incremento mensal, não ocorreu diferença entre os tratamentos e nem entre blocos, pois a taxa de incremento mensal foi pequena e variável em comparação com o incremento tomado em relação a medida inicial (Figura 26 – A, B, C e D).

No incremento em relação ao diâmetro inicial o tratamento com 70% de sombreamento foi diferente de 0%, 30% e 50%; a maior média ocorreu no tratamento mais sombreado e a menor no 50%. Nos blocos, para o diâmetro, o mês de junho de 2014 foi diferente de setembro e diferente dos meses de janeiro a outubro de 2015; agosto foi diferente de setembro e dos meses de fevereiro a outubro de 2015 quanto ao crescimento (Figura 26 – D). No incremento mensal em diâmetro ocorreu um pico de crescimento no mês de março no tratamento a 70%, o que pode estar associado a maior taxa fotossintética e,

consequentemente, ao maior acúmulo de biomassa, conforme a Figura 32 (sobre a fotossíntese).

Figura 26 - Incremento mensal em h e em d (A, B), incremento com relação a h e ao d inicial (C, D), de plantas de Cabreúva.



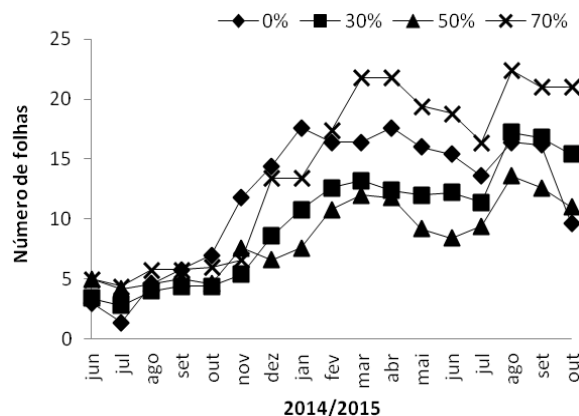
Fonte: Santos, A. S., 2015.

Em estudo realizado por Silva et al. (2002) na estação experimental do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, observou-se que o incremento médio mensal variava consideravelmente ao longo do tempo, demonstrando que quanto maior era a taxa de precipitação maior o incremento diamétrico. Ainda Silva et al. (2003) em estudos na região de Manaus, com uso de banda dendrométrica na definição de padrões de crescimento individual em diâmetro de árvores, verificaram que a precipitação influenciou o incremento anual no ano

de 2000 com redução do incremento em diâmetro no meses de setembro, mês de seca naquela região.

Para o número de folhas a ANACOVA não mostrou diferença entre os tratamentos dentro das estações caracterizadas de outubro de 2014 a abril de 2015; e de abril a junho, bem como de junho a outubro de 2015. Contudo, para os valores médios, o maior NF ocorreu durante as estações com maior período de luz e nos tratamentos com mais luz, enquanto as menores médias ocorreram nos tratamentos mais sombreados, nas estações de menor luminosidade. Nos meses da estação de inverno, onde as temperaturas máximas e mínimas são menores, e com menor irradiância, as plantas perderam boa parte das folhas, como observado na Figura 27.

Figura 27 – Número de folhas de plantas de Cabreúva.



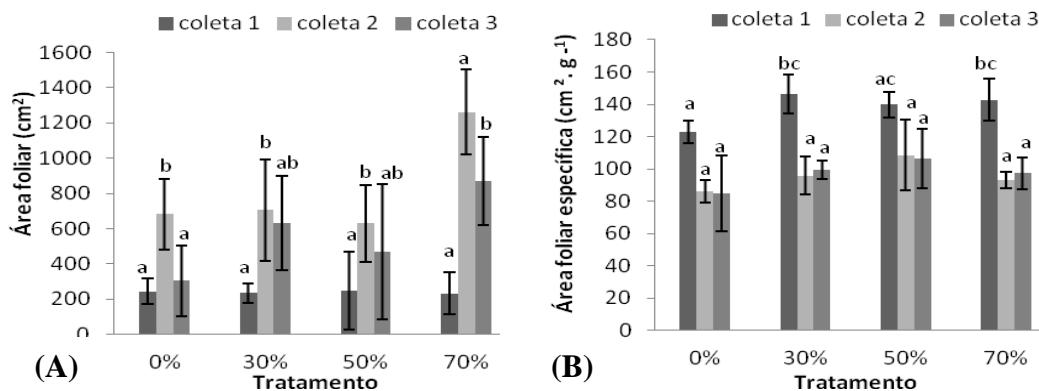
Fonte: Santos, A. S., 2015.

A taxa de perda das folhas durante o inverno foi maior em 2014 e menor no inverno de 2015. Vale ressaltar que as temperaturas máximas e mínimas do inverno de 2014 foram menores que as do inverno em 2015. Além disso, no primeiro inverno as plantas aclimatadas (em 2014), estavam passando pelo estresse de adaptação ao novo ambiente, estresse do transplante e o estresse da nova estação que naturalmente provoca perdas em número de folhas devido a caducifolia da espécie. O oposto ocorreu nas plantas do tratamento a 50% de

sombreamento no inverno de 2015, que aumentou consideravelmente seu número de folhas, no entanto o desvio padrão também foi alto. Isto deve-se a algum fator não controlado. Em agosto, a taxa de número de folhas caiu consideravelmente.

No parâmetro de AF, na primeira coleta de plantas não ocorreu diferença entre os tratamentos. Na AFE a diferença esteve entre o tratamento a pleno sol, com maior valor médio de áreas, e os tratamentos sombreados com 30% e 70% apresentando os menores valores médios. Na segunda coleta a maior média em AF ocorreu no tratamento mais sombreado que apresentou diferença com o tratamento a pleno sol, 30% e 50%. Os tratamentos pleno sol e 30% apresentaram as menores médias. Na AFE não ocorreu diferença entre os tratamentos. Na terceira coleta para AF o tratamento mais sombreado (70%), onde ocorreu a maior média, apresentou diferença com o tratamento a pleno sol, que obteve o menor valor médio. Na AFE, não ocorreu diferença entre os tratamentos (Figura 28).

Figura 28 - Área foliar (A) e área foliar específica (AFE) de Cabreúva.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

Na primeira coleta de plantas nas massas secas e frescas de folha, não ocorreu diferença entre os tratamentos. Na segunda coleta nas MFF e MSF a diferença ocorreu entre o 70% e os tratamentos com 0%, 30% e 50%; as maiores médias ocorreram no 70% e a menor

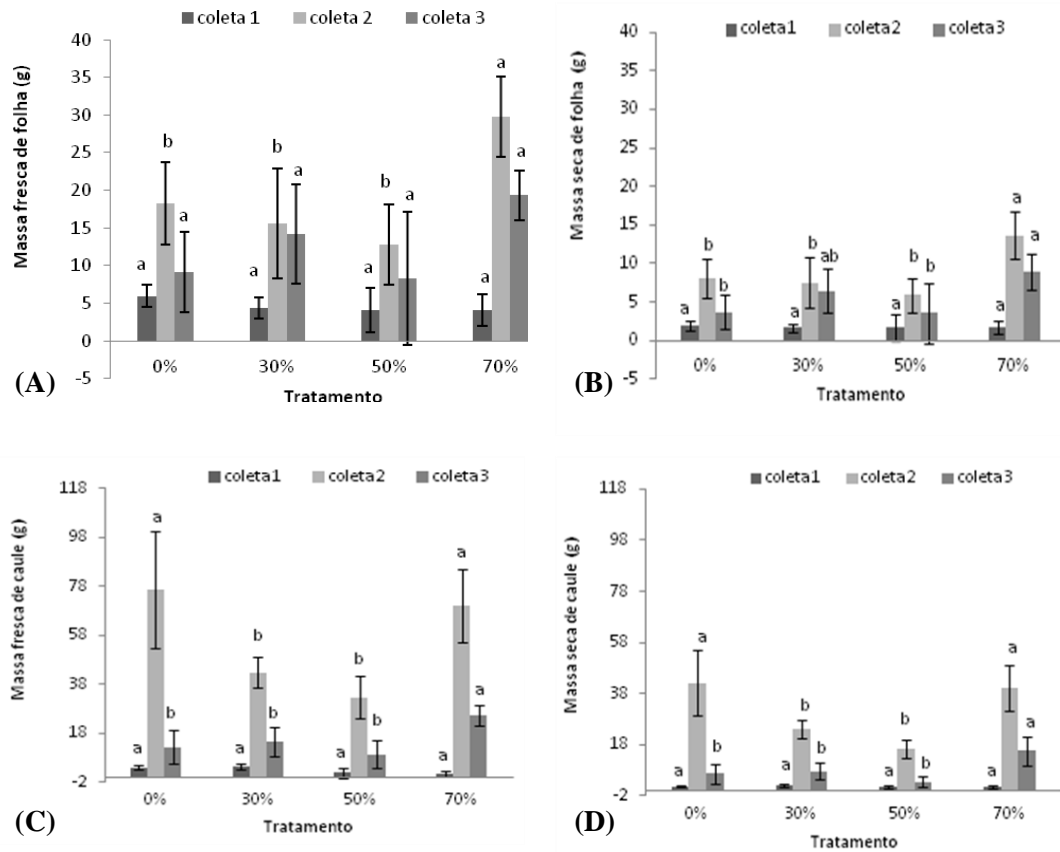
no 50% de luminosidade. O mesmo ocorreu para as médias na terceira coleta na MSF com maior média no 70% e menor no 50%, e as diferenças ocorreram entre o 70% e os tratamentos com 0% e 50%; na MFF, embora tenha ocorrido diferença entre os tratamentos, o Teste de Tukey mostrou que as diferenças não eram significativas. Isto deve-se ao fato de que as plantas, durante esse período apresentaram alta variabilidade, ocorrendo o oposto da segunda coleta para esta variável (Figura 29 – A e B).

Estes resultados corroboram com os dados de NF (Figuras 27), em que plantas no tratamento mais sombreado apresentaram maior número de folhas e maior área foliar na primeira e segunda coleta (novembro/2014 e abril/2015). Quando as plantas estão em ambiente onde há menor radiação luminosa, estas ampliam a AF para maximizar a eficiência de captação de energia, para realização dos processos fotossintéticos e conversão em biomassa. Estes resultados são similares ao que acontece no interior da floresta em plantas de sombra.

Diversos estudos tem relatado que algumas espécies florestais são capazes de reajustar seu aparelho fotossintético, de maneira que a radiação luminosa ambiental seja utilizada de forma mais eficiente pelo vegetal, sendo que as respostas dessa adaptação serão refletidas no crescimento das mesmas de maneira geral (ALMEIDA, 2007; CASTRO, 2002; CAMPOS; UCHIDA, 2002; FERREIRA, 2007; LARCHER, 2000; LOUSTAU et al., 2001; RADFORD, 1967; SILVA et al., 2007; VILELA; RAVETTA, 2000).

Para o caule na primeira coleta não ocorreu diferença entre os tratamentos; na segunda coleta o tratamento mais sombreado foi diferente dos tratamentos com mais luminosidade (0% e 30%), com maior no 70% e a menor no 50%; para terceira coleta o tratamento mais sombreado apresentou as maiores médias nas massas secas e massas frescas de caule; Na MFC e na MSC a diferença ocorreu entre o 70% e os tratamentos intermediários (30% e 50%) (Figura 29 – C e D). Estes resultados de biomassa do caule estão correlacionados com o NF, AF e massas de folha, onde o 70% apresentou as maiores médias para obtenção de energia solar que chega até as folhas das plantas. O maior investimento em AF no 70% culminou em maior acúmulo de biomassa em plantas submetidas nesse tratamento.

Figura 29 – Massa fresca de folha (A), massa seca de folha (B), massa fresca de caule (C), e massa seca de caule (D) de Cabreúva nas épocas de coletas.

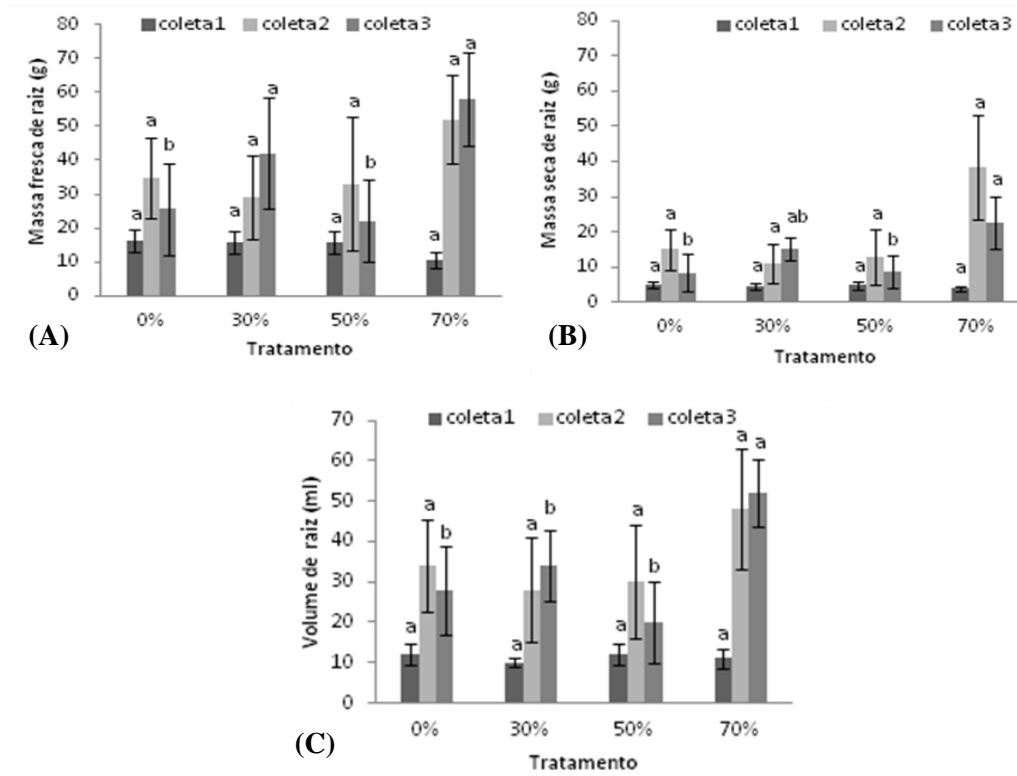


Fonte: Santos, A. S., 2015.

Pode-se observar na Figura 29 – C e D que as massas do caule da terceira coleta foram maiores que as massas da segunda coleta. O mesmo padrão ocorreu para plantas de Açaita nestas variáveis. Isto pode ter ocorrido devido as plantas terem usado das suas reservas para se manterem durante o inverno, período que perderam boa parte de suas folhas ocorrendo significativa redução na taxa fotossintética em decorrência da menor luminosidade, menores temperaturas máximas e mínimas e consequentemente menor taxa de crescimento. Após o inverno, ainda que tenha ocorrido um aumento nas temperaturas, houve também aumento no volume de chuva de setembro a outubro, durante o início da nova estação (primavera) as plantas continuaram não investindo significativamente em crescimento e sim em produção de folhas. Assim sua biomassa foi alterada em relação a segunda coleta.

Para as raízes na primeira e na segunda coleta, não ocorreu diferença entre os tratamentos nas massas secas e frescas e no volume. Isso pode ter ocorrido devido ao alto desvio padrão que as plantas apresentaram nessas variáveis e impedindo assim a diferenciação estatística. Na terceira coleta, as diferenças entre os tratamentos nas variáveis de MFR, MSR e no VolR se expressaram entre o tratamento mais sombreado e o pleno sol, com maior média no tratamento mais sombreado (70%) e a menor em plantas do 50% de luminosidade (Figura 30 – A e B).

Figura 30 – Massa fresca (A), seca (B) e volume (C) de raiz de Cabreúva nas épocas de coletas.



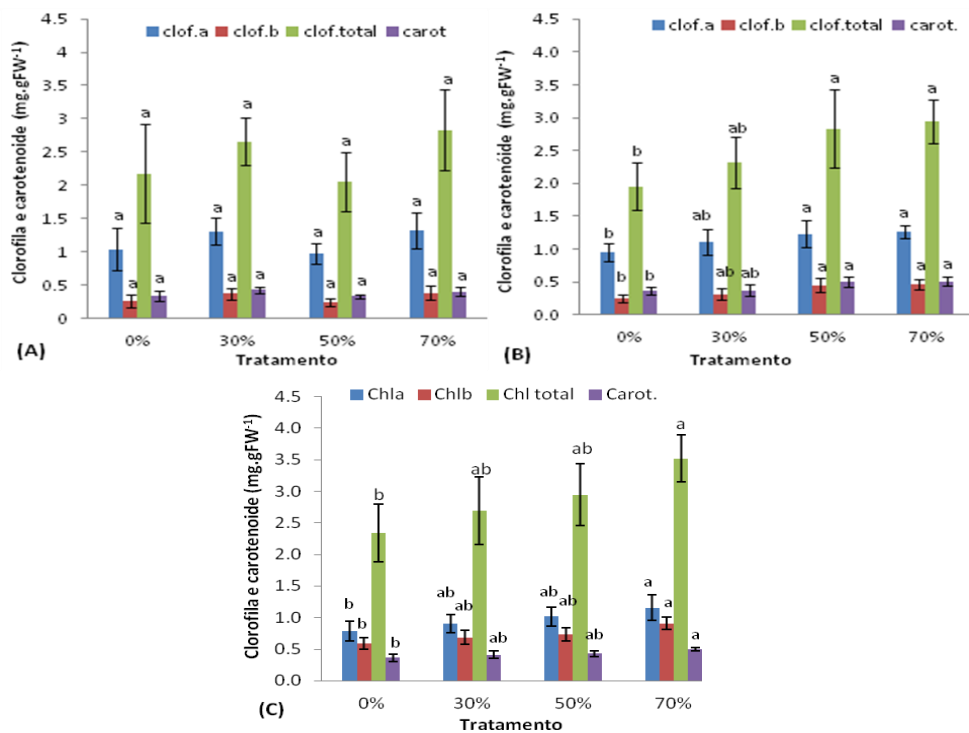
Fonte: Santos, A. S., 2014.

Nos pigmentos clorofilas *a*, total, e no carotenóide, na primeira coleta de plantas, não ocorreu diferença entre os tratamentos conforme mostra a Figura 31 – B. Na segunda coleta ocorreu diferença entre os tratamentos. Nas clorofilas *b*, total e no carotenóide o tratamento a

pleno sol, foi diferente dos tratamentos com 50% e 70% de sombreamento. Na clorofila *a*, o tratamento a pleno sol, mostrou-se diferente de todos os tratamentos sombreados; e o 30% foi diferente 50% e 70%. Para clorofila *b*, total e no carotenóide, as maiores médias ocorreram no tratamento mais sombreado e as menores no tratamento com maior luminosidade (Figura 31 – B).

Para a terceira coleta, nos parâmetros de Clorofilas *a*, *b*, total, e no carotenóide, ocorreram diferenças entre os tratamentos. O tratamento a 70%, que obteve a maior média, mostrou-se diferente do tratamento a 0%, com a menor média.

Figura 31 – Teor de clorofila e carotenóide na primeira (A), segunda (B) e terceira (C) coleta de plantas de Cabreúva.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

Plantas expostas a ambiente com mais luz apresentam maior taxa de degradação dos pigmentos, uma vez que a energia solar que chega nas folhas de plantas em tratamentos com mais luminosidade é maior que àquela que chega nas plantas que estão em ambiente com

menos luz, com isso a cinética aumenta e conseqüentemente ocorre maior taxa de degradação dos pigmentos. Para Lázaro (2007), em intensidades elevadas de radiação, as moléculas de clorofila são passíveis de processos degradativos ocorrendo assim a foto-oxidação.

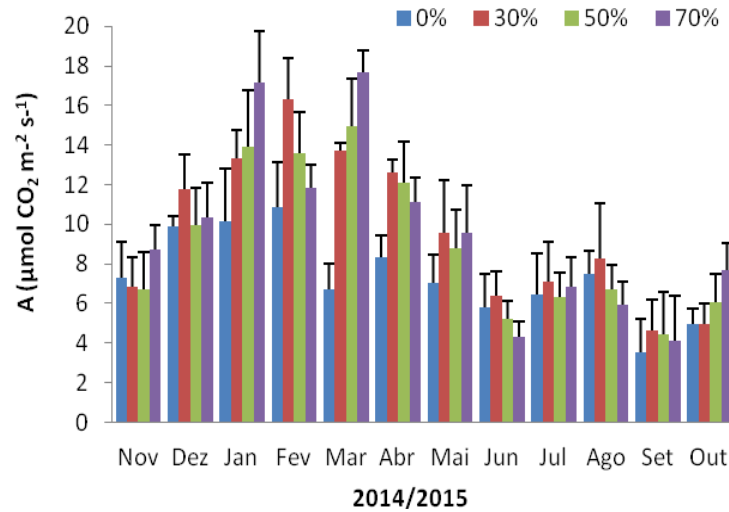
Pode-se observar na Figura 31 – A, B e C que ocorreu maior inclinação da reta nos teores de colorofilas e carotenóides nas primeira e na segunda coleta, quando comparadas com a figura 31 – A, onde não ocorre diferença entre os tratamentos. O maior valor de β_0 (inclinação/ângulo) ocorreu na segunda coleta na clorofila total. Na clorofila *a*, esse ângulo foi pouco alterado da segunda para a terceira coleta. Na terceira coleta ocorreu maior teor de clorofila total.

Na fotossíntese, no mês de janeiro, o tratamento a pleno sol que apresentou a menor média, foi diferente do tratamento mais sombreado, onde ocorreu a maior. Em março, o 70% com maior média, foi diferente de 0%, e do 30% de sombreamento. Em fevereiro, o tratamento com 30% de sombreamento foi diferente de 0% e 70%. A menor taxa fotossintética ocorreu no 30% enquanto que a maior no tratamento 0%. Para o mês de abril, 0% de sombreamento (menor média), foi diferente de 30 e 50% (maior média). Em outubro o 70%, que obteve o maior valor médio, apresentou diferença com o tratamento a pleno sol e 30% de sombreamento, com as menores médias. A maior taxa fotossintética entre os tratamentos ocorreu no bloco de março no tratamento mais escuro (Figura 32).

No tratamento a pleno sol, as maiores médias nos meses de verão, e menores nos meses das estações de inverno e primavera, isto é, de junho a outubro. No 30%, o verão e os meses de início de outono (dezembro a abril) apresentaram as maiores médias, e as menores nos meses de junho, julho, setembro e outubro. Para o tratamento mais sombreado, as maiores médias de taxa fotossintética estiveram nos meses de janeiro a abril, enquanto que as menores, foram obtidas nos meses de junho, julho, agosto e setembro.

Na estação de inverno, nos meses de junho e julho ocorreram temperaturas máximas e mínimas e na irradiância as médias mais baixas que as demais estações e no mês de outubro ocorreu a maior média de precipitação durante todo o período que o experimento foi conduzido. Estas variáveis do clima claramente influenciaram na taxa fotossintética e conseqüentemente no maior crescimento das plantas como verificado na Figura 32.

Figura 32 - Taxa assimilatória líquida em função do tempo em plantas de Cabreúva.



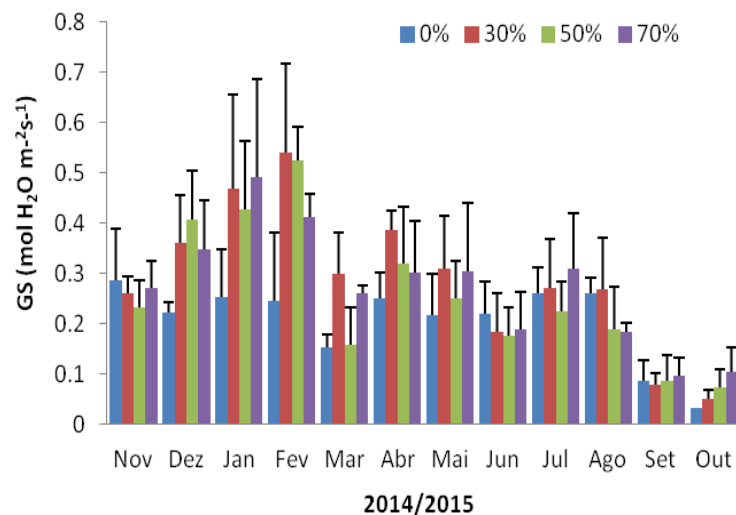
Fonte: Santos, A. S., 2014.

Nos meses com menor irradiância e temperaturas mais baixas, também ocorreram as menores taxas fotossintéticas. Isto pode-se atribuir a sensibilidade das plantas às mudanças de temperatura. A fotossíntese é um dos processos fisiológicos mais sensíveis ao calor, principalmente por causa da sensibilidade da membrana do tilacóide e da redução da produção de clorofila (RISTIC et al., 2007). Por outro lado, ocorre o aumento na taxa de respiração a medida que aumenta a temperatura (TAIZ; ZEIGER, 2013).

No parâmetro de condutância estomática, houve diferença entre os tratamentos nos meses de dezembro, fevereiro, março e outubro. No bloco de dezembro, foi detectada diferença entre o tratamento a pleno sol (menor média) e o 50% (maior média). Em fevereiro, o tratamento a pleno sol com menor média, apresentou diferença com 30 e 50% de sombreamento com maiores médias. Em março, 0% foi diferente de 30 e 50%; os tratamentos sombreados com 30 e 70% também foram diferentes entre si. A maior média ocorreu no 30% e a menor nos tratamentos 0% e no 50%. No mês de outubro, o tratamento a pleno sol que apresentou o menor valor médio, foi diferente do nível de sombreamento a 70%, que apresentou o maior valor.

No tratamento a pleno sol, as maiores médias ocorreram nos meses de novembro, janeiro, abril, julho e agosto e as menores nos meses de setembro e outubro. No 30% de sombreamento a maior média foi obtida nos meses de dezembro a fevereiro, enquanto que as menores, nos meses de setembro e outubro. Em 50% de sombreamento, as maiores médias estiveram em dezembro e janeiro, enquanto que as menores, em setembro e outubro. Para o tratamento mais sombreado a maior média esteve nos meses de janeiro e fevereiro, já as menores em setembro e outubro. Isto pode ser atribuído ao aumento na precipitação que ocorreu durante o mês de outubro o que levou a menor taxa de condutância estomática nos tratamentos.

Figura 33 Condutância estomática em função do tempo em plantas de Cabreúva.



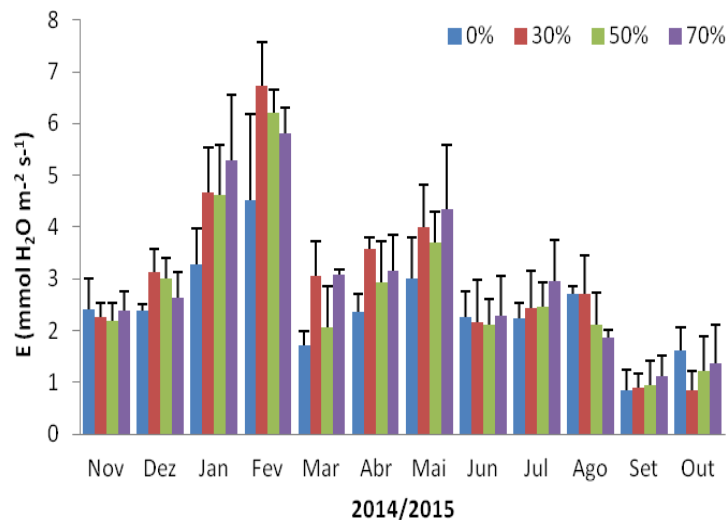
Fonte: Santos, A. S., 2015.

Na taxa de transpiração ocorreu diferença entre o tratamento a pleno sol (0%) e os tratamentos sombreados, nos meses de dezembro, janeiro, fevereiro, março, abril e agosto. Sendo que em agosto o 0% foi igual ao 30% e diferente dos demais níveis de sombreamento. A menor média de transpiração ocorreu no tratamento com 0% de sombreamento e as maiores nos tratamentos mais sombreados; contudo, o oposto ocorreu em agosto, com maior média

nos tratamentos com mais luz (0% e 30%) e a menor no tratamento mais sombreado (Figura 34).

Estes resultados das taxas de transpiração corroboram com dados de clima nas temperaturas máximas e mínimas que ocorreram nos meses de dezembro a abril (verão e outono) e um ligeiro aumento nas temperaturas e uma queda na umidade relativa do ar no mês de agosto (inverno), e embora tenha ocorrido neste ano (2015) não é comum para a estação (inverno). Em agosto ocorreu ainda a segunda menor média de umidade relativa do ar durante todo o período estudado (Figuras 4 e 7). Os dados de evapotranspiração na Figura 8, mostraram que nos blocos onde ocorre menor precipitação e menor umidade relativa do ar, há um aumento significativo em seu valor médio; a planta mostrou ser sensível a estas variações referentes às temperaturas máximas e mínimas, umidade relativa do ar e evapotranspiração.

Figura 34 Transpiração em função do tempo em plantas de Cabreúva.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

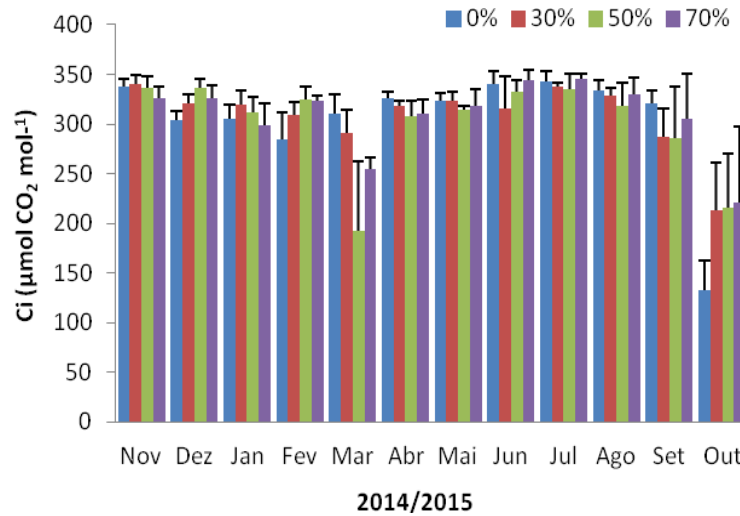
Entre os blocos, no tratamento a pleno sol, a maior média ocorreu nos meses de janeiro e fevereiro e a menor esteve em setembro. Para o 30%, o maior valor médio ocorreu em fevereiro com as menores em setembro e outubro. No 50%, a maior média ocorreu em

fevereiro e a menor em setembro. No tratamento mais sombreado, as maiores médias mantiveram-se nos meses de janeiro e fevereiro.

Para concentração interna de CO₂, ocorreram diferenças entre os tratamentos apenas nos meses de dezembro, fevereiro e março. Em dezembro e fevereiro, o tratamento a pleno sol obteve a menor média e os tratamentos sombreados as maiores médias. O tratamento a pleno sol foi diferente de 50 e 70% de sombreamento. O mesmo ocorreu no mês de fevereiro, no que se refere aos valores médios, o pleno sol obteve a maior média. O inverso ocorreu no mês de março, o tratamento a pleno sol obteve a maior média e as menores ocorreram no 50%. O tratamento com 50% de sombreamento foi diferente do 0% e 30%. Entre os blocos, e nos tratamentos com mais luz (0% e 30%), os meses de novembro, junho e julho, obtiveram as maiores médias, enquanto a menor esteve no mês de outubro, onde foi registrado uma das maiores médias mensais de temperatura máxima do ar e menor média de umidade relativa do ar. O mesmo padrão foi mantido nos tratamentos com sombreamento, ocorrendo o menor valor médio em outubro; no 30% as maiores médias estiveram nos meses de novembro e julho; no 50% as maiores estiveram em novembro, dezembro e julho e para o tratamento mais sombreado as maiores estiveram, nos meses da estação de inverno - junho, julho e agosto (Figura 35).

As plantas foram bastante sensíveis às variações climáticas, regulando sua fixação de CO₂, eficiência no uso da água, sua condutância estomática e transpiração de acordo com as variáveis do clima/recursos disponíveis, dentre elas, a luz como fator preponderante. Foram capazes de se regular com maior eficiência em ambientes com condições ótimas para seu crescimento. Em estudo feito por Tribuzy (2005), na Floresta Amazônica, as temperaturas foliares superiores a 34,5°C diminuíram a velocidade de carboxilação, diminuindo (conseqüentemente) a velocidade de transporte de elétrons. Portanto, conforme Faquhar; Sharkey (1982), a temperatura pode ainda afetar a fotossíntese devido ao aumento da demanda evaporativa do déficit de pressão de vapor, que pode conduzir ao fechamento estomático, para redução da taxa de água perdida pela transpiração; associado ao fechamento estomático pode ocorrer uma diminuição na assimilação de CO₂ e conseqüentemente na taxa fotossintética.

Figura 35 -Concentração interna de CO₂ em função do tempo em cata tratamento para plantas de Cabreúva.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

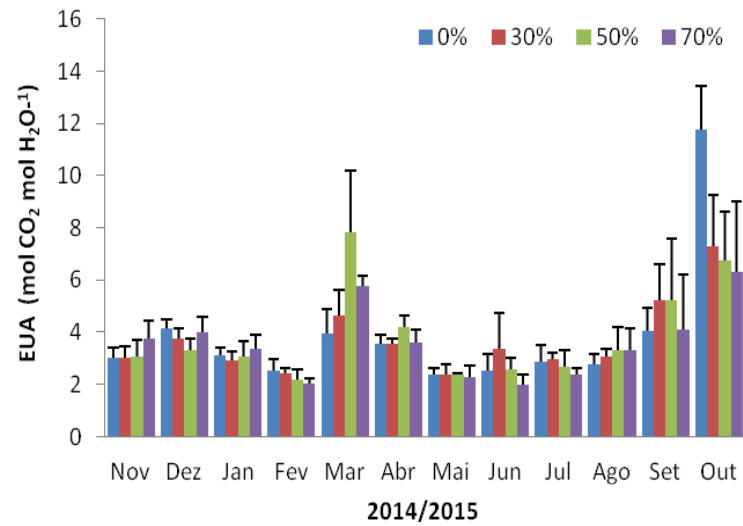
No parâmetro de eficiência no uso da água, ocorreu diferença entre os tratamentos nos meses de dezembro, março, abril e outubro. Em dezembro, o tratamento a pleno sol foi diferente do 50% de sombreamento, com maior média no pleno sol e 70%, e menor no 50%. Em março ocorreu o inverso para os valores médios, onde a maior média esteve no 50% e a menor no pleno sol; as diferenças foram detectadas entre o 50% com os tratamentos de pleno sol e 30%.

Em abril, a maior média foi mantida no 50%, e as menores nos demais tratamentos, contudo de acordo com o Teste de Tukey as diferenças não foram significativas. Ocorreu diferença ainda entre os blocos. No tratamento a pleno sol, a maior média foi encontrada no mês de outubro. Para os tratamentos sombreados, as maiores médias foram registradas nos meses de março e outubro. (Figura 36).

Conforme mostra a figura 36, a maior eficiência no uso da água ocorreu no tratamento a pleno sol no mês de outubro. Neste mês ocorreu o maior volume de chuva. Em março ocorreu um aumento abrupto da precipitação que passou de 84 mm em fevereiro para 132 mm em março. O volume de chuva (onde ocorreu com seus valores médios mais expressivos)

influenciou na eficiência do uso da água. O oposto ocorreu para Ci e E, que apresentaram suas menores taxas nos meses que registraram maior volume de chuva.

Figura 36 - Eficiência no uso da água em função do tempo em cada tratamento em plantas de Cabreúva.



Fonte: Santos, A. S., 2015.

6. CONCLUSÃO

Plantas de *Myrocarpus frondosus* Allem. e *Luehea divaricata* Mart. & Zucc. ajustaram suas estruturas morfológicas como número de folhas e brotos, área foliar e área foliar específica, caule e raiz, nos ambientes que foram inseridas e de acordo com a sazonalidade para garantir sua sobrevivência, obtendo mais bifurcações no tratamento não sombreado e na estação com maior período de luminosidade, e menor nos ambientes de sombra e na estação com pouco período de luminosidade (inverno).

O crescimento das mudas foi sensível às variações climáticas de cada estação durante o período de estudo. E o tratamento com 70% de sombreado proporcionou maior crescimento em altura e diâmetro em plantas de Cabreúva. Para mudas de Açoita-cavalo o maior crescimento em altura ocorreu no 70% seguido do 0%; no diâmetro o tratamento a pleno sol proporcionou maior crescimento seguido do 70%. E quanto aos pigmentos fotossintéticos, os maiores teores ocorreram em plantas de ambientes de sombra.

Os resultados mostraram que os níveis de sombreado combinados adequadamente com a luminosidade do ambiente melhoram o crescimento das plantas nas estações com maior período de luminosidade. Pode-se indicar, que as espécies sejam plantadas no enriquecimento de capoeira, intercalando-as com outras espécies que lhes proporcione sombreado e microclima que propicie a sua adaptação e crescimento sadio no campo.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, M. **Simulação gráfica do crescimento do plantio de milho**. Dissertação (mestrado em Engenharia Agrícola) – Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul, 2007.
- ALVES, A. O. **Estudo da Fotossíntese de Espécies Dominantes em Floresta de Transição do Sudoeste da Amazônia**. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Física e Meio Ambiente para obtenção do Título de Mestre na Universidade Federal de Mato Grosso. 2004.
- ANDRADE, R.; LIMA, A.; CAVALCANTE, S.; SANTOS, J.; SILVA, M.; LIMA, S.; PAIVA, R. **Caracterização da radiação solar acumulada no crescimento vegetativo do algodoeiro colorido BRS Rubi submetidas a diferentes lâminas de irrigação**. IV Congresso Brasileiro de Mamona e I Simpósio Internacional de Oleaginosas Energéticas. João pessoa, PB. 1197p. 2010.
- ANGELOCCI, I. R.: Águas nas plantas e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera. **Introdução ao tratamento biofísico**. ed. 2002.
- BERG, M. J.; TYMOCZKO, J. L.; STRYER, L. Transducing and storing energy. The light reactions of photosynthesis. In: FREEMAN, W. H.; et al. *Biochemistry*. 2002. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/>>. Acesso em: 30 jun. 2015.
- BLACKBURN G.A. Spectral indices for estimating photosynthetic pigment concentrations: a test using senescent tree leaves. **International Journal of Remote Sensing**, v.19, n.4, p. 657-675, Mar.1998a.
- BLACKBURN, G.A. Quantifying chlorophylls and carotenoids at leaf and canopy scales: an evolution of some hyperspectral approaches. **Remote Sensing of Environment**, v.66, n.3., p.273-285, May. 1998b.
- BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v.28, p.355-377, 1977.
- BROGE, N. H.; LEBLANC, E. Comparing prediction power and stability of broadband and hyperspectral vegetation indices for estimation of green leaf area index and canopy chlorophyll density. **Remote Sensing of Environment**, v. 76, p.156-172. 2001.
- BERRY, J. A.; E BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant physiology**, v.31, p. 491,1980.
- CASTRO, A.H.F.; ALVARENGA, A.A. Influência do fotoperíodo no crescimento inicial de plantas de confrei (*Symphytum officinale* L.). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 26, n. 1, p. 77-86, 2002.

COSTA, N. L.; MAGALHÃES, J. A. Produção de forragem em sistemas silvipastoris. 2006. Disponível em: <<http://www.clicnews.com.br/agropecuaria/view.htm?id=50830>>. Acesso em: 28 maio. 2013.

CAMPOS, M.A.A.; UCHIDA, T.: Influência do sombreamento no crescimento de mudas de três espécies amazônicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília**, v.37, n.3, p.281-288. 2002.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies Florestais Brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira.** Colombo: EMBRAPA/CNPQ, 640p. 1994.

CORRÊA. P. C; HIGUCHI, N.; SOUZA, C. A. S.: Avaliação do Padrão de Incremento Individual das Famílias Lecythidaceae, Fabaceae e Sapotaceae em uma Área da Zf-2. **XIX Jornada de Iniciação Científica PIBIC INPA - CNPq/FAPEAM.** 2010.

CODOGNOTTO, L. M. et al. Efeito do alumínio nos teores de clorofilas de plântulas de feijão-mungo e labe-labe. **Revista Ecosistema**, v. 27, n. 12, jan./dez. 2002.

DALMOLIN, A.C. ET AL: Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. **R. bras. Bioci.**, Porto Alegre, v. 13, n. 1, p. 41-48, jan./mar. 2015.

DOSSEAU, S., ALVARENGA, A.A., SANTOS, M.O. & ARANTES, L.O.. Influência de diferentes condições de sombreamento sobre o crescimento de *Tapira guianensis* Alb. **Revista Brasileira de Biociências**, 5: 477-479. 2007.

EMBRAPA. Espécies Arbóreas Brasileiras. Disponível em:<http://www.cnpf.embrapa.br/pesquisa/efb/index_especies.htm>. Acessado em: 03 de julho de 2014.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, Washington, v. 33, p. 317-345, June 1982.

FERREIRA, O.G.L.; ROSSI, F.D.; ANDRIGHETTO, C. DDA – **Determinador Digital de Áreas: Software para determinação de área foliar, índice de área foliar e área de olho de lombo.** Versão 2.0. Santo Augusto: IFFarroupilha. 2008.

FERREIRA, V. M. **Aspectos fisiológicos de cunhã (*Clitoria ternatea* L.) submetida a estresse hídrico e sombreamento.** Tese (Doutorado em Agronomia) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2001.

FINGER, C. A. **Fundamentos da biomatria florestal.** Ed. UFSM. p.175. 1992.

FRANCO, A. M. & DILLENBURG, L. R.: Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. **Hoehnea** 34(2): 135-144. 2007.

GERHARDT, G. **Utilização do spad 502 e sua relação com área foliar específica de três espécies florestais na região de Humaitá-Amazonas**. Monografia – Humaitá-UFAM. 43p. 2010.

GONÇALVES, J.F.C.; VIEIRA, G.; MARENCO, R.A.; FERRAZ, J.B.S.; SANTOS JUNIOR, U.M.; BARROS, F.C.F. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environments. **Acta Amazonica**, Manaus, v.35, n.1, p.23–27, 2005.

GONÇALVES, J.F.C.; SILVA, C. E. M; JUSTINO, G. C.; JUNIOR, A. R. N. Efeito do ambiente de luz no crescimento de plantas jovens de mogno (*Swietenia macrophylla* King). **Sci. For.**, Piracicaba, v. 40, n. 95, p. 337-344, set. 2012.

HALLIDAY & RESNIC.: Ondas Eletromagnéticas. Óptica e Física Moderna. **Fundamentos de Física**. vol. 4. Ed. LTC. ed. 8.2007.

HEWTT, P. G. Propriedades da luz. **Física conceitual**. Ed Bookman. ed 9. pg 441. 2002.

HISCOX, J.D; ISRAELSTAM, G.F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Can. J. Bot.** v.57, p. 1132-1334, 1979.

LÁZARO, C. C. M.: **Efeito do sombreamento em variedades de *Stylosanthes guianensis***. Jaboticabal - São Paulo – Brasil maio de 2007.

LARCHER, W.: **Ecofisiologia Vegetal**. Editora Rima, São Carlos. 532p. 2000.

LICHTENTHALER, H.K.: **Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes**. **Methods Enzymol.** 148, 350-82,1987.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 2. ed. Nova Odessa: Plantarum. 368 p. 2002.

LOUSTAU, D.; HUNGATE, B.; DRAKE, B.G.; WATER, Nitrogen, rising atmospheric CO₂ and terrestrial productivity. IN: ROY, J.; SAUGIER, B.; MOONEY, H.A (Eds). **Terrestrial Global Productivity**. p. 123-167. 2001.

MORENO, J. A. **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Secretaria da Agricultura,. 42 p. 1961

ODUM, E.P. **Ecologia**. Editora Guanabara Koogan S.A. 434p. 1983.

- OKUNO, E., CALDAS, I., CHOW, C.: **Física para ciências biológicas e biomédicas**. 1982.
- RADFORD, P. J.: Growth Analysis Formulae - Their Use and Abuse. **Crop Science** 7: 171. 1967.
- RAVEN, Peter H. **Fotossíntese, luz e vida. Biologia vegetal**. Ed. Guanabara Koogan. ed 7. Cap 7. Pg. 129. 1936.
- REGO, G. M.; POSSAMAI, E. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do Jequitibá-rosa. **Boletim de Pesquisa Florestal, Embrapa Florestas**, n. 53, p. 179-194, 2006.
- RISTIC, Z.; BUKOVNIK, U.; PRASAD, P.V.V. Correlation between heat stability of thylakoid membranes and loss of chlorophyll in winter wheat under heat stress. **Crop Science**, 47:2067-2073, 2007.
- ROMANO, M. R.: **Análise de crescimento, produção de Biomassa, Fotossíntese e Biossíntese de Aminoácidos em Plantas Transgênicas de Tabaco (Nicotiana tabacum L.) que Expressa o Gene lhcb1 *2 de Ervilha**. Dissertação de Mestrado apresentado a Escola Superior Luiz de Queirós. Universidade de São Paulo. Piracicaba. 2001.
- REITZ, R.; KLEIN, R. M.; REIS, A. Projeto madeira do Rio Grande do Sul. [S.l.]: Herbário Barbosa Rodrigues; **Secretaria da Agricultura e Abastecimento-DRNR**, 525 p.1988.
- SANTOS, M. D. M. **Fotossíntese**. UNESPE, Jaboticabal. 2005.
- SESMA, E.B., DEMUNER,V.G & HEBLING, S.A. Efeito de diferentes níveis de sombreamento sobre o crescimento inicial de *Jatropha curcas* L. em casa de vegetação. **Natureza online**, 7: 31-36. 2009.
- SILVA, B.M.S; LIMA, J.D.; DANTAS, V.A.V.; MORAES, W.S.; SABONARO, D.Z. Efeito da luz no crescimento de mudas de *Hymenaea parvifolia* Huber. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.31, n.6, p.1019-1026. . 2007.
- SILVA, R. P. ET AL. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Rev. Forest Ecology and Management** 166., 295–301., 2002.
- SILVA ET. AL.: Uso de banda dendrométrica na definição de padrões de crescimento individual em diâmetro de árvores da bacia do rio cuieiras. **Acta Amazonica** 33 (1): 67-84 . 2003.
- SYVERTSEN, J.P.; LLOYD, J.J. Citrus. In: SCHAFFER, B.; ANDERSEN, P.C. Handbook of environmental physiology of fruit crops – **subtropical and tropical crops**. Boca Raton:**CRC Press**,. cap.4, p.65-100. 1994.

TAIZ, L & ZEIGER, E.; **Fisiologia Vegetal**. Ed. Artmed. 3a ed. 2006.

TAIZ, L & ZEIGER, E.; **Fisiologia Vegetal**. Ed. Artmed. 5a ed. 2013.

TRIBUZY, E. S. : Variações da Temperatura Foliar do Dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia central. Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Ecologia Aplicada. Universidade de São Paulo – USP. Piracicaba, 2005.

TUCKER, C. J. Asymptotic nature of grass canopy spectral reflectance. **Applied Optics**, v. 16, p. 1151–1156, 1977.

UCHIDA, T. & CAMPOS, A. A.: **Influência do Sombreamento no Crescimento de Mudanças de Cumarú (*Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. – Fabáceae), Cultivadas em Viveiro)**. INPA. 2000.

VIEIRA, S. A.: **Mudanças globais e taxa de crescimento arbóreo na Amazônia**. Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Doutor em Ciências, Área de Concentração: Energia Nuclear na Agricultura. 2003.

VILELA, A.E.; RAVETTA, D.A.: The effect of radiation on seedling growth and physiology in four species of *Propolis* L. (Mimosaceae). **Journal of Arid Environmental, London**, v.44, n.4, p.415-423. 2000.