



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO VEGETAL

ALYNE OLIVEIRA LAVINSKY

CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS E CRESCIMENTO INICIAL DE
MUDAS DE *EUTERPE EDULIS* EM AMBIENTES DE ‘CABRUCA’

ILHÉUS – BAHIA
2009



Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

ALYNE OLIVEIRA LAVINSKY

**CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS E CRESCIMENTO INICIAL DE
MUDAS DE *EUTERPE EDULIS* EM AMBIENTES DE ‘CABRUCA’**

Dissertação apresentada para a obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal, à Universidade Estadual de Santa Cruz.

Área de concentração: Cultivo em ambiente tropical úmido

Orientador: Prof. Dr. Fábio Pinto Gomes

Co-orientadores: Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke

Prof. Dra. Solange França

ILHÉUS – BAHIA

2009

ALYNE OLIVEIRA LAVINSKY

**CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS E CRESCIMENTO INICIAL DE
MUDAS DE *EUTERPE EDULIS* EM AMBIENTES DE ‘CABRUCÁ’**

Ilhéus, BA, 30/03/2009.

Fábio Pinto Gomes – DS

UESC/DCB

(Orientador)

Alex-Alan Furtado de Almeida – DS

UESC/DCB

Marcelo Schramm Mielke – DS

UESC/DCB

Rogério Ferreira Ribas – DS

UFRB

DEDICATÓRIA

Aos meus queridos avos, dedico.

AGRADECIMENTOS

À Deus acima de tudo por me dar forças para superar todas as dificuldades e fé para finalizar com sucesso mais esta etapa; além de ter colocado muita gente boa no meu caminho;

Aos meus pais e colaboradores, Eduardo César e Rita, pela amizade, exemplo, amor incondicional, além de terem feito tudo que estava ao alcance para me ajudar sempre, por me encaminharem na vida com tanto carinho, paciência, respeito e valores. À minha irmã, Manuella (Manu), pela amizade, sugestões, além das ajudas na implantação e finalização do experimento. Ao meu amigo e namorado Leandro Oliveira (Nando), que com muito amor esteve presente, torcendo pelo meu sucesso, cuidando de mim e apoiando todas as minhas decisões.

Ao meu orientador, Prof. Fábio Pinto Gomes, por ter aceitado mais um “pacote” para orientar e tê-lo feito de forma tão perfeita. Admiro-o pela sua grande sabedoria, habilidade para transferir seus conhecimentos, sua forma dinâmica e organizada de conduzir tanto a vida profissional como a pessoal, sem contar a sua simpatia, sinceridade e senso de humor. Tenho certeza que isto ficou evidente não só para mim, mas para todos os estudantes envolvidos no grupo direta ou indiretamente sob a sua orientação nestes dois anos de convivência. Só tenho a agradecer-lo pela sua acolhida, exemplo, amizade, ensinamentos transmitidos, paciência, sem contar a dedicação, confiança, acompanhamento e orientação em todas as etapas deste trabalho;

Ao meu eterno orientador, Prof. Marcelo Schramm Mielke, pela sua grande sabedoria, habilidade para transferir seus conhecimentos, sem contar sua simplicidade, simpatia, paciência e educação. Nestes cinco anos de convivência cansei de ouvir de meus colegas que o sonho deles era ter um orientador como “Mielke”. Agradeço-o pelo exemplo, amizade, confiança, ensinamentos transmitidos (até mesmo à distância) e por todas as oportunidades dentro desta Universidade que tanto contribuíram para minha formação profissional e pessoal;

À Profa Solange França (Sol), pela sua alegria, amizade, confiança, torcida, ensinamentos transmitidos e constantes conselhos e apoios tanto na vida pessoal como acadêmica;

Ao viveirista Carlos Alex, que gentilmente nos cedeu mudas para uso neste estudo;

Aos bolsistas de Iniciação Científica, Dinara Andrade Mercês pelo acompanhamento durante as medições quinzenais das variáveis de crescimento; Josafá Amaral Filho pela tiragem das fotografias hemisféricas; Nicolle Almeida pela organização dos dados de microclima; não posso me esquecer da amiga Valéria Fernandes, que ajudou na realização de cortes anatômicos e da prof. Delmira que viabilizou a realização destes.

À todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da UESC (PPGPV/UESC), pelos conhecimentos transmitidos e atenção nos momentos que precisei. Em especial, aos queridos profs. Alex-Alan F. Almeida e Sérgio Oliveira.

À responsável pela manutenção da limpeza das dependências do PPGPV/UESC, Marlene, a ex-ajudante da secretária do colegiado, Kelly, aos colegas de todas as turmas do Mestrado, em especial Tacila Ribeiro e Júnea Leandro, a todos os amigos da GERLAB (Alê, Anderson, Seu Brás, Caetano, Camila, Dona Carmem, Carminha, Coalito, Crisoca, prof. Delmira, Tiozão, Geo, Gafanhoto, Keilita, Índia, Indiara, Isra, Joly, John, Lima, Lucy, Myle, Osmalino, Potira, Seu Raimundo, Stefla, Talissa, Tiquinho), aos queridos da praia Gilma, tia Nega e Giu, e ao amigo prof. Saúl Edgardo Méndez Sanches, pelo agradável convívio e torcida;

Ao Sr. Luiz Freire e todos os funcionários de campo, pelo riso e apoio que nunca me foi negado;

Ao Sr. Artur Stelzer (Projeto SOS Palmitreiro), a profa. Robin Chazdon e amiga Natália Arantes Feijó, pelo fornecimento de materiais para consulta bibliográfica;

Aos membros da banca de qualificação, profs. Alex-Alan Furtado de Almeida e Solange França, por terem aceitado o convite de participação da banca de qualificação e acrescentarem valiosas sugestões para elaboração deste trabalho as quais eu me orgulho de ter acrescentado/corrigido;

Aos membros da banca de defesa, profs. Alex-Alan Furtado de Almeida, Marcelo Schramm Mielke e Rogério Ribas Ferreira, por terem aceitado o convite de participação da banca de defesa e acrescentarem valiosas sugestões para finalização deste trabalho as quais eu me orgulho de ter acrescentado/corrigido;

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia pela bolsa de Mestrado;

À UESC pela oportunidade de realização do Curso, bem como apoio logístico e financiamento do Projeto;

À todos que, de alguma forma, contribuíram com a realização deste trabalho.

Muito Obrigada!

**Cada pessoa que passa em nossa vida passa sozinha,
É porque cada pessoa é única e nenhuma substitui a outra!
Cada pessoa que passa em nossa vida passa sozinha e não nos deixa só
Porque deixa um pouco de si e leva um pouquinho de nós.
Essa é a mais bela responsabilidade da vida
E a prova de que as pessoas não se encontram por acaso.
(Charles Chaplin)**

**Lembremo-nos de que o homem interior se renova sempre.
A luta enriquece-o de experiência,
A dor aprimora-lhe as emoções
E o sacrifício tempera-lhe o caráter.
(Chico Xavier)**

**Qualquer atividade torna-se criativa e prazerosa quando quem a pratica se interessa por
fazê-la bem feita, ou até melhor.
(John Updike)**

**Sucesso só vem antes do trabalho no dicionário
(Anônimo)
... e estudo vem antes de tudo isso.
(Fábio Gomes).**

LISTA DE TABELAS

| Tab. | | Págs. |
|------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| 1 | Análise química e de pH do solo utilizado no experimento. | 21 |
| 2 | Valores médios (\pm erro padrão) das condições de irradiância (I) nos ambientes de sub-bosque e clareira numa área de ‘Cabruca’ localizada no Campus da UESC. Radiação direta foi definida como valores de I maiores que $50 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$. ($n = 10$). | 27 |
| 3 | Respostas de indução fotossint\u00e9tica a um aumento na irradi\u00e2ncia em mudas de <i>Euterpe edulis</i> crescidas no sub-bosque durante o m\u00eas de agosto. Valores m\u00e9dios (\pm erro padr\u00e3o) de 3-4 repeti\u00e7\u00f5es. | 34 |
| 4 | Vari\u00e1veis de trocas gasosas foliares em mudas de <i>Euterpe edulis</i> Martius no sub-bosque e clareira de uma \u00e1rea de ‘Cabruca’ ap\u00f3s curva de satura\u00e7\u00e3o da irradi\u00e2ncia quando PAR $>400 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aos 21 e 110 dias ap\u00f3s aplica\u00e7\u00e3o dos tratamentos. Valores s\u00e3o m\u00e9dias (\pm erro padr\u00e3o) de 3-4 repeti\u00e7\u00f5es. | 40 |
| 5 | Par\u00e2metros derivados da curva de satura\u00e7\u00e3o da fotoss\u00edntese em resposta \u00e0 irradi\u00e2ncia em folhas de <i>Euterpe edulis</i> Martius no sub-bosque e clareira de uma \u00e1rea de ‘Cabruca’ aos 21 e 110 dias ap\u00f3s aplica\u00e7\u00e3o dos tratamentos. Valores s\u00e3o m\u00e9dias (\pm erro padr\u00e3o) de 3-4 repeti\u00e7\u00f5es. | 43 |
| 6 | Sum\u00e1rio da an\u00e1lise da vari\u00e2ncia para os n\u00edveis de irradi\u00e2ncia ($gl = 1$) em vari\u00e1veis de crescimento de mudas de <i>Euterpe edulis</i> Martius previamente aclimatadas durante 250 dias \u00e0s condi\u00e7\u00f5es de irradi\u00e2ncia sub-bosque e avaliado comportamento ap\u00f3s 158 dias de transfer\u00eancia para clareira. Valores s\u00e3o m\u00e9dias \pm erro padr\u00e3o de 9 repeti\u00e7\u00f5es. | 44 |

LISTA DE FIGURAS

| Fig. | | Págs. |
|------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| 1 | Distribuição geográfica das populações de <i>E. edulis</i> no território brasileiro. | 4 |
| 2 | Aspectos morfológicos da palmeira <i>Euterpe edulis</i> Mart. a) estirpe. b) sementes. c) detalhe da inflorescência monóica, flores masculina (seta estreita) e feminina (seta larga). d) frutos maduros. | 5 |
| 3 | Tucano se alimentando dos frutos de um palmiteiro (<i>Euterpe edulis</i>). Na Mata Atlântica, não apenas os tucanos, mas outros animais dependem dos palmiteiros para sobreviverem. | 7 |
| 4 | Potencial agroeconômico de <i>E. edulis</i> | 8 |
| 5 | a) Catador de palmito realizando processamento ilegal do palmito de <i>E. edulis</i> . b) transporte de barco. | 9 |
| 6 | Comparativo da cobertura da Mata Atlântica anos 1500 e 2007. | 10 |
| 7 | Área de ‘Cabruca’ localizada no <i>Campus</i> da UESC. | 12 |
| 8 | Distribuição da precipitação (barras) e temperaturas mensais médias (○), máximas (□) e mínimas (■) para o município de Ilhéus, BA, no período correspondente a julho de 2007 até outubro de 2008. Fonte: Estação CEPEC. | 20 |
| 9 | Medições quinzenais do diâmetro do coleto em muda transferida à clareira. | 25 |
| 10 | Curso diário da irradiância (<i>I</i>) nos ambientes de sub-bosque e clareira numa área de ‘Cabruca’ localizada no <i>Campus</i> da UESC. Medições foram realizadas nos dias: a) outono - 29/04/2008, b) inverno - 05/08/2008. | 27 |
| 11 | Curso diário da umidade relativa e temperatura do ar nos ambientes de sub-bosque e clareira numa área de ‘Cabruca’ localizada no <i>Campus</i> da UESC. Medições foram realizadas nos dias: a) outono - 29/04/2008, b) inverno - 05/08/2008. | 28 |
| 12 | Valores médios de taxa fotossintética líquida (<i>An</i>), condutância estomática ao vapor d’água (<i>gs</i>), razão das concentrações interna e atmosférica de CO ₂ (<i>Ci/Ca</i>) e taxa transpiratória (<i>E</i>) em folhas de mudas de <i>E. Edulis</i> crescidas no sub-bosque e clareira, quando valores a 600 μmol fótons m ⁻² s ⁻¹ durante o mês de maio. Teste – F, * <i>p</i> < 0,05; e ns <i>p</i> ≥ 0,05. | 30 |
| 13 | Máxima eficiência quântica (<i>Fv/Fm</i>), fluorescência mínima (<i>F0</i>) e máxima | |

- (Fm) do fotossistema 2 (PS2) em folhas de mudas de *Euterpe edulis* Martius no sub-bosque e clareira em uma área de 'Cabruca'. Valores são médias (\pm erro padrão) de 4 -8 repetições, sendo uma folha por planta. Teste – F, * $P < 0,05$; e ns $P \geq 0,05$. 32
- 14 Valores médios de taxa fotossintética líquida (A_n), condutância estomática ao vapor d'água (g_s), razão das concentrações interna e atmosférica de CO_2 (C_i/C_a) e taxa transpiratória (E) em folhas de mudas de *E. Edulis* crescidas no sub-bosque e clareira, quando valores a $5 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante o m\u00eas de agosto. Valores s\u00e3o m\u00e9dias de 3-4 repeti\u00e7\u00f5es (\pm erro padr\u00e3o). Teste – F, * $p < 0,05$; e ns $p \geq 0,05$. 36
- 15 Valores m\u00e9dios de taxa fotossint\u00e9tica l\u00edquida (A_n), condut\u00e2ncia estom\u00e1tica ao vapor d'\u00e1gua (g_s), raz\u00e3o das concentra\u00e7\u00f5es interna e atmosf\u00e9rica de CO_2 (C_i/C_a) e taxa transpirat\u00f3ria (E) em folhas de mudas de *E. Edulis* crescidas no sub-bosque e clareira, quando simulado a $600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante o m\u00eas de agosto. Valores s\u00e3o m\u00e9dias de 3-4 repeti\u00e7\u00f5es (\pm erro padr\u00e3o). Teste – F, * $p < 0,05$; e ns $p \geq 0,05$. 38
- 16 Crescimento e incremento em di\u00e2metro de mudas de *Euterpe edulis* Martius durante 158 dias em condi\u00e7\u00f5es de campo nos ambientes de sub-bosque e clareira. DAAT. Valores s\u00e3o m\u00e9dias \pm erro padr\u00e3o de 9 repeti\u00e7\u00f5es. Teste – F, * $P < 0,05$; e ns $P \geq 0,05$. 45
- 17 Ritmos de emiss\u00e3o (REF) e senesc\u00eancia (RSF) foliar de mudas de *Euterpe edulis* Martius durante 158 DAAT em condi\u00e7\u00f5es de 'Cabruca' nos ambientes de sub-bosque e clareira. ($n = 9$) 46
- 18 Aspecto das mudas de *Euterpe edulis* Martius e aos 14 e 158 dias de transfer\u00eancia no experimento 1. a) sub-bosque, b-c) clareira. 47

SUMÁRIO

| | | |
|-------------|------------------------------------------------------------|------|
| | Resumo | xiii |
| | Abstract | xiv |
| 1. | INTRODUÇÃO | 1 |
| 1.1 | OBJETIVOS | 3 |
| 1.1.1 | Geral..... | |
| 1.1.2 | Específicos..... | |
| 2. | REVISÃO DE LITERATURA | 4 |
| 2.1. | A ESPÉCIE <i>E. EDULIS</i> MARTIUS | |
| 2.2. | O SUL DA BAHIA E O CULTIVO EM SISTEMA DE CABRUCAS | |
| 2.3 | ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS EM FLORESTAS TROPICAIS | |
| 3. | MATERIAL E MÉTODOS | 20 |
| 3.1. | LOCAL DE ESTUDO E MATERIAL VEGETAL | |
| 3.2. | CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS DE <i>E. EDULIS</i> | |
| 3.3. | CRESCIMENTO INICIAL DAS MUDAS DE <i>E. EDULIS</i> | |
| 3.4. | ESTATÍSTICA | |
| 4. | RESULTADOS E DISCUSSÃO | 26 |
| 4.1. | CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS DOS AMBIENTES DE CABRUCAS | |
| 4.2. | CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS DE <i>E. EDULIS</i> | |
| 4.3. | CRESCIMENTO INICIAL DAS MUDAS DE <i>E. EDULIS</i> | |
| 5. | CONCLUSÃO | 47 |
| | REFERÊNCIAS | 48 |

CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS E CRESCIMENTO INICIAL DE MUDAS DE *EUTERPE EDULIS* EM ‘CABRUCAS’ DO SUL DA BAHIA

RESUMO

Avaliaram-se as características fotossintéticas e o crescimento inicial de mudas de *Euterpe edulis* Mart. crescidas no sub-bosque e depois transportadas para uma clareira em áreas de ‘Cabruca’ do sul da Bahia. As características de trocas gasosas, das curvas de saturação da fotossíntese pela irradiância e de crescimento inicial das mudas levaram-nos a considerar a espécie como típica do sub-bosque de uma floresta tropical, onde o balanço positivo de carbono é devido aos “sunflecks”. Baseados nas respostas de indução fotossintética, a baixa capacidade de aproveitamento dos “sunflecks” limita o ganho de carbono em mudas de *E. edulis* mantidas no sub-bosque, o que explica o crescimento muito lento da espécie, e esta dependência se torna menor quando clareiras são criadas. Mudas transferidas do sub-bosque para a clareira apresentaram sinais de fotoinibição na primeira semana após a transferência, mas recuperaram as taxas fotossintéticas após 21 dias. Além disso, a razão das concentrações interna e atmosférica de CO₂ não mudou com o aumento na disponibilidade de irradiância, enquanto a condutância estomática ao vapor de água diminuiu, mostrando que a baixa abertura estomática não estava limitando o suprimento de CO₂. É possível concluir que mudas de *E. edulis* em áreas de ‘Cabruca’ devem ser inicialmente introduzidas no sub-bosque, sendo beneficiadas por um gradual aumento na irradiância. Abrupta exposição à elevadas ou baixas irradiâncias tem efeito negativo para a espécie, principalmente na primeira semana de mudança nas condições de irradiância.

Palavra-chaves: Arecaceae, estresse por irradiância, indução fotossintética.

**PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS AND INITIAL GROWTH OF
EUTERPE EDULIS SEEDLINGS IN 'CABRUCAS' OF SOUTHERN BAHIA**

ABSTRACT

We assess photosynthetic characteristics and initial growth of *Euterpe edulis* Mart. seedlings cultivated in understory and then transported to a gap in areas of 'Cabruca' of southern Bahia. Leaf gas exchange, saturation curves of photosynthesis by irradiance and initial growth characteristics lead us to consider this species typical of understory tropical forest, where a positive balance of carbon is due sunflecks. Based on induction photosynthesis response, the low capacity to use sunflecks limits carbon uptake in *E. edulis* seedlings kept in understory, which explains the very slow initial growth of the specie, and this dependence become less when gaps are created. Seedlings transferred of understory to gap showed signs of photoinhibition in the first week after transference, but recovered net photosynthesis after 21 days. In addition, the ratio of internal to atmospheric CO₂ concentration did not change in high-irradiance, whereas stomatal conductance declined, showing that low stomatal aperture was not limiting the CO₂ supply. It is possible to conclude that seedlings of *E. edulis* in 'Cabruca's area should be introduced in understory, being more suitable with gradual increase in irradiance. Sudden exposure of seedlings to high/low irradiance has negative effect for the species, especially in the first week of change in irradiance conditions.

Key words: Arecaceae, stress by irradiance, photosynthetic induction.

1. INTRODUÇÃO

A história sócio-econômica da região sul do estado da Bahia está intimamente ligada à monocultura do cacau (*Theobroma cacao*), que se estabeleceu a mais de cem anos em função das condições ambientais favoráveis de um sistema rústico de cultivo sob a mata raleada, de forma descontínua, conhecido regionalmente como ‘Cabruca’ (SAMBUICHI; HARIDASAN 2007). Atualmente, esta região encontra-se numa grave crise econômica, originada pela redução dos preços do cacau no mercado nacional e internacional, associado com a disseminação do fungo *Moniliophthora (Crinipellis) perniciosa*. Esse fato levou muitos cacauicultores a simplesmente abandonarem as lavouras, usarem as árvores antes conservadas nas plantações para sombreamento do cacau como fonte de renda, e, ou diversificarem suas plantações por meio de sistemas agroflorestais (SAF’s) e, ou plantios consorciados. Porém a maior parte das culturas que vêm sendo introduzidas é exótica e, ou exige ambientes com elevados níveis de irradiância, comprometendo a sobrevivência de espécies sucessionais tardias e dos fragmentos florestais remanescentes.

O conhecimento de questões relativas ao cultivo de espécies nativas de importância econômica, social e ecológica deve subsidiar programas de diversificação de cultivos em SAF’s, visando acelerar o desenvolvimento econômico, reduzirem o êxodo rural e ao mesmo tempo contribuir para conservação da paisagem e biodiversidade ainda existentes na Região. Neste sentido, o grupo de pesquisa em Ecofisiologia de Plantas de Clima Tropical Úmido da UESC tem realizado ações que visem elucidar aspectos teóricos e práticos do cultivo de espécies arbóreas nativas em ambientes antropizados da Mata Atlântica do sul da Bahia, como ‘Cabruças’, matas ciliares e outros ecossistemas associados (MIELKE et al., 2003; 2005a; 2005b; ALMEIDA et al., 2007; CLIFTON-CARDOSO et al., 2007; LAVINSKY et al., 2007; FEIJÓ et al., 2008).

Considerado como uma das melhores alternativas do ponto de vista ecológico, social e econômico de utilização da Mata Atlântica, o palmitreiro *Euterpe edulis* já foi um componente típico do sub-bosque da Mata Atlântica do sul da Bahia. Hoje, devido a sua exploração inadequada no passado, quando utilizado comercialmente na indústria alimentícia, está ameaçado de extinção, existindo enorme interesse em restaurar a importância do seu cultivo em bases produtivas diversificadas. O uso desta palmeira em SAF’s e, ou plantios consorciados já foram testados por diversos autores, sendo a irradiância um dos fatores mais

limitantes (TSUKAMOTO et al., 2001; ILLENSER; PAULILO, 2002; NAKAZONO et al., 2002).

Plântulas que habitam o sub-bosque de uma ‘Cabruca’ no sul da Bahia experimentam grandes variações na disponibilidade de irradiância, tanto na sua estrutura vertical como na horizontal. Segundo Lobão (2008), a estrutura vertical da ‘Cabruca’ é caracterizada por dois estratos, sendo um deles ocupado pelo cacauzeiro e o outro por elementos arbóreos utilizados para sombreamento. Miyaji et al. (1997) mostraram que a irradiância recebida pela parte superior da copa do cacauzeiro (sombreado com *Erythrina fusca* ou *E. poeppigiana*) variou de 30 a 100% da irradiância obtida a pleno sol. Esses mesmos autores também relataram que 4 a 10% de toda a irradiância atinge a camada inferior copa do cacauzeiro (60-90 cm acima do solo). Por sua vez, mudanças na estrutura horizontal são devidas a eventos naturais e, ou ações humanas, como desmatamentos, podas e tombamento de árvores, que promovem mudanças freqüentes no dossel da ‘Cabruca’, e as respostas da planta ao novo ambiente formado podem ser afetadas pelo ambiente prévio ao qual ela estava submetida (KITAJIMA, 1996; WALTERS, 2004). Tais mudanças podem envolver ajustes morfológicos resultantes de mudanças dos padrões de crescimento e alocação de fotoassimilados na planta (CHAZDON, 1996), ou em nível foliar, num processo conhecido como aclimação fotossintética (WALTERS, 2004). A natureza dessas respostas pode variar dentre espécies, de acordo com a capacidade de aclimação (GIVINISH, 1988).

Por ser uma espécie que regenera naturalmente em ambientes de sub-bosque, acredita-se que *E. edulis* apresente baixa capacidade de aclimação fotossintética (em nível foliar) e morfológica (em nível de planta) quando submetida a variações na irradiância. Visto que até o presente momento não existem estudos verticalizados sobre as características fotossintéticas de mudas de *E. edulis* em relação às variações bruscas na irradiância, pretendeu-se analisar seus efeitos no crescimento inicial de mudas em ambientes de ‘Cabruca’ no sul da Bahia.

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. Geral

Analisar mudanças nas características fotossintéticas e no crescimento inicial de mudas de *Euterpe edulis* cultivadas no sub-bosque e depois transportadas para uma clareira em áreas de ‘Cabruca’, visando subsidiar estratégias de manejo da espécie em futuros programas de plantio e o enriquecimento de áreas florestais antropizadas do sul da Bahia.

1.1.2. Específicos

- a) Avaliar as alterações nas variáveis de trocas gasosas foliares, e na emissão de fluorescência da clorofila *a* frente mudanças na irradiância;
- b) Quantificar o crescimento das mudas antes e após as alterações na disponibilidade de irradiância;

REVISÃO DE LITERATURA

2.1. A ESPÉCIE *E. EDULIS* MARTIUS

Euterpe edulis Martius (1824) é uma espécie nativa do Domínio Atlântico¹ do Brasil, classificada botanicamente na divisão Magnoliophyta (=Angiospermae), classe Liliopsida (=Monocotyledoneae), subclasse Arecidae (=Espadiciflorae), superordem Arecanae, ordem Arecales (=Principes), família Arecaceae (=Palmae), subfamília Ceroxylineae, gênero *Euterpe*. Sua área de ocorrência se estende desde o sul da Bahia (14°45' S) até o norte do Rio Grande do Sul (29° 45' S), distribuindo-se continuamente pelos estados da faixa costeira, sempre associada à Mata Atlântica (CARVALHO, 2003; REIS, 2006) (Figura 1). Também há registros de coletas em Minas Gerais (AZEVEDO, 1962; BRANDÃO et al., 1989; PEDRALLI; TEIXEIRA, 1997), Distrito Federal (FILGUEIRAS; PEREIRA, 1990; WALTER; SAMPAIO, 1998; SCARIOT et al., 1999; MARTINS; FILGUEIRAS, 1999; SAMPAIO et al., 2000), Mato Grosso do Sul (JANKAUSKIS; RIOS, 1968; LEITE et al., 1986) e Goiás (MUNHOZ; PROENÇA, 1998), mas é no Rio Grande do Sul que a espécie



Fonte: Carvalho (2003).

Figura 1. Distribuição geográfica das populações de *E. edulis* no território brasileiro.

Diferente das outras palmeiras produtoras de palmito, *E. edulis* Mart., conhecida como jussara, juçara, jicãra, palmito, palmito-juçara, palmito-doce, dentre outras

¹ No Domínio Atlântico, encontra-se a Mata Atlântica, também chamada de “mata de encosta”; as florestas de restinga inundável e não inundável; os manguezais; os campos de altitude e as formações rupestres sobre afloramentos rochosos dos picos das serras (COUTINHO, 2006).

variações de nome comum, predominantemente não produz brotações, multiplicação de estirpes, ou seja, possui estirpe única (Figura 2 a). Por não apresentar um sistema de propagação vegetativa natural, a multiplicação é realizada exclusivamente por meio de suas sementes, pela via sexuada (Figura 2 b). Frequentemente, estas sementes apresentam dificuldades para germinar, ou germinação lenta e desuniforme (BOVI; CARDOSO, 1975), perdendo a viabilidade rapidamente quando desidratadas (ARAÚJO et al., 1994; ANDRADE; PEREIRA, 1997). De acordo com Reis et al., (1999), a redução no teor de umidade abaixo de 28% ocasiona perda de viabilidade das sementes e, conseqüentemente, diminuição nas taxas de germinação. Negreiros e Perez (2004) constataram que sementes viáveis de *E. edulis* recém-coletadas possuem, em média, 37% de umidade. Dependendo da procedência e condições de armazenamento, tem-se uma taxa de germinação de 50% até os 60 dias, sendo possível armazenar por períodos maiores, mas nunca superior a 12 meses, o que é um grande problema.

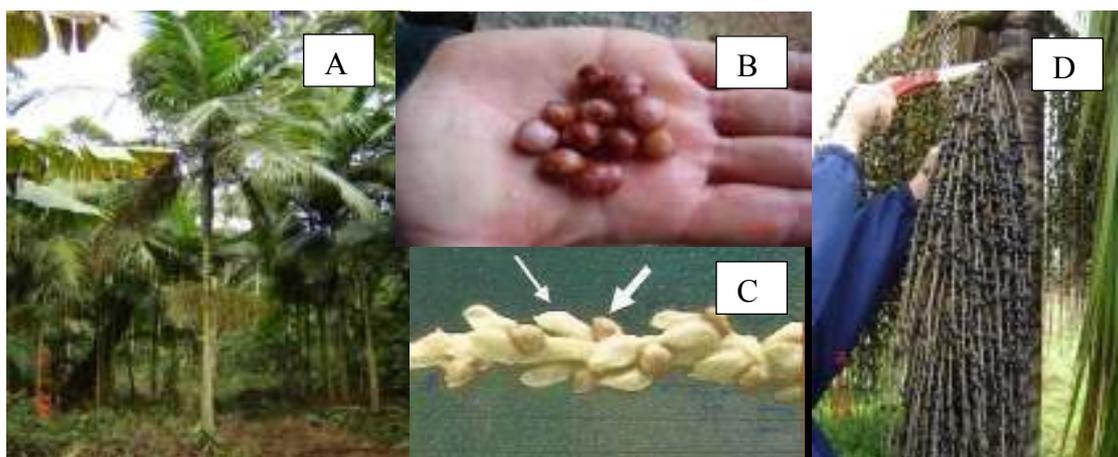


Figura 2 a-d. Aspectos morfológicos da palmeira *Euterpe edulis* Mart. a) estirpe. b) sementes. c) detalhe da inflorescência monóica, flores masculina (seta estreita) e feminina (seta larga). d) frutos maduros.

Fonte: Artur Stelzer.

A inflorescência em forma de panícula é composta por uma raque central da qual partem ramificações de primeira ordem chamadas de ráquulas, as quais sustentam as flores (MANTOVANI; MORELATO, 2000) (Figura 2 c). As flores são monóicas, ou seja, possuem tanto masculina quanto feminina na mesma inflorescência, e a abertura das flores masculinas ocorre antes da receptividade de estigma nas flores femininas (protandria), proporcionando um isolamento no tempo, o que corresponde a um mecanismo de defesa para evitar a autofecundação, que seria altamente prejudicial para a sobrevivência da espécie. Existem

relatos de protandria acentuada na espécie, com a abertura das flores femininas ocorrendo em torno de sete dias após o final da floração masculina (MANTOVANI; MORELLATO, 2000). Cabe enfatizar que este mecanismo é comum na família Arecaceae e favorece a polinização cruzada. A espécie *E. edulis* produz muitas flores, e conseqüentemente muitos frutos, e as sementes estão contidas dentro dos frutos. Os frutos medem de 10 a 15 milímetros de diâmetro, sendo drupáceos, esféricos, de cor quase preta ou negro-vinosa quando maduros com mesocarpo carnoso muito fino, unisseminado, com embrião lateral e albume abundante e homogêneo (REITZ, 1974) (Figura 2 d). O processo reprodutivo inicia-se entre o sétimo e o décimo ano de plantio (MANTOVANI; MORELLATO, 2000). Segundo Reis (1995), no interior da floresta são encontradas em média duas infrutescências por planta, sendo que cada uma destas produz entre quatro a cinco quilos de frutos.

E. edulis possui importância ecológica singular devido a sua característica de mutualista chave, e sua extinção pode ocasionar o chamado “efeito dominó”, que é a extinção em cadeia de espécies animais que formam as teias alimentares nas comunidades florestais por se alimentarem dos seus frutos e sementes (CERISOLA et al., 2007). Além disso, fornece base alimentar farta para fauna durante todo o ano, seja por meio da oferta de pólen e néctar provenientes das flores, como da polpa dos frutos que é apreciada por animais de pequeno e médio porte (MATOS; WATKINSON, 1998), e assim, sabe-se que é possível iniciar uma cadeia alimentar na floresta, e inclusive atraindo animais de porte maior, especialmente os predadores. A Figura 3 mostra um tucano se alimentando dos frutos de *E. edulis*. Este pássaro, como tantos outros, atua como dispersor das sementes para longe da planta matriz e mesmo para outras localidades, sendo esta dispersão uma estratégia natural da espécie, tanto para a manutenção da diversidade genética das populações quanto para a colonização de novas áreas (SEOANE et al., 2005). Logo, a manutenção do estoque de sementes é essencial para se propor ações de manejo que venham a possibilitar o uso sustentável da espécie (CALVI; PIÑA-RODRIGUES, 2005).



Figura 3. Tucano se alimentando dos frutos de *Euterpe edulis*. Na Mata Atlântica, não apenas os tucanos, mas outros animais dependem dos palmiteiros para sobreviverem.

Fonte: <http://santuاريو-ra-bugio.htmlplanet.com/catalog.html> (acesso: 29/08/2008).

Característica do estrato médio da floresta, a espécie pode ser manejada sem que se abram clareiras. Isto significa que a retirada de *E. edulis* por meio do manejo sustentado não causaria grandes perturbações dentro da Mata Atlântica (REIS, 2000). É necessário sombreamento que é fornecido pelo dossel para que a espécie sobreviva e possa se multiplicar, pelo menos nos três primeiros anos de vida (BOVI et al., 1987; REIS et al., 1987; BOVI et al., 1990), o que inviabiliza o seu monocultivo (BOVI et al., 1987; TSUKAMOTO et al., 2001) e reforça a necessidade de manutenção da cobertura florestal e, conseqüentemente, a conservação da Mata Atlântica como um todo (REIS et al., 2000). Por outro lado, Nakazono et al., (2001) verificaram menor crescimento inicial de mudas de *E. edulis* tanto em condições de pleno sol (cerca de $1800 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) como sob forte sombreamento (2 a 6% da irradi\u00e2ncia), e o maior crescimento ocorreu sob irradi\u00e2ncias entre 20 a 30% da irradi\u00e2ncia dispon\u00edvel a pleno sol, atribuindo tais resultados a baixa capacidade competitiva em grandes clareiras e sob dossel fechado.

E. edulis apresenta grande import\u00e2ncia social, pois \u00e9 poss\u00edvel se trabalhar com v\u00e1rios produtores, especialmente por ser cultivo de agricultura familiar, e sua import\u00e2ncia agroecon\u00f4mica reside na possibilidade de usos m\u00faltiplos (Figura 4). Produz palmito de excelente qualidade, com valor econ\u00f4mico elevado e amplamente consumido na alimenta\u00e7\u00e3o humana (LE\u00c3O; CARDOSO, 1974; ORLANDE et al., 1996), no entanto o corte implica na sua morte. Com a morte, seus m\u00faltiplos produtos s\u00e3o prontamente disponibilizados: as raques, infloresc\u00eancias e flores s\u00e3o utilizadas em artesanato na confec\u00e7\u00e3o de bolsas, esteiras, lumin\u00e1rias, dentre outros; o estipe serve como madeira, sendo esta usada principalmente na constru\u00e7\u00e3o civil, em taipas, pai\u00f3is, ranchos, tulhas, como caibros, ripas e mour\u00f5es; suas folhas s\u00e3o usadas em cobertura, servindo para raa\u00e7\u00e3o animal e as sementes podem ser utilizadas em raa\u00e7\u00e3o ou adubo; mais recentemente, o processamento de seus fruto, o uso em projetos de paisagismo/recupera\u00e7\u00e3o de \u00e1reas degradadas, e o reconhecimento das propriedades terap\u00eauticas de suas ra\u00edzes v\u00eam sendo difundidos, sendo fundamental, entretanto, que se tenha um manejo adequado para a esp\u00e9cie.



Figura 4. Potencial agroeconômico de *E. edulis*

Fonte: Artur Stelzer.

Os catadores de palmito são chamados de palmiteiros (ORLANDE et al., 1996). Segundo reportagem publicada na Revista *on-line* do Globo Rural, estes catadores invadem a mata à noite, cortam as plantas para retirar as hastes de palmito e as levam em feixes de até 50 unidades para acampamentos improvisados, para serem descascadas, cozidas em condições pouco higiênicas e envasilhadas em salmoura para não escurecer. Em seguida, as hastes são levadas para as fábricas clandestinas, onde são cortadas em tamanho-padrão (toletes de nove centímetros) e re-ensilhadas, recebendo, eventualmente, rótulos com informações falsas sobre a espécie, procedência e validade. A Figura 5 a-b mostra um catador descascando o palmito e fazendo o transporte de barco. Como é uma espécie característica de mata ciliar, o barco é normalmente o transporte que eles possuem. Muitos catadores retiram inclusive os indivíduos jovens (abaixo de 11 cm DAP²), e disseminam este produto de forma ilegal. Os impactos esperados devido ao extrativismo são redução da base genética, fixação aleatória de alelos (deriva genética) e plantas albinas, fatores que são ligados a extinção da espécie. A destruição ocorre em cadeia, pois os animais que se alimentam dela na mata acabam prejudicados.



² DAP = diâmetro à altura do peito.

Figura 5 a-b. a) Catador de palmito realizando processamento ilegal do palmito de *E. edulis*.
b) transporte de barco.

Fonte: Revista Globo Rural – www.globorural.globo.com (acesso: 23/08/2008).

Devido a sua exploração inadequada no passado, quando utilizada comercialmente na indústria alimentícia para extração do palmito, a espécie *E. edulis* está ameaçada de extinção, sendo atualmente encontrada em áreas protegidas da Mata Atlântica, principalmente em locais de difícil acesso (FANTINI et al., 1997). A devastação da Mata Atlântica também contribuiu para a drástica redução das suas populações naturais, devido à eliminação das condições para sua regeneração natural. Ainda hoje apesar da possibilidade de conservação, por meio de sistemas de enriquecimento e manejo sustentável, a espécie continua sendo retirada da floresta sem a devida autorização dos órgãos de fiscalização ambiental, o que impede que a regeneração natural seja suficiente para recompor sua população original (REIS et al., 2000). Desta forma, o repovoamento de ambientes de Mata Atlântica com *E. edulis* e, ou o seu uso em sistemas agroflorestais consorciados para produção de frutos são alternativas que poderão ampliar a médio prazo a oferta de seus produtos, inclusive sob rigoroso controle de qualidade (SIMÕES; REIS, 2003) e, conseqüentemente, irá permitir o manejo sustentado da espécie.

No Sul da Bahia o processamento do fruto de *E. edulis* para obtenção da polpa ainda é pouco difundido e, conseqüentemente, realizado. Recomenda-se o uso desta polpa combinada com outras, oriundas de frutas regionais ou exóticas, como a graviola (*Annona muricata*), cajá (*Spondias lutea*), limão (*Citrus Limon*), banana (*Musa sapientum*), cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*), cacau (*Theobroma cacao*), com leite e cereais, de maneira similar ao uso do açaí (*Euterpe oleraceae*); ao contrário do sul do país, onde o produto é facilmente encontrado em mercados, até mesmo na forma liofilizada para uso em sorvetes, sucos artificiais, bolos, geléias, entre outras possibilidades. A aceitação da polpa de *E. edulis* pela população regional, que a considera mais doce e nutritiva que o açaí, constitui uma alternativa de grande potencial econômico e ambiental, ao agregar valor aos remanescentes florestais e ao contribuir para a preservação da espécie.

A proposta de cultivar *E. edulis* para a produção de frutos se adapta a legislação florestal vigente já que não é necessário seu corte. No entanto não existe uma legislação específica para este manejo, somente para a produção de palmito por meio do manejo sustentado. O desenvolvimento de uma legislação específica deverá ocorrer juntamente com

um manejo adequado à capacidade produtiva da espécie e suas interações com o meio ambiente em que estiver inserida.

2.2. O SUL DA BAHIA E O CULTIVO EM SISTEMA DE ‘CABRUCÁ’

A Mata Atlântica é reconhecida mundialmente como uma das 25 áreas mais ricas em biodiversidade, porém mais ameaçadas em todo o mundo, de acordo com o conceito de "hot-spots" (MITTERMEIER et al., 1999). Antes da colonização, este bioma estendia-se em faixa praticamente contínua, desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, acompanhando o litoral e ocupando cerca de 1.360.000 km² do território nacional. Cinco séculos depois da colonização, a ocupação territorial reduziu a Mata Atlântica a fragmentos florestais de variados tamanhos, restando hoje apenas 7% de sua cobertura original, distribuído entre 17 estados brasileiros em que ocorre (Figura 6). Além da reconhecida importância ambiental, concentra 70% do PIB nacional e 60% da população brasileira, o que reforça a necessidade de unir esforços para sua conservação.



Figura 6. Comparativo da cobertura da Mata Atlântica anos 1500 e 2007.

No estado da Bahia acredita-se que restam entre 1 e 10% dos 203.545 km² originais de Mata Atlântica, sendo que a maior parte dos remanescentes encontra-se na região sul do estado (MORI et al., 1983; NOBRE, 1998), dentro e no entorno das unidades de conservação de uso restrito – Reserva Biológica de Una e Parque Estadual da Serra do Conduru, além das áreas de Serra das Lontras, Serra Grade/Itacaré, Lagoa Encantada e Rio Almada, variando as estimativas de acordo com o grau de precisão destas em distinguir as áreas de floresta nativa

preservada das áreas de floresta perturbada e das áreas com outros tipos de uso da terra (SAATCHI et al., 2001).

A região sul do estado da Bahia tem sua história sócio-econômica intimamente ligada à cultura do cacau (*Theobroma cacao*), sendo que no início de sua implantação o cultivo era feito principalmente em sistema de agricultura familiar, onde os agricultores abriam pequenas áreas na floresta e faziam suas plantações. À medida que a lavoura se firmou como uma atividade altamente lucrativa, com o aumento da demanda no exterior, esse sistema deu lugar à agricultura extensiva, em que dominavam as grandes propriedades caracterizadas por baixa produtividade por área. Era a época dos coronéis do cacau, que ampliavam as suas fazendas por meio de violentas disputas e promoviam o desbravamento da floresta para ampliar suas plantações. Essas plantações foram inicialmente estabelecidas dentro da floresta raleada em sistema rústico no qual o sub-bosque era substituído por árvores de cacau, conhecido regionalmente como ‘Cabruca’³. As fazendas conservavam também muitas áreas de floresta nativa entre as plantações, as quais serviam de madeira para uso imediato e futuro. Por mais de um século esse sistema contribuiu para a conservação de parte da biodiversidade nativa, mantendo uma significativa concentração de árvores nativas em relação a outras regiões da Mata Atlântica.

Estima-se que 70% dos 6.800 km² de plantações de cacau ainda sejam manejados no sistema de ‘Cabruca’. Alger e Caldas (1996) mostraram que, nas grandes fazendas de cacau, 86% da área ainda estão sob esse sistema (Figura 7). Esses dados, quando comparados com os 863 km² de mata nativa estimados em 1991, mostram o grande potencial das ‘Cabruças’ para conservação na região, servindo como ambiente florestal para muitas espécies (SAMBUICHI, 2002). A Figura 7 mostra uma área de ‘Cabruca’ localizada no *campus* da UESC, na qual o experimento foi montado. Uma análise simplificada da vegetação do entorno permite inferir que se trata de uma área bastante antropizada, onde foram introduzidas espécies exóticas, tais como a jaqueira (*Artocarpus heterophyllus*) e açaí (*Euterpe oleraceae*), sendo preservadas algumas espécies arbóreas nativas em diferentes estágios de regeneração, a exemplo do louro (*Nectandra* sp.) e embaúba (*Cecropia* sp.).

³ A palavra “Cabruca” é, possivelmente, uma corruptela do verbo brocar, a qual deu origem a cabrocar ou ‘Cabruca’r, que significa roçar a mata, cortando arbustos e algumas árvores nativas para plantar o cacauzeiro. Regionalmente, ainda hoje, esse conceito inicial está muito arraigado (LOBÃO et al., 2007).



Figura 7. Área de ‘Cabruca’ localizada no *Campus* da UESC.

Durante muito tempo instituições de pesquisa recomendaram que as áreas de ‘Cabrucas’ fossem deixadas propositalmente mais abertas, evitando-se o plantio e inibindo a regeneração de espécies arbóreas nativas, principalmente aquelas de grupos sucessionais mais tardios. Com o passar dos anos, acreditou-se que esta recomendação teria efeito negativo na vida útil do cacauero, o que despertou o interesse dos produtores em manter algumas árvores na ‘Cabruca’ para prover sombreamento à cultura (SAMBUICHI, 2002). Por outro lado, pesquisas atuais apontam que a produção de cacau a pleno sol é economicamente viável, podendo resultar em taxas fotossintéticas maiores, bem como melhor crescimento e produção de sementes (ALMEIDA; VALLE, 2007).

Aliada a esta recente descoberta científica, após um longo período de destaque econômico no cenário nacional e internacional, a atividade agrícola do cacau entrou em declínio desde o final da década de oitenta com o advento da vassoura-de-bruxa, doença causada pelo fungo *Moniliophthora perniciosa*, que provocou incipiente rendimento físico de seus cacauais, baixo preço da amêndoa e uma sobrevalorização cambial, gerando uma crise sem precedentes para a economia local. Esse fato levou muitos cacauicultores a simplesmente abandonarem as lavouras (êxodo rural), usarem as árvores antes conservadas nas plantações como fonte de renda, e, ou diversificarem as plantações de cacau com pastagens ou outros tipos de cultivos agrícolas, através de sistemas agroflorestais (SAF’s) e, ou plantios consorciados. Porém, a maior parte das culturas que vêm sendo introduzidas exige ambientes mais abertos, ocasionando uma degradação muito rápida da cobertura vegetal (MARTINI, 2002), aumentando, assim, a heterogeneidade entre ambientes numa área de ‘Cabruca’.

Num levantamento fitossociológico de uma vegetação arbórea de uma ‘Cabruca’ antiga no sul da Bahia, Sambuichi (2002) encontrou alto índice de diversidade; no entanto,

constatou a invasão de árvores exóticas e secundárias, as quais se encontravam entre as espécies mais importantes na área. Rolim e Chiarello (2004) encontraram uma significativa quantidade de espécies ocorrendo em ‘Cabruças’ do Espírito Santo, mas observaram uma grande proporção de espécies de estágios iniciais de sucessão, alertando para a morte lenta das espécies de florestas maduras. Isso indica que as áreas de ‘Cabruca’ apresentam sérios problemas de regeneração natural, e que as espécies climácicas, características de florestas menos perturbadas não estão conseguindo recrutar novos indivíduos nessas áreas. Indica também que as ‘Cabruças’ estão se tornando, em composição florística, cada vez mais próximas de capoeiras e áreas degradadas, distanciando-se das matas originais de onde foram implantadas, causando um grande empobrecimento de espécies na região (SAMBUICHI, 2006). Deste modo, é necessário que sejam desenvolvidos projetos conservacionistas que permitam conciliar a conservação de espécies de florestas maduras na área de ‘Cabruca’ com a reativação da economia regional, em bases produtivas diversificadas.

Os sistemas agroflorestais (SAF’s) constituem uma das principais ações práticas potenciais para conter processos de degradação ambiental em florestas tropicais, sendo conceituados como uma combinação integrada de espécies lenhosas (árvores, arbustos, palmeiras) com cultivos agrícolas e, ou animais na mesma área, de maneira simultânea ou sequencial, desde que cumprida a exigência de haver pelo menos uma espécie nativa e uma interação ecológica entre as espécies. Os SAF’s buscam a otimização máxima da agregação de valores econômicos, culturais e ambientais, com potencial para constituírem uma modalidade sustentável de uso e manejo dos recursos naturais dos agroecossistemas. Em áreas que já sofreram desmatamento, ou seja, não há presença de vegetação nativa em meio às culturas, recomenda-se o sistema de cultivo em consórcio, onde elementos florestais e espécies nativas são associados a culturas comercializáveis, e manejados em uma mesma área sem a preocupação com a dinâmica de sucessão. Nesse sentido, a possibilidade de manejar espécies arbóreas nativas não-madeireiras de maneira sustentável nas áreas florestais da Mata Atlântica do sul da Bahia visa, principalmente, conciliar a conservação dessas espécies com a garantia de produtos padronizados, de boa qualidade, exigidos pelos mercados consumidores internos e externos.

Por ser uma espécie típica de sub-bosque, plantios consorciados de *E. edulis* com cacaueteiro em sistema de ‘Cabruca’ seria uma alternativa de SAF ainda não experimentada, com potencial para acelerar o desenvolvimento econômico regional e ao mesmo tempo

contribuir para conservação da paisagem e biodiversidade ainda existentes na Mata Atlântica do sul da Bahia.

2.3. ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS EM FLORESTAS TROPICAIS

Nos ecossistemas naturais as plantas freqüentemente se encontram sob várias condições estressantes, ou seja, sob condições externas que impõem restrições à sua sobrevivência, ao seu crescimento, desenvolvimento e produtividade, desencadeando ajustes anatômicos, fisiológicos, morfológicos e, ou até mesmo moleculares para evitá-las ou tolerá-las. De acordo com a sua natureza, estes estresses podem ser classificados em bióticos e abióticos. a) Bióticos, quando resultam da ação de organismos vivos; b) Abióticos, quando resultam do excesso ou déficit de algum fator físico (água, temperatura, luminosidade, ferimentos) e/ou químico (minerais, sais, ozônio) do meio ambiente. Estes fatores bióticos e abióticos estão freqüentemente interagindo entre si, o que resulta em diversas condições de estresse para o estabelecimento de uma espécie. Cabe enfatizar que a importância relativa de cada um desses fatores varia entre espécies e ecossistemas (LARCHER, 1995; LÜTTGE, 1997).

Na caatinga, por exemplo, a sazonalidade de chuvas (principal entrada de água no ecossistema) tem sido vista como um dos maiores fatores de estresse, influenciando a dinâmica das populações e o ritmo biológico das plantas, sobretudo no que diz respeito ao crescimento e época de reprodução das plantas. Tem sido hipotetizado que nesse ecossistema as plantas caducifólias atravessam o período de estiagem sem realizar fotossíntese, vivendo dos fotoassimilados produzidos e acumulados durante o período chuvoso, e que o crescimento da maioria das plantas seja intermitente. Porém, muitas lenhosas da caatinga, que não realizam fotossíntese pela via do metabolismo ácido das crassuláceas (MAC), possuem grande quantidade de lenticelas no caule e apresentam um tecido clorofilado abaixo do ritidoma, o qual funciona como um tipo de “sombrite natural”, atenuando a transpiração do vegetal. Por sua vez, as florestas tropicais recebem uma grande quantidade de energia solar, possuem chuvas abundantes e regulares durante todo o ano, e seu clima quente e úmido permite o desenvolvimento de vegetação exuberante e com grande biodiversidade (LÜTTGE, 1997). Dado a grande diversidade de espécies e microambientes que lá ocorrem, considera-se que as restrições nas condições de irradiância, principalmente no que se refere à sua intensidade, seja o maior fator de estresse ambiental em florestas tropicais (SWAINE, 1996). A diversidade de espécies e microambientes em ‘Cabucas’ é menor do que em florestas

pouco antropizadas, porém maior que em outros sistemas de cultivos agrícolas (LOBÃO et al., 2007).

De acordo com a lei de Lambert-Beer para a extinção de luz, a irradiância decresce exponencialmente com o aumento do grau de cobertura vegetal (BEER, 1852). Conforme exemplificado por Lüttige (1997) folhas localizadas no topo do dossel/grandes clareiras experimentam grandes mudanças diurnas na irradiância alcançando valores que vão desde 1000 até 2000 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ao passo que no sub-bosque podem ser encontrados valores de irradiância inferiores a 5 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A irradiância dispon\u00edvel no sub-bosque apresenta grandes flutua\u00e7\u00f5es de intensidade devido \u00e0s pequenas aberturas no dossel que, com o movimento de rota\u00e7\u00e3o da Terra, proporcionam a passagem de breves picos de irradi\u00e2ncia, conhecidos como “sunflecks” repetidas vezes ao longo do dia. Estes potencialmente proporcionam de 20 a 80% do aporte energ\u00e9tico da comunidade de plantas do sub-bosque, dependendo da estrutura do dossel (PEARCY, 1990). Estimativas da dura\u00e7\u00e3o potencial da atividade dos “sunflecks” t\u00eam mostrado forte correla\u00e7\u00e3o com crescimento inicial de plantas em ambientes de floresta tropical (PEARCY, 1987), e sua efetiva utiliza\u00e7\u00e3o \u00e9 uma condi\u00e7\u00e3o determinante no crescimento e sobreviv\u00eancia de pl\u00e2ntulas no sub-bosque.

Por outro lado, eventos naturais como tombamento de \u00e1rvores e, ou v\u00e1rias a\u00e7\u00f5es antr\u00f3picas como desmatamentos, aberturas de estradas, queimadas, explora\u00e7\u00e3o de petr\u00f3leo/g\u00e1s, cortes seletivos desordenados de esp\u00e9cies arb\u00f3reas promovem mudan\u00e7as freq\u00fcentes e significativas no dossel da floresta, e as respostas das plantas ao novo ambiente formado podem ser afetadas pelo ambiente pr\u00e9vio ao qual elas estavam submetidas (KITAJIMA, 1996; WALTERS, 2004). Neste caso, aqueles mesmos “sunflecks” utilizados para manuten\u00e7\u00e3o de um balan\u00e7o positivo de carbono podem ocasionar estresse \u00e0s plantas presentes nos estratos inferiores da floresta devido \u00e0 capacidade relativamente baixa de ativa\u00e7\u00e3o de enzimas e metabolitos fotossint\u00e9ticos do ciclo de Calvin de plantas que apresentam maquin\u00e1rio aclimatado a ambientes com baixas irradi\u00e2ncias frente ao repentino aumento na irradi\u00e2ncia (SASSENATH-COLE; PEARCY, 1992), o que corresponde ao seu estado de indu\u00e7\u00e3o fotossint\u00e9tica. Nos primeiros “sunflecks”, o ganho de carbono \u00e9 limitado pelo baixo estado de indu\u00e7\u00e3o (ZIPPERLEN; PRESS, 1997). Esta limita\u00e7\u00e3o, entretanto, \u00e9 gradualmente removida durante os “sunflecks” subseq\u00fcentes (KIRSCHBAUM; PEARCY, 1988), sugerindo que plantas do sub-bosque est\u00e3o em constante estado intermedi\u00e1rio de indu\u00e7\u00e3o durante o dia (CHAZDON; PEARCY, 1986). Deste modo, a capacidade da planta em

responder à abertura de clareiras parece ter importante repercussão na sua manutenção e permanência no ecossistema (WALTERS, 2004).

Quando uma folha é exposta a uma irradiância saturante, após longos períodos no escuro ou sob baixas irradiâncias, a taxa fotossintética líquida máxima (A_{max}) é alcançada somente após um período de indução que pode durar minutos até horas (CHAZDON; PEARCY, 1986). Os requerimentos de indução para atingir A_{max} estão relacionados a características intrínsecas da etapa bioquímica da fotossíntese, e possivelmente resultam de mudanças no metabolismo celular envolvendo a ativação de enzimas dependentes de luz, particularmente a ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) e a construção de pools de metabolitos, e um aumento na condutância estomática (g_s) (ZIPPERLEN; PRESS, 1997). Folhas com maquinário fotossintético aclimatado a baixas irradiâncias, uma resposta de indução do tipo sigmoidal é a mais esperada, ou seja, uma resposta com duas fases distintas, sendo a inicial rápida seguida por outra lenta até gradualmente alcançar 90% dos valores máximos da A_{max} ($90\%A_{max}$) e condutância estomática ($90\%g_s$); ao passo que uma resposta hiperbólica ou exponencial de indução é mais freqüente em folhas típicas de ambientes abertos (VALLADARES et al., 1997; URBAN et al., 2007). Tais informações são úteis na descrição dos efeitos da intensidade dos “sunflecks” e do ambiente prévio de irradiância no ganho de carbono e na eficiência fotossintética de plantas em ambientes dinâmicos e heterogêneos, como as florestas tropicais.

Em ambientes florestais, costuma-se diferenciar dois grupos extremos de plantas com base nas respostas de crescimento inicial sob diferentes intensidades de luz: a) plantas do estágio inicial de sucessão (pioneiras), que possuem maior plasticidade metabólica e por isso têm maior capacidade de responder às variações ambientais; e b) as de estágio final de sucessão (clímax), que se desenvolvem no sub-bosque e possuem um metabolismo que opera constantemente para manter o organismo continuamente adaptado aos baixos níveis de luz (WHITEMORE, 1990). Entretanto, entre estes dois grupos extremos, já se conhece um grande número de espécies ocupando estádios intermediários na sucessão florestal (OSUNKOYA et al., 1994). Isso tem levado muitos autores a avaliarem o comportamento ecofisiológico de mudas em diferentes condições de irradiância constante para obter informações sobre a sua plasticidade (FEIJÓ et al., 2008), visto que tais respostas são de fundamental importância, podendo auxiliar na escolha dos sistemas de plantio mais adequados para otimizar a produção de cultivos e reduzir perdas econômicas. Frequentemente, as análises do crescimento de mudas são utilizadas para prever o grau de tolerância de diferentes espécies ao

sombreamento, e acredita-se que as espécies tolerantes apresentam um crescimento mais lento em relação às não tolerantes, devido suas taxas metabólicas mais baixas.

As respostas de plasticidade envolvem ajustes morfológicos (em nível de planta inteira) como resultados de mudanças dos padrões de crescimento e alocação de fotoassimilados (CHAZDON, 1996). No entanto, estes dados isolados podem superestimar a resposta da planta ao aumento na irradiância por não medirem exatamente os efeitos alcançados em nível foliar (STRAUSS DEBENEDETTI; BAZZAZ, 1991). Em nível foliar, as respostas envolvem ajustes na composição do maquinário fotossintético no interior de células individuais ou até mesmo cloroplasto, num processo conhecido como aclimação fotossintética (WALTERS, 2004). A natureza dessas respostas pode variar dentre espécies, de acordo com a capacidade de aclimação (GIVINISH, 1988). Cabe enfatizar que a aclimação fotossintética não ocorre exclusivamente devido as características da luz incidente, mas também é observada em relação a uma maior ou menor extensão de respostas a outros fatores ambientais como a disponibilidade de CO₂ (STITT; KRAPP, 1999), nutrientes minerais (TISSUE et al., 1993; GEIGER et al., 1999; BUNGARD et al., 2000; COSTA et al., 2001; GRASSI et al., 2001) e água no solo (MIELKE et al., 2003, 2005; LAVINSKY et al., 2007; GOMES et al., 2008). Isso porque mesmo tratamentos com apenas efeitos indiretos sobre fotossíntese são capazes de induzir ajustes na composição dos cloroplastos, e acredita-se que a aclimação a todos estes estímulos seja regulada por um mecanismo comum, talvez mediado por um ou mais sinais metabólicos (ANDERSON et al., 1995). Uma forma de estudar a aclimação fotossintética é monitorar as mudanças no comportamento fotossintético (p. ex.: taxa fotossintética líquida, rendimento quântico aparente, condutância estomática, em especial a taxa respiratória) de folhas pré-existentes após a simulação da abertura e, ou fechamento do dossel na floresta. Porém, algumas mudanças que levam ao aumento da taxa de assimilação de CO₂ podem não ocorrer até que folhas novas sejam formadas, sendo que o tempo de aclimação dependente da taxa de produção foliar (TURNBULL et al., 1993; GUO et al., 2006).

Comparando as diferenças entre plasticidade e aclimação, Lüttige (1997) sugeriu que espécies climáticas transferidas de um local de baixa para alta irradiância apresentam uma baixa habilidade de aclimação, mas podem crescer bem se mantidas continuamente sob baixas ou altas irradiâncias (alta plasticidade); ao passo que espécies pioneiras podem crescer em baixas ou altas irradiâncias e mostrar considerável estímulo depois de transferidas de um local de baixa para alta irradiância (alta plasticidade e alta aclimação). Em termos práticos, a

transferência de espécie pioneira desenvolvida no sub-bosque para uma clareira resulta em incremento na capacidade fotossintética para um maior aproveitamento da irradiância; contudo, uma mudança repentina de uma espécie clímax do sub-bosque para uma clareira pode acarretar em uma série de reações de estresse conhecidas como fotoinibição. Isso porque plantas típicas de sub-bosque, quando expostas a elevadas irradiâncias, são mais severamente fotoinibidas do que aquelas adaptadas inicialmente a elevadas irradiâncias (KRAUSE et al., 1995) e a imposição de fatores adicionais de estresse, durante a exposição a altas irradiâncias, aumenta o potencial dos efeitos fotoinibidores (ÖGREN; ÖQUIST, 1985). Em ambiente com alta irradiância e baixa disponibilidade de água, por exemplo, as plantas devem ser capazes de balancear as suas necessidades fisiológicas com os estresses luminosos e hídricos aos quais estão sujeitas ou possuir adaptações morfológicas que diminuam ou mesmo evitem os efeitos sinérgicos desses estresses, na tentativa de alcançar seu estado funcional máximo (VALLADARES et al., 2004). Em ambientes de florestas tropicais, a magnitude e duração da fotoinibição em folhas intactas de mudas crescidas no sub-bosque e repentinamente expostas a elevadas irradiâncias são estudadas por meio de sinais de fluorescência da clorofila a (CAI et al., 2005), sendo os sinais básicos de maior emprego a fluorescência mínima (F₀), fluorescência máxima (F_m) e máxima eficiência quântica do fotossistema 2 (F_v/F_m). A recuperação da fotoinibição pode ser rápida, quando devida à epoxidação da zeaxantina via ciclo de xantofila; ou lenta, quando passa por reativação do fotossistema (PS2) pela síntese “*de novo*” da proteína D1. Com o passar do tempo, as folhas aumentam a capacidade de recuperar de uma fotoinibição (MOHAMMED et al., 1995).

A taxa fotossintética líquida de plantas de ambientes sombreados requer a maximização da quantidade de luz absorvida, conjuntamente a pequenas taxas de perda de água por meio da transpiração, além de valores extremamente reduzidos de irradiância de compensação, devido, principalmente, a seus baixos valores de taxas respiratórias na ausência de irradiância. Com o gradual ou repentino aumento na irradiância, espera-se que essas plantas ajustem o seu maquinário fotossintético de forma a apresentar aumento dos níveis do PS2, citocromo b6/f, concentração e atividade da ATP sintase, componentes do ciclo de Calvin, especialmente a Rubisco, na taxa respiratória no escuro (R_d), e nas irradiâncias de compensação (I_C) e saturação (I_S) (STRAUSS-DEBENEDETTI; BAZZAZ, 1996; RIBAS, 2006), em detrimento a eficiência quântica aparente (α) e concentração de pigmentos associados ao complexo coletor de luz do fotossistema 2 (LHCPS2). Isso conduzirá a aumento na capacidade de transporte de elétrons, do complexo de evolução do oxigênio,

fixação de CO₂, razão de clorofila *a* em relação à de clorofila *b* (Chl *a/b*), e reorganização da ultra-estrutura dos cloroplastos, particularmente nas membranas tilacoidais. Outros ajustes esperados com relação à exposição de folhas a elevadas irradiâncias podem ser também considerados como estratégias adaptativas (plasticidade) e inclui ajustes anatômicos e morfológicos, como reorientação dos cloroplastos em relação à incidência de raios solares e, ou angulação foliar, coloração e formação de folhas mais compactas em relação às aquelas formadas no sub-bosque da floresta.

3. METODOLOGIA

3.1. LOCAL DE ESTUDO E MATERIAL VEGETAL

O estudo foi conduzido numa área de ‘Cabruca’ localizada no *Campus* da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus, BA. O clima do município é do tipo Af de Köppen, com temperaturas médias anuais variando de 22 a 25°C, sendo maiores e com menor amplitude térmica na faixa costeira (FARIA FILHO e ARAÚJO, 2003). O regime pluviométrico é regular, com chuvas abundantes, distribuídas durante o ano. Durante os 15 meses do período de estudo (agosto/07 a outubro/08), a precipitação total foi 1455,4 mm, sendo março o mês mais chuvoso (252,5 mm) e o período mais seco em setembro (4 mm) (Figura 8).

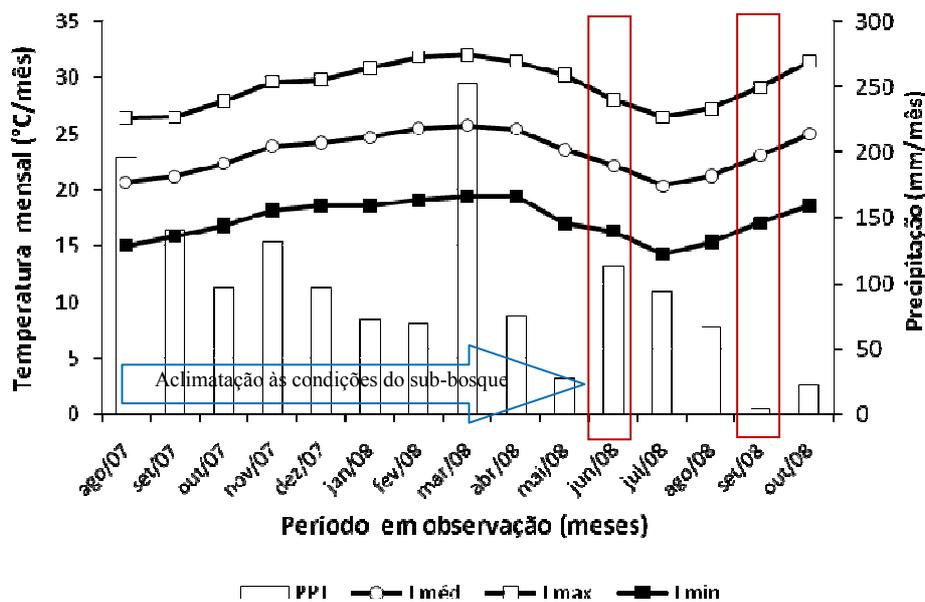


Figura 8. Distribuição da precipitação (barras) e temperaturas mensais médias (\circ), máximas (\square) e mínimas (\blacksquare) para o município de Ilhéus, BA, no período correspondente a julho de 2007 até outubro de 2008. A transferência de plantas para clareira foi realizada nos meses de maio e agosto.

Fonte: Estação CEPEC, localizada a aproximadamente 6 Km da ‘Cabruca onde os experimentos foram instalados.

Foram utilizadas mudas com aproximadamente três anos de *Euterpe edulis* Martius originadas de sementes com aproximadamente 30 cm de altura, cedidas por um viveirista do

município de Itacaré, BA. Em julho de 2007 essas mudas foram transportadas para a UESC, transplantadas para vasos plásticos contendo 10 kg de solo de mata⁴, cuja análise química está apresentada na Tabela 1. Após o transplante foi realizada adubação de cobertura com 20g do formulado 4-14-8 (N, P₂O₅, K₂O) por planta e submetidas por um período de 250 dias de aclimação às condições de irradiância e temperatura numa área sombreada (sub-bosque) no interior de uma ‘Cabruca’, quando as mudas foram separadas em dois grupos de 15 cada. Um grupo continuou crescendo em condições de sub-bosque e o outro grupo foi transferido para uma clareira média (400 m²), sendo que estes grupos foram distanciados em 50 metros. Para eliminar a possibilidade de influencia do déficit hídrico, as plantas foram irrigadas periodicamente a fim de manter a zona radicular próximo a capacidade de campo.

Tabela 1. Análise química e de pH do solo utilizado no experimento.

| pH | Al ⁽¹⁾ | Ca ⁽¹⁾ | Mg ⁽¹⁾ | Ca + Mg ⁽¹⁾ | K ⁽¹⁾ | P ⁽²⁾ |
|-----|-------------------|-------------------|-------------------|------------------------|------------------|------------------|
| 5,0 | 0,1 | 2,4 | 0,6 | 3,0 | 0,06 | 2 |

⁽¹⁾ Cmol_c dm⁻³; ⁽²⁾ mg dm⁻³

3.1.1. Microclima

A irradiância (I , $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$) foi monitorada quinzenalmente (9/8/07 até 4/10/08) utilizando um sensor quântico S-LIA-M003, e a temperatura (T_{ar} , °C) e a umidade relativa do ar (UR, %), por meio de sensores de uma estação climatológica Hobo Micro Station Data Logger (Onset Computer, Massachusetts, EUA). Os sensores de I foram programados para realizarem leituras em intervalos de 1 minuto, em medições simultâneas para viabilizar a comparação entre os locais, entre os horários de 7:30 às 16:30 horas. Utilizou-se o programa BoxCar 4.3 para Windows, software de comunicação dos sensores OnSet – Hobo, para transferir os dados para o computador, exportando os mesmos para o programa Excel. Foram calculados os valores médios das características descritivas do ambiente de luz, como a I total ($\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$), I diária ($\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e $\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{dia}^{-1}$), % de I em relação à clareira, duração diária de $I > 200$ e $600 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, duração diária da I direta, % do tempo $I > 200$ e $600 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, % da $I \geq 50 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, % I diária devido à “sunflecks”. Considerou-se como radiação direta aumentos da I no sub-bosque acima de $50 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e contribuições dos “sunflecks” calculadas de acordo com Chazdon e

⁴ Conforme mapeamento de solos da CEPLAC, o solo utilizado no experimento é classificado tecnicamente como Latossolo variação ‘Nazaré’. Foi removido horizonte A, na camada entre 0-20 cm, rico em matéria orgânica, coloração escura, de textura argilo-arenosa.

Pearcy (1991). Para representar o curso diário da irradiância (I) nos ambientes de sub-bosque e clareira numa área de ‘Cabruca’ localizada no Campus da UESC, foram realizadas medições nos dias: a) outono - 29/04/2008, b) inverno - 05/08/2008.

3.2. CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS

A fim de investigar o estresse luminoso em ambientes de ‘Cabruca’ foi realizado experimento em condição de campo durante o mês de maio de 2008, no tempo zero e aos 7, 14 e 21 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT). Para tal, a emissão de fluorescência da clorofila a foi avaliada simultaneamente com medições de trocas gasosas a valores saturantes de $600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, obtidas durante medições de indução fotossint\u00e9tica, utilizando-se o fluor\u00f4metro acoplado ao sistema port\u00e1til LI6400 (LI-6400–40 leaf chamber fluorometer; LICOR, Lincoln, Nebraska, EUA). Vari\u00e1veis de trocas gasosas e curvas de satura\u00e7\u00e3o da fotoss\u00edntese pela irradi\u00e2ncia foram realizadas aos 21 e 110 DAAT. As medi\u00e7\u00f5es foram realizadas no per\u00edodo da manh\u00e3, quando se espera uma maior atividade fotossint\u00e9tica. Atentou-se para uniformidade das folhas selecionadas, baseando-se em folhas sadias e completamente expandidas, do primeiro par de pinas ap\u00f3s o fol\u00edolo principal. Antes das medi\u00e7\u00f5es de fluoresc\u00eancia, as folhas eram cobertas com um clipe de adapta\u00e7\u00e3o ao escuro no entardecer do dia anterior a fim de garantir que os carreadores de el\u00e9trons estivessem no estado oxidado e os gradientes de pr\u00f3tons e a forma\u00e7\u00e3o de ATP fossem nulos. Os sinais de fluoresc\u00eancia foram registrados no sistema de aquisi\u00e7\u00e3o de dados do aparelho que calculou automaticamente a fluoresc\u00eancia m\u00ednima (F_0), m\u00e1xima (F_m), e m\u00e1xima efici\u00eancia qu\u00e2ntica do PS2 (F_v/F_m) pela f\u00f3rmula $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, em que F_0 \u00e9 a fluoresc\u00eancia m\u00ednima, excitada por uma luz vermelha modulada de baixa intensidade ($0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e F_m \u00e9 a fluoresc\u00eancia m\u00e1xima obtida pela aplica\u00e7\u00e3o de um pulso de 0,8s de luz act\u00ednica saturante ($>6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (ROHACEK et al., 2002).

No intuito de obter um maior refinamento dos dados de trocas gasosas, outro experimento foi montado durante o m\u00eas de agosto de 2008 (0, 7, 14, 21 DAAT) baseado em curvas de indu\u00e7\u00e3o fotossint\u00e9tica e de satura\u00e7\u00e3o da fotoss\u00edntese pela irradi\u00e2ncia. Para tal, as mudas foram transportadas do campo para o laborat\u00f3rio ao entardecer do dia anterior \u00e0s avalia\u00e7\u00f5es, visto que as condi\u00e7\u00f5es desfavor\u00e1veis de um per\u00edodo chuvoso inviabilizavam trabalhos de campo. As folhas foram mantidas por aproximadamente 20 minutos sob baixa irradi\u00e2ncia ($5 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e, ap\u00f3s equil\u00edbrio, o valor de fotoss\u00edntese m\u00ednima ($< 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foi registrado. Em seguida a irradi\u00e2ncia foi imediatamente aumentada para 600

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, sendo as leituras salvas da seguinte forma: 2 minutos em intervalos de 1 segundo; 1 minuto em intervalos de 5 segundos; 1 minuto a cada 10 segundos; 2 minutos a cada 30 segundos. Após, o IRGA foi programado para coletar automaticamente 20 leituras, sendo uma a cada 60 segundos.

Os parâmetros de indução foram obtidos por meio de ajustes de modelo exponencial e sigmoidal, visto que bons ajustes com ambos modelos. O ajuste exponencial foi obtido pela equação: $A_n = A_{\text{max}} (1 - \text{EXP}(-k \cdot (t/A_{\text{max}}))) - A_{\text{min}}$ (VALLADARES et al., 1997) e sigmoidal pela equação: $A_n = ((A_{\text{min}} - A_{\text{max}})/(1 + ((t/i)^s))) + A_{\text{max}}$ (ZIPPERLEN e PRESS, 1997), onde A_n é a taxa fotossintética líquida, A_{min} é o mínimo da assimilação assintótica (em $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), A_{max} é a assintótica de A_{max} durante o período de saturação ($600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), t é o tempo, i é x no ponto de inflexão, e s é um parâmetro de declividade. Os ajustes foram realizados por meio do método dos quadrados mínimos utilizando os algoritmos de Levenberg-Marquadt do programa Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Estimativas do tempo requerido para alcançar 90% da taxa fotossintética máxima ($T_{90\%}A_{\text{max}}$) foram obtidas resolvendo as equações descritas acima, e substituindo os valores de A_n com os valores de 90% A_{max} (ZIPPERLEN e PRESS, 1997). O estado de indução 60 segundos após o aumento na I (IS_{60}) foi calculado conforme descrito por Pearcy (1996), onde $IS_{60} = (A_{60}/A_{\text{max}}) \cdot 100$ e Chazdon e Pearcy, (1986), onde $IS_{60} = 100 \cdot ((A_n - A_{\text{min}})/(A_{\text{max}} - A_{\text{min}}))$, onde A_n é taxa fotossintética transiente após 60 segundos de iluminação; A_{min} é o estado estável da taxa de assimilação sob baixa irradiância, e A_{max} o estado estável da taxa de saturação da fotossíntese. Curvas de saturação da fotossíntese pela irradiância foram realizadas aos 21 DAAT. As medições foram realizadas no período da manhã, quando se espera uma maior atividade fotossintética. Atentou-se para uniformidade das folhas selecionadas, baseando-se em folhas saudáveis e completamente expandidas, do primeiro par de pinas após o folíolo principal.

As variáveis de trocas gasosas: taxa fotossintética líquida (A_n), condutância estomática ao vapor de água (g_s), taxa de transpiração foliar (E) e razão entre as concentrações interna e atmosférica de CO_2 (C_i/C_a) foram analisadas sempre entre 8:00 e 11:30 horas, utilizando-se de um sistema portátil para medição de trocas gasosas (IRGA – *Infrared Gas Analyzer*), modelo LI-6400 (LICOR Biosciences Inc., Nebraska, EUA) equipado com uma fonte de irradiância artificial 6400-02 B RedBlue, considerando médias de $I > 400 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A concentração atmosférica de CO_2 (C_a) e a temperatura foliar (T_{ar}) foram fixadas em, respectivamente, $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e $27 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$. Leituras tornavam-se

estáveis dentro de 1-2 minutos e então salvas pelo LI-6400. A concentração intercelular de CO₂ (C_i) foi calculada pelo equipamento a partir dos valores de A_n, g_s e E (VON CAEMMERER; FARQUHAR, 1981).

Parâmetros derivados da curvas de saturação da fotossíntese pela irradiância foram realizados utilizando a rotina “light curve” do software OPEN 4.04, em sete valores de *I* em ordem decrescente (0, 25, 50, 100, 200, 400, 600). O tempo mínimo permitido para a aclimatação das folhas em cada nível de *I* foi de 60s e, o tempo máximo para salvar cada leitura foi de 120s. O coeficiente de variação máximo permitido para o salvamento de cada leitura foi de 0,2%. O equipamento também forneceu os valores do déficit de pressão de vapor entre o ar e a folha (DPV) e a temperatura foliar (em °C) (dados não apresentados). Para cada repetição estimou-se a eficiência quântica aparente (α , inclinação da reta) e a taxa respiratória no escuro (R_d, ponto onde a reta toca o eixo y) por meio de um modelo linear do tipo $A_n = \alpha RFA + R_d$, para $I < 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Esse modelo permitiu ainda estimar o valor da irradiância de compensação ($IC = R_d/\alpha$), que corresponde ao ponto onde a reta toca o eixo x. A taxa fotossintética líquida máxima (A_{nmax}) foi estimada por meio do ajuste um modelo exponencial do tipo $A_n = A_{max}(1 - \exp(-\alpha (RFA/A_{max}))) - R_d$, onde A_{max} é a taxa fotossintética bruta máxima (A_{nmax} = A_{max} - R_d) (IQBAL et al., 1997; GOMES et al., 2006). Entre os modelos empíricos freqüentemente utilizados para descrever a resposta de A_n a *I* (hipérboles retangular e não-retangular e exponencial) demonstrou-se que, embora os três modelos fossem quantitativamente adequados para a estimativa dos parâmetros fotossintéticos, o exponencial foi o que melhor se comportou quanto à fidelidade das estimativas, sendo, portanto, recomendado (GOMES et al., 2006). Por sua vez, a irradiância de saturação (IS) correspondeu ao valor de *I* no qual $A_n = 90\% A_{nmax}$.

3.3. CRESCIMENTO INICIAL

O estudo do crescimento foi realizado entre o período de 09/08/2007 a 04/10/2008, e durante todo o período experimental, medindo-se o diâmetro do coleto (DC) e contando-se número de folhas (NF) quinzenalmente. Ao final do experimento foram analisadas a biomassa seca de raízes (MSR), parte aérea (considerando somatório das biomassas secas de bainhas, pecíolos e lâminas foliares) (MSPA) e a biomassa seca total (considerando somatório da MSR+MSPA) (MST). A biomassa seca foi obtida por meio de secagem em estufa de ventilação forçada de ar a 75° C, até massa constante. O DC foi medido em duas direções com o uso de um paquímetro (Figura 9), e a área foliar (AF) foi estimada por meio de um medidor

de área foliar LI-3100 (Li-Cor Inc., Nebraska, EUA). A partir dos dados de biomassa seca, número de folhas e de área foliar foram calculadas a massa foliar específica ($MFE = MSF/AF$), e a área foliar individual ($AFI = AF/NF$) segundo Hunt et al., (2002).



Figura 9. Medições quinzenais do diâmetro do coleto em muda transferida à clareira.

3.4. ANÁLISE STATÍSTICA

Foi adotado o delineamento experimental inteiramente ao acaso (DIC), com dois níveis de irradiância (sub-bosque e clareira), e um número variável de repetições de acordo com a variável/parâmetro em análise; sendo cada unidade experimental composta por uma muda. As comparações entre as médias dos tratamentos foram realizadas utilizando-se o teste-F, com recursos do programa Statistica 6.0 (Statsoft Inc., EUA), e as variáveis microclimáticas foram submetidas apenas à estatística descritiva (média \pm erro padrão).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS

A irradiância (I) média foi de 38,82 e 770,67 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e uma média diária de 1,26 e 24,97 $\text{mol m}^{-2}\text{dia}^{-1}$ durante o período experimental, com picos de 67,18 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e 1504,23 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, por volta das 11:00 horas, no sub-bosque e na clareira respectivamente, sendo que as mudas de *E. edulis* crescidas sob a copa de cacauzeiros plantados em sistema de ‘Cabruca’ receberam, em média, 5,03% da I disponível na clareira (Tabela 2). Os picos de I devidos a “sunflecks” variaram de 51,3 até 1523,8 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, contribuindo com aproximadamente 67,4% da I total no sub-bosque. Os valores de I no sub-bosque da ‘Cabruca’ foram maiores do que os encontrados em florestas coníferas de baixas latitudes (CANHAM et al., 1990) e semelhantes aos obtidos em outras áreas de ‘Cabruca’ do sul da Bahia, onde o tratamento sub-bosque apresentou 5-8% da I disponível a pleno sol (LAVINSKY et al., 2007; FEIJÓ et al., 2008; LIMA et al., 2008). A contribuição dos “sunflecks” na I total foi similar à encontrada por Leakey et al., (2005) em “sunflecks” curtos (≤ 10 minutos) numa floresta tropical asiática (61% da I total). A Figura 10 a-b mostra cursos representativos da I no sub-bosque e clareira na área de ‘Cabruca’ onde o experimento foi instalado, no período do outono e inverno respectivamente.

Tabela 2. Valores médios (\pm erro padrão) das condições de irradiância (I) nos ambientes de sub-bosque e clareira numa área de ‘Cabruca’ localizada no Campus da UESC. Radiação direta foi definida como valores de I maiores que $50 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$. ($n = 10$).

| Variáveis | Clareira | Sub-bosque |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|-------------------|
| I média ($\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | 770,67 \pm 1,24 | 38,82 \pm 0,06 |
| I média di\u00e1ria ($\text{mol m}^{-2}\text{dia}^{-1}$) | 24,97 \pm 0,05 | 1,26 \pm 0,02 |
| Percentual de valor em rela\u00e7\u00e3o \u00e0 clareira | 100 | 5,03 \pm 0,01 |
| Dura\u00e7\u00e3o m\u00e9dia di\u00e1ria (min) de $I > 600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ | 1129,23 \pm 0,49 | 7,40 \pm 0,37 |
| Dura\u00e7\u00e3o m\u00e9dia di\u00e1ria (min) de $I > 200 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ | 2183,00 \pm 0,43 | 116,83 \pm 0,02 |
| Dura\u00e7\u00e3o m\u00e9dia di\u00e1ria da I direta (min) | 2888,73 \pm 0,58 | 499,70 \pm 0,50 |
| $I > 600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (% do tempo) | 37,40 \pm 0,02 | 0,25 \pm 0,01 |
| $I > 200 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (% do tempo) | 71,81 \pm 0,02 | 3,84 \pm 0,03 |
| $I \geq 50 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (% do tempo) | 95,00 \pm 0,01 | 16,43 \pm 0,02 |
| I devido \u00e0 “sunflecks” (% di\u00e1ria) | - | 67,39 \pm 0,01 |

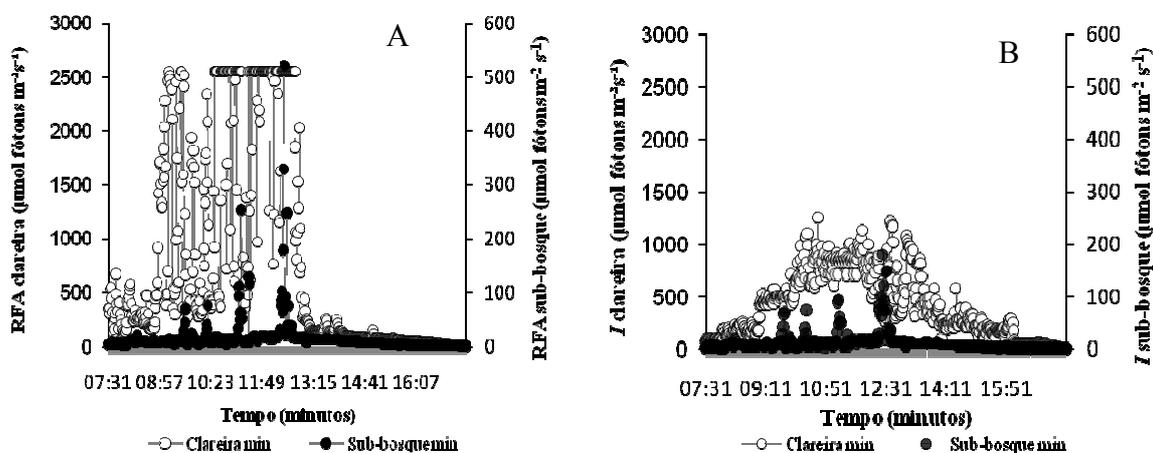


Figura 10 a-b. Curso di\u00e1rio da irradi\u00e2ncia (I) nos ambientes de sub-bosque e clareira numa \u00e1rea de ‘Cabruca’ localizada no Campus da UESC. Medi\u00e7\u00f5es foram realizadas nos dias: a) outono - 29/04/2008, b) inverno - 05/08/2008.

A temperatura m\u00e9dia do ar (T_{ar}) no sub-bosque variou de 25,57 a 30,71 $^{\circ}\text{C}$ ao longo do dia. J\u00e1 na clareira os valores situaram-se entre 26,04 e 31,4 $^{\circ}\text{C}$, e os valores m\u00e1ximos foram observados entre o final da manh\u00e3 e in\u00edcio da tarde, em ambos os locais avaliados. A umidade relativa do ar (UR) apresentou m\u00e1ximos valores ao amanhecer com acentuada depress\u00e3o no decorrer da manh\u00e3, culminando com os m\u00ednimos valores ao meio-dia, e

apresentou uma pequena recuperação no final da tarde. Os valores de UR registrados no sub-bosque variaram entre 67 e 89% ao passo que na clareira, entre 67 e 100%.

Não houve discrepância entre os ambientes para a temperatura e a umidade relativa do ar, principalmente durante o inverno. No entanto, ficou evidente que a Tar apresenta curso diário inversamente proporcional ao da UR. Isto ocorre porque a UR é inversamente proporcional à pressão de saturação do vapor d'água, que por sua vez é diretamente proporcional à Tar (LIMA 2005). A tendência de menor variação de Tar média no sub-bosque pode ser explicada pelo fluxo de calor no solo e pela presença do dossel, que funciona como um anteparo impedindo trocas intensas de energia na superfície terrestre. O solo desprotegido apresenta um maior fluxo de calor da superfície em direção a camadas mais profundas durante o dia, resultando em elevadas temperaturas do ar diurnas em áreas mais abertas. À noite, o resfriamento da superfície do solo, por emissão de radiação terrestre, inverte o sentido do fluxo de calor, que passa a ser do interior do solo para a superfície (PEZZOPANE et al., 2002). Devido à inexistência de um anteparo na clareira durante a noite, seriam esperados no início da manhã menores valores de Tar neste ambiente. No entanto, comportamento contrário foi observado e somente a partir das 13:00 horas a Tar média foi ligeiramente maior no sub-bosque. Acredita-se que a maior precipitação e a menor densidade de raízes no solo (menor evapotranspiração) seriam os principais responsáveis pelo aumento da UR no começo da manhã em clareiras durante o inverno. A Figura 11 a-b mostra cursos representativos da UR e Tar no sub-bosque e clareira na área de 'Cabruca' onde o experimento foi instalado, no período do outono e inverno respectivamente.

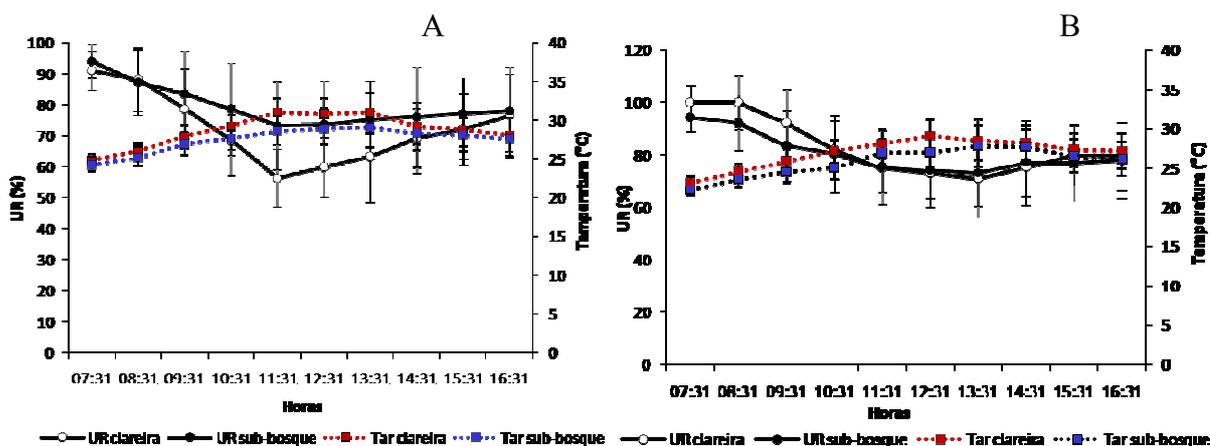


Figura 11 a-b. Curso diário da umidade relativa (linhas) e temperatura do ar (colunas) nos ambientes de sub-bosque e clareira numa área de 'Cabruca' localizada no Campus da UESC. Medições foram realizadas nos dias: a) outono - 29/04/2008, b) inverno - 05/08/2008.

4.2. CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS

No intuito de investigar a fundo o estresse luminoso em ambientes de ‘Cabruca’, foram realizado experimento no mês de maio em folhas de *E. edulis* formadas no sub-bosque e abruptamente expostas a elevadas irradiâncias, que por sua vez, estiveram associadas a uma elevada temperatura e uma baixa precipitação mensal (Figura 8, 10-11 a). Observa-se na Figura 12 que quando mantidas no sub-bosque, as plantas foram beneficiadas com o aumento na irradiância. Por sua vez, os valores da taxa de fotossíntese líquida (A_n) em folhas de mudas transferidas para clareira e expostas a uma irradiância de $600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ decresceram 60% em relação àquelas mantidas no sub-bosque aos 14 DAAT ($1,458 \pm 0,064$ vs $2,458 \pm 0,055 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), mostrando uma quase paralela recuperação de 84% aos 21 DAAT ($1,886 \pm 0,082$ vs $2,234 \pm 0,121 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Além disso, a razão das concentrações interna e atmosférica de CO_2 (C_i/C_a) aumentou ($0,513 \pm 0,021$ vs $0,424 \pm 0,019 \text{ CO}_2 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto a condutância estomática ao vapor de água (g_s) ($0,0126 \pm 0,0003$ vs $0,0182 \pm 0,0006 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a taxa transpiratória (E) ($0,190 \pm 0,004$ vs $0,298 \pm 0,0107 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) diminuíram. Na semana seguinte, E aumentou significativamente enquanto a C_i/C_a e g_s alcançaram os valores obtidos em mudas mantidas no sub-bosque, indicando que não houve limitação estomática e bioquímica da fotossíntese, e parece ter sido fotoquímica. Ao avaliarem as limitações estomáticas e não estomáticas de A_n durante a fase de recuperação em dois ecotipos de coqueiro anão submetidos ao estresse hídrico, Gomes et al., (2008) verificaram que após 4 dias de reidratação as limitações estomáticas das plantas estressadas foram comparáveis às das plantas controle (~20%), atribuindo a parcial recuperação de A_n (63 e 57% no primeiro e segundo ciclo, respectivamente) a fatores não-estomáticos, a exemplo de limitações na etapa fotoquímica da fotossíntese.

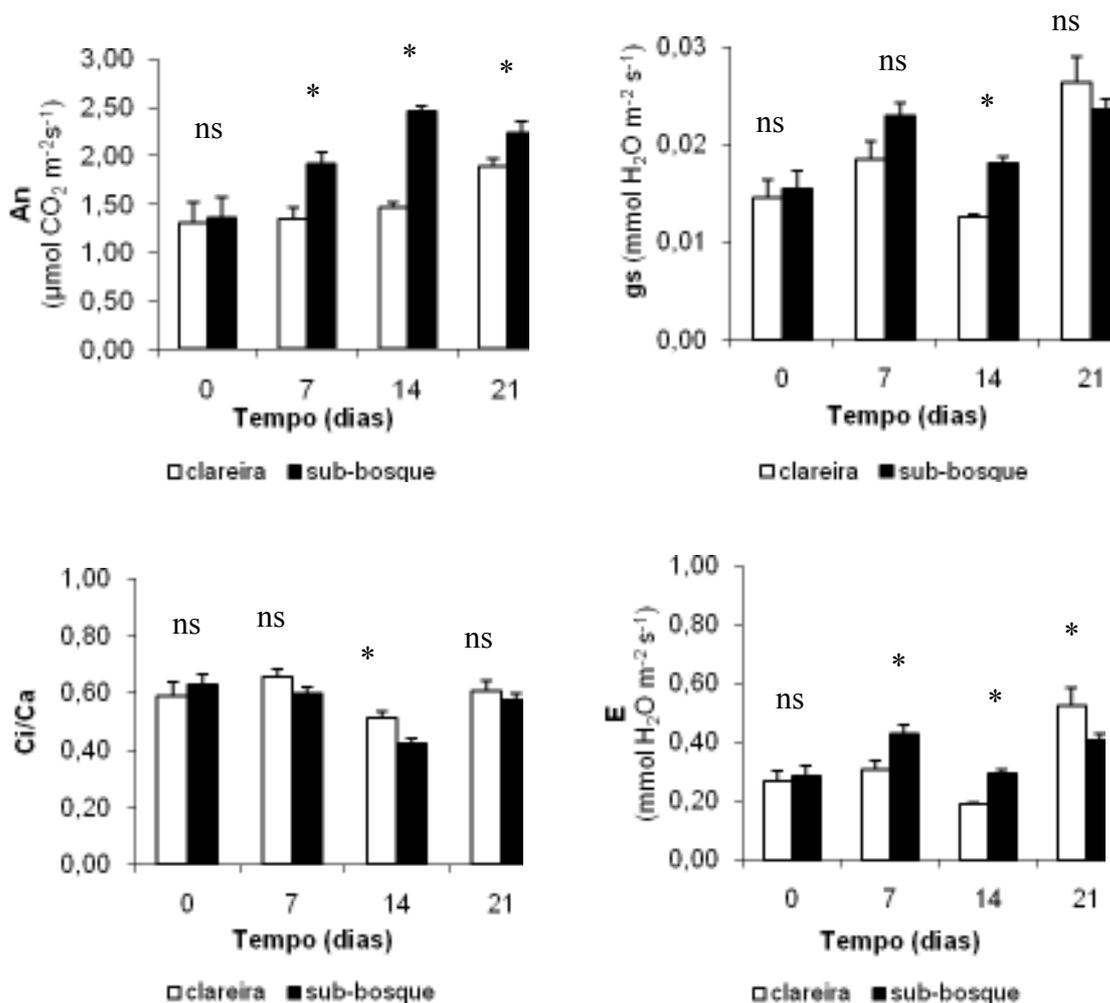


Figura 12. Valores médios de taxa fotossintética líquida (An), condutância estomática ao vapor d'água (gs), razão das concentrações interna e atmosférica de CO_2 (Ci/Ca) e taxa transpiratória (E) em folhas de mudas de *E. Edulis* crescidas no sub-bosque e clareira, quando valores a $600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante o m\u00eas de maio. Teste – F, * $p < 0,05$; e ns $p \geq 0,05$.

Uma completa interpreta\u00e7\u00e3o das vari\u00e1veis do processo fotossint\u00e9tico foi obtida por meio de medi\u00e7\u00f5es paralelas de sinais b\u00e1sicos de fluoresc\u00eancia da clorofila a, onde a partir de dados de F_0 , F_m e F_v/F_m , evidenciou-se que a limita\u00e7\u00e3o sob elevadas irradi\u00e2ncias ocorreu ainda na etapa fotoqu\u00edmica da fotoss\u00edntese. A raz\u00e3o F_v/F_m de mudas mantidas no sub-bosque foi 0,82, o que \u00e9 caracter\u00edstico de plantas n\u00e3o-estressadas (CAI et al., 2005; GUO et al., 2006). Repentina exposi\u00e7\u00e3o \u00e0 elevada disponibilidade de luz, obtida por meio de simula\u00e7\u00e3o da abertura de uma clareira no dossel da 'Cabruca', ocasionou abrupto decl\u00ednio na rela\u00e7\u00e3o F_v/F_m ao fim da primeira semana de transfer\u00eancia, alcan\u00e7ando um valor m\u00ednimo de aproximadamente 0,49 ap\u00f3s 7 DAAT (Figura 13), num mecanismo conhecido como

fotoinibição. Este declínio foi acompanhado por uma tendência de decréscimo em F_m combinado com um paralelo aumento significativo ($P < 0,05$) em F_0 (75% e 151%, respectivamente, dos valores obtidos em mudas sombreadas). Entretanto, o período inicial de perda da atividade fotossintética foi acompanhado de um período de recuperação e aclimação ao dano, provavelmente quando o processo de fotoproteção foi parcialmente estabelecido (0,63 após 21 DAAT).

Sugere-se que uma parcial recuperação da fotoinibição pode ser o resultado de uma combinação de estresses múltiplos associados com a abertura de clareiras, onde as plantas estão sujeitas a elevadas irradiâncias e maiores temperaturas (MULKEY; PEARCY, 1992). Guo et al., (2006) verificaram em três espécies do gênero *Garcinia* que a razão F_v/F_m decresceu aos 5-7 dias após transferência do sub-bosque para clareira e não recuperou completamente após dois meses de transferência, indicando fotoinibição com o aumento na irradiância. Resultados similares foram obtidos por Kamaludin e Grace (1992), Lovelock et al., (1994) e Oguchi et al., (2006). Por sua vez, Bungard et al., (2000) verificaram que a razão F_v/F_m recuperou próximo aos 17 dias de transferência do sub-bosque para clareira, alcançando mais de 75% dos valores obtidos em plantas sombreadas. Alguns autores consideram a fotoinibição como uma estratégia de aclimação do PS2 contra níveis de luz potencialmente injuriosos (LONG et al., 1994); tais informações podem ser aplicáveis em situações de renovação de plantios e/ou plantios a pleno sol, visto que os valores de RFA no ambiente de clareira situaram-se 97% do tempo acima do necessário para saturar a fotossíntese ($> 200 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). O aumento em F_0 pode ser atribuído à transferência de energia nas antenas coletoras de irradiância, o que indica que houve dano na proteína D_1 do centro de reação do fotossistema 2 (PS2) (DIAS; MARENCO, 2006). Por sua vez, reduções em F_m têm sido atribuídas à dissipação não-fotoquímica principalmente por meio do ciclo das xantofilas, em que a violaxantina é convertida em zeaxantina (DEMMIG-ADAMS; ADAMS, 1992). Dessa forma, o excesso de energia absorvida pela folha é drenado para carotenóides do ciclo da xantofila que a dissipa na forma de calor, o que protege o PS2 contra possíveis danos oxidativos causados por níveis de irradiância injuriosos.

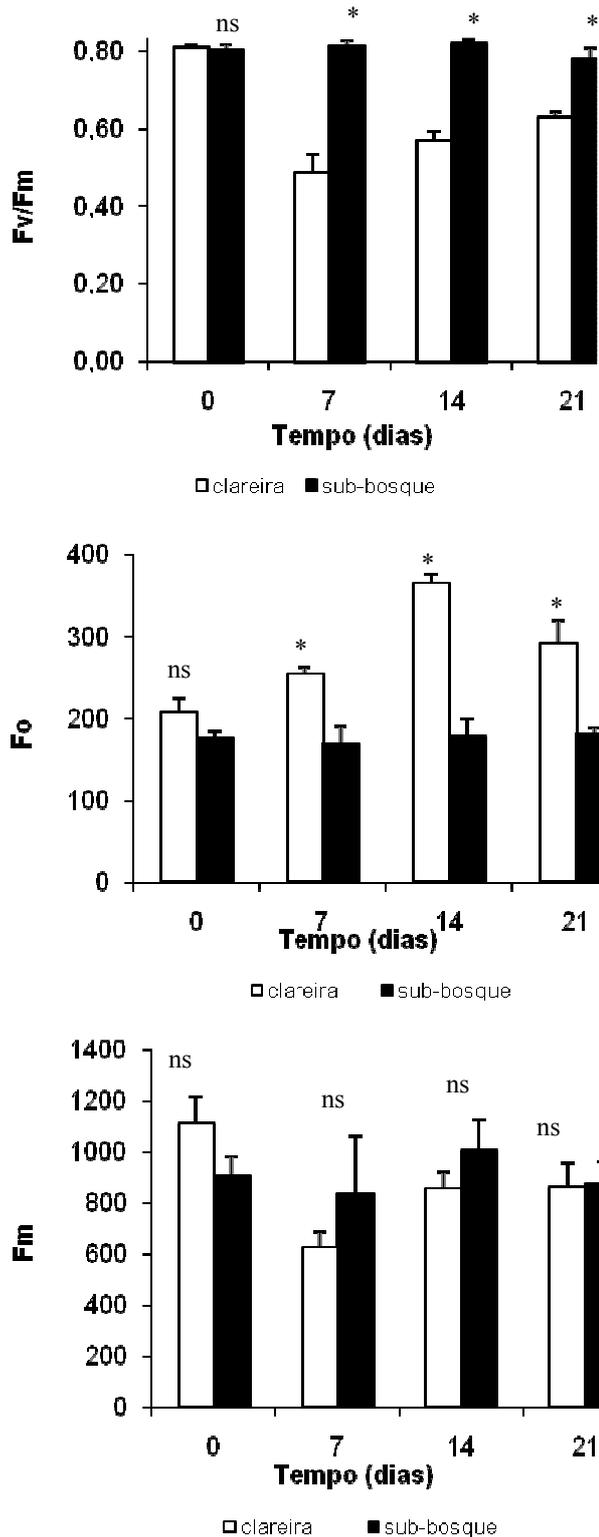


Figura 13. Máxima eficiência quântica (Fv/Fm), fluorescência mínima (F0) e máxima (Fm) do fotossistema 2 (PS2) em folhas de mudas de *Euterpe edulis* Martius no sub-bosque e clareira em uma área de ‘Cabruca’. Valores são médias (\pm erro padrão) de 4 -8 repetições, sendo uma folha por planta. Teste – F, * P < 0,05; e ns P \geq 0,05.

Por sua vez, quando folhas de *E. edulis* formadas no sub-bosque foram previamente expostas a uma irradiância de $5 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e em seguida foi simulado um abrupto aumento na intensidade de radiação luminosa (condição saturante de $600 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durante o mês de agosto, o tempo médio requerido para mudas adaptadas ao ambiente de baixas irradiâncias alcançarem 90% da taxa fotossintética máxima (T90%Anmax) correspondeu a uma média de 21 minutos e o estado de indução 60 segundos após o aumento na RFA manteve-se baixo (em torno de 17%), ambos independente do ambiente e tempo (Tabela 3).

Os valores de T90%Anmax foram superiores ao encontrados por Zipperlen e Press (1997) em duas espécies climáticas de uma floresta tropical asiática (13 e 19 minutos para *S. leprosula* e *D. lanceolata*, respectivamente), e dentro do intervalo relatado para outras espécies arbóreas em florestas tropicais (9 a 36 minutos) (CHAZDON; PEARCY, 1986; RIJKERS et al., 2000; CAI et al., 2005). Ao contrário, tem sido relatado que espécies arbustivas do sub-bosque consomem entre 1 e 4 minutos (KURSAR; COLEY, 1993; CAI et al., 2005), indicando que estas são capazes de responder mais rapidamente às mudanças nas condições de irradiância. Diversos autores verificaram que o estado de indução 60 segundos após o aumento na RFA apresentou menores valores em espécies típicas do sub-bosque em relação às de clareiras (TANG; LIANG, 1999; VALLADARES et al., 1997; PORTES et al., 2006). De acordo com Valladares et al., (1997), são observados em espécies arbóreas típicas do sub-bosque de floresta tropical valores de IS60 superiores a 50%, ao passo que na clareira estes valores aproximam-se de 30%, indicando que espécies do sub-bosque perdem o seu estado de indução mais lentamente do que plantas típicas de áreas mais abertas, ou seja, tem um maior aproveitamento em “sunflecks” subseqüentes. Os elevados valores de T90%Anmax aliados a reduzidos IS60 sugerem que a espécie *E. edulis* não responde rapidamente às mudanças nas condições de irradiância e logo perde seu estado de indução fotossintética. A baixa capacidade de aproveitamento dos “sunflecks” em mudas mantidas no sub-bosque contribuiu para que os valores de An alcançassem 77% dos valores de Amax aos 21 dias; quando comparados aos 95% dos valores verificados em mudas transferidas para a clareira torna-se evidente a ocorrência de limitação no ganho de carbono do palmiteiro *E. edulis* neste ambiente. É importante salientar que o método de obtenção de IS60 difere dos outros autores, isto é, partiu do escuro para claro, e não do claro → escuro → claro.

Tabela 3. Respostas de indução fotossintética a um aumento na irradiância em mudas de *Euterpe edulis* crescidas no sub-bosque durante o mês de agosto. Valores médios (\pm erro padrão) de 3-4 repetições.

| Variáveis/Parâmetros | Ambientes | | |
|----------------------|------------------|------------------|----------|
| | Sub-bosque | Clareira | <i>P</i> |
| T90%Anmax (min) | 21,11 \pm 5,24 | 20,69 \pm 4,41 | ns |
| IS60 (%) | 15,70 \pm 2,44 | 18,54 \pm 2,16 | ns |

Abreviações: T90%Anmax (tempo requerido para alcançar 90% da taxa fotossintética máxima), IS60% (estado de indução 60 segundos após o aumento na RFA). Teste – F, * $p < 0,05$; e ns $p \geq 0,05$.

A avaliação das características das mudas de *E. edulis* em valores de irradiância a 5 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ permitiu inferir que com o aumento da abertura do dossel a espécie se torna menos dependente de “sunflecks”. Quando mantidas no sub-bosque, desconsiderando os “sunflecks” as mudas apresentaram um baixo, porém positivo balanço de carbono. Por sua vez, os valores da taxa de fotossíntese líquida (An) em folhas de mudas transferidas para clareira e expostas a uma irradiância de 5 μmol fótons $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, os valores de fotossíntese líquida (An) em folhas expostas decresceram 73% em relação àquelas mantidas no sub-bosque aos 7 DAAT ($-0,116 \pm 0,04$ vs $0,523 \pm 0,03 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Tais resultados foram acompanhados de aumento na razão das concentrações interna e atmosférica de CO_2 (Ci/Ca) ($1,120 \pm 0,053$ vs $0,583 \pm 0,047 \text{ CO}_2 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto a condutância estomática ao vapor de água (gs) ($0,0054 \pm 0,0005$ vs $0,0082 \pm 0,0013 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a transpiração (E) ($0,078 \pm 0,008$ vs $0,130 \pm 0,019 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) diminuíram, sendo que o período mais crítico, independente do ambiente de crescimento, ocorreu aos 14 DAAT. Aos 21 DAAT a An recuperou 47% dos valores de mudas mantidas no sub-bosque ($0,200 \pm 0,038$ vs $0,426 \pm 0,020 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), o que pode ser atribuído a uma parcial e total recuperação em E e gs respectivamente, ao passo que a razão Ci/Ca apesar de levemente reduzida manteve-se superior em relação as mudas mantidas no sub-bosque (Figura 14).

Cabe salientar que as mudas foram expostas a uma irradiância de 5 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ou seja, inferiores aos valores obtidos para a IC (Tabela 5), principalmente quando transferidas para a clareira ($17,43 \pm 9,12$), o que também contribuiu para que a total recuperação de An não fosse alcançada aos 21 dias. Existe a possibilidade da IC ter sido superestimada pelo modelo linear ($\text{IC} = \text{Rd}/\alpha$) (GOMES et al., 2006), o que pode explicar, em parte, as diferenças entre os valores obtidos na literatura com os do presente estudo. A taxa respiratória é o principal determinante da irradiância de compensação em folhas, e na planta

inteira os custos adicionais associados com o aumento da taxa respiratória resultam em uma maior irradiância de compensação (PEARCY, 2000). No presente estudo, não foram verificadas diferenças significativas entre tratamentos para Rd aos 21 DAAT (Tabela 4), indicando que a espécie não consegue aclimatar seu comportamento fotossintético completamente em ambientes extremamente densos e sob baixas irradiâncias o balanço de carbono de *E. edulis* é influenciado pelos “sunflecks”.

Como a espécie possui estratégia de regeneração do tipo banco de plântulas (FRANÇA et al., 2006), ou seja, com distribuição espacial agrupada próximo das plantas parentais, percebe-se a importância do raleamento gradativo do dossel, uma vez que o auto-sombreamento limita a capacidade competitiva sob o dossel fechado. Marimon et al., (2008) observaram que a ocorrência de plantas jovens de *Brosimum rubescens* no sub-bosque da floresta é extremamente abundante, formando banco de plântulas, mas a ocorrência de indivíduos com altura superior a 2 m e DAP \leq 5 cm é muito rara, inferindo que a espécie requer a ocorrência de clareiras para garantir o sucesso de sua regeneração. Por outro lado, em áreas de ‘Cabruças’ abandonadas o fechamento do dossel seria benéfico no primeiro dia em mudas de *E. edulis* cultivadas em clareiras, mas logo na semana subsequente a atividade fotossintética seria severamente reduzida, causada pelo fechamento estomático e redução das perdas de água por transpiração, indicando que naquele momento se houvesse um efeito sinérgico de outro fator estresse, a planta tenderia a morrer. Como as condições ambientais estavam sendo controladas a fim de que o único fator de variação fosse a irradiância, isso não ocorreu, e as mudas passaram por período de recuperação, tendo uma parcial recuperação aos 21 DAAT.

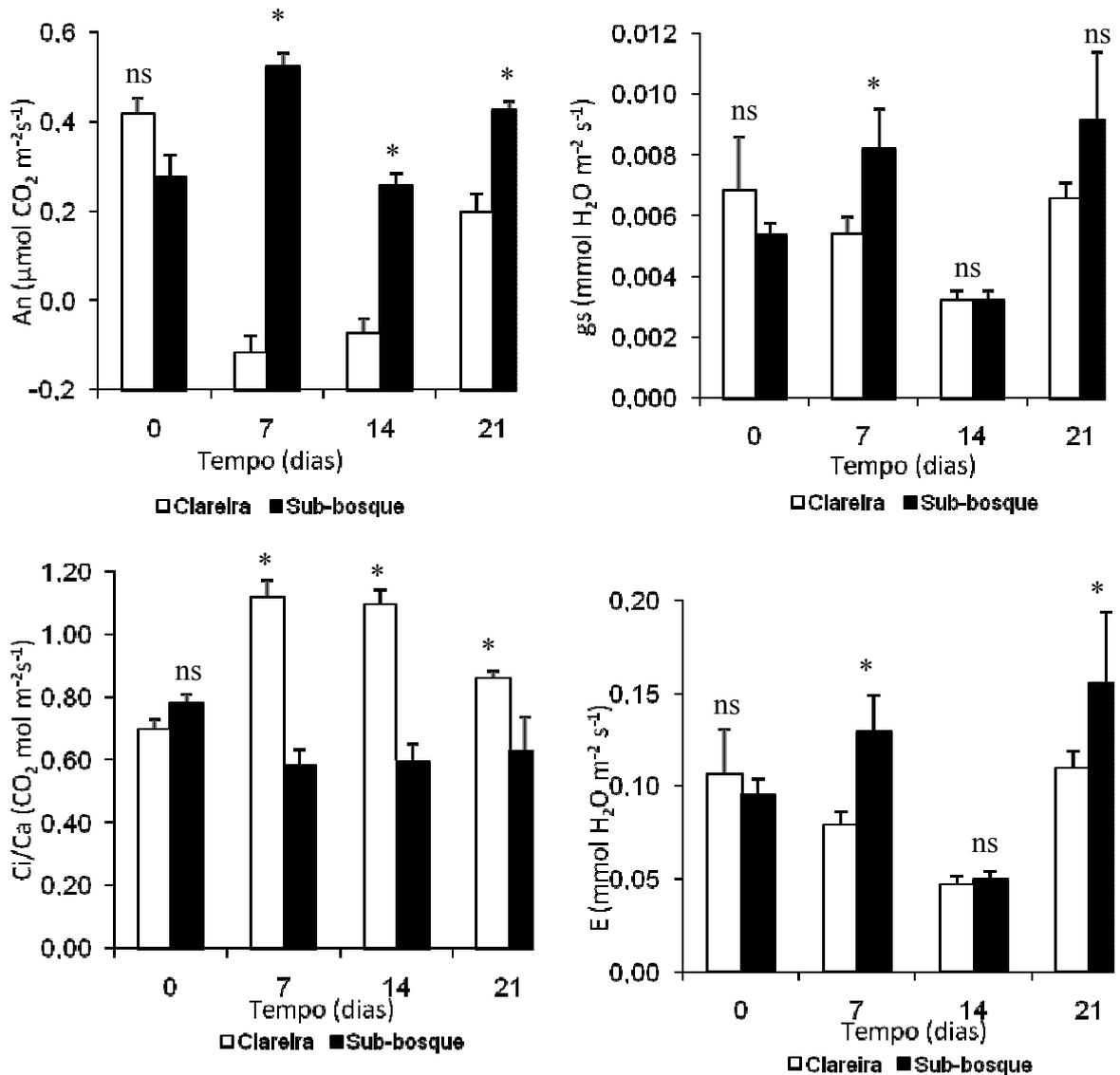


Figura 14. Valores médios de taxa fotossintética líquida (An), condutância estomática ao vapor d'água (gs), razão das concentrações interna e atmosférica de CO₂ (Ci/Ca) e taxa transpiratória (E) em folhas de mudas de *E. Edulis* crescidas no sub-bosque e clareira, quando medido a 5 μmol fótons $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante o mês de agosto. Valores são médias de 3-4 repetições (\pm erro padrão). Teste – F, * $p < 0,05$; e ns $p \geq 0,05$.

As mudas de *E. edulis* recuperaram Anmax aos 21 DAAT, indicando que toda a energia de excitação da RFA foi direcionada para sustentar a fotossíntese. Observa-se na Figura 15 que os valores da taxa fotossintética líquida (An) em folhas na clareira decresceram 15% em relação àquelas mantidas no sub-bosque aos 7 DAAT ($2,00 \pm 0,06$ vs $2,37 \pm 0,12$ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), mostrando recuperação de 97% aos 21 DAAT ($2,24 \pm 0,09$ vs $2,31 \pm 0,09$ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Tal recuperação foi acompanhada de redução na condutância estomática ao vapor de água (gs) ($0,0155 \pm 0,0006$ vs $0,0120 \pm 0,0005$ $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), enquanto a razão

das concentrações interna e atmosférica de CO₂ (C_i/C_a) ($0,387 \pm 0,027$ vs $0,192 \pm 0,051$) e a transpiração (E) ($0,281 \pm 0,012$ vs $0,230 \pm 0,009$ mmol H₂O m⁻² s⁻¹) aumentaram, indicando que provavelmente não houve limitação estomática e bioquímica da fotossíntese.

Baseados em três espécies do gênero *Garcinia*, Guo et al., (2006) verificaram que mudanças em An foram similares às ocorridas em F_v/F_m, mas após 60 dias de aclimação ou apresentaram valores significativamente superiores ou recuperaram os valores antes da transferência apesar da F_v/F_m não ter recuperado totalmente ao final deste período, indicando que a fotoinibição pode ter ocasionado supressão de An. Estes mesmos autores consideraram que o aumento em An pode ter sido ocasionado pelo aumento da atividade da Rubisco, no número e volume de cloroplastos, ou um impacto combinado destes. Avalos e Mulkey (1999) sugeriram que a aclimação de An parece depender do acúmulo de enzimas fotossintéticas em folhas maduras após aumento na irradiância. Já Oguchi et al., (2006), baseado em oito espécies arbóreas de floresta decídua temperada, considerou que a aclimação de An é influenciada por mudanças na anatomia foliar, mais especificamente após um aumento no volume e/ou número de cloroplastos. Nesta situação, as folhas não aumentam sua espessura, mas alargam suas células mesofílicas e conseqüentemente os espaços intercelulares diminuem.

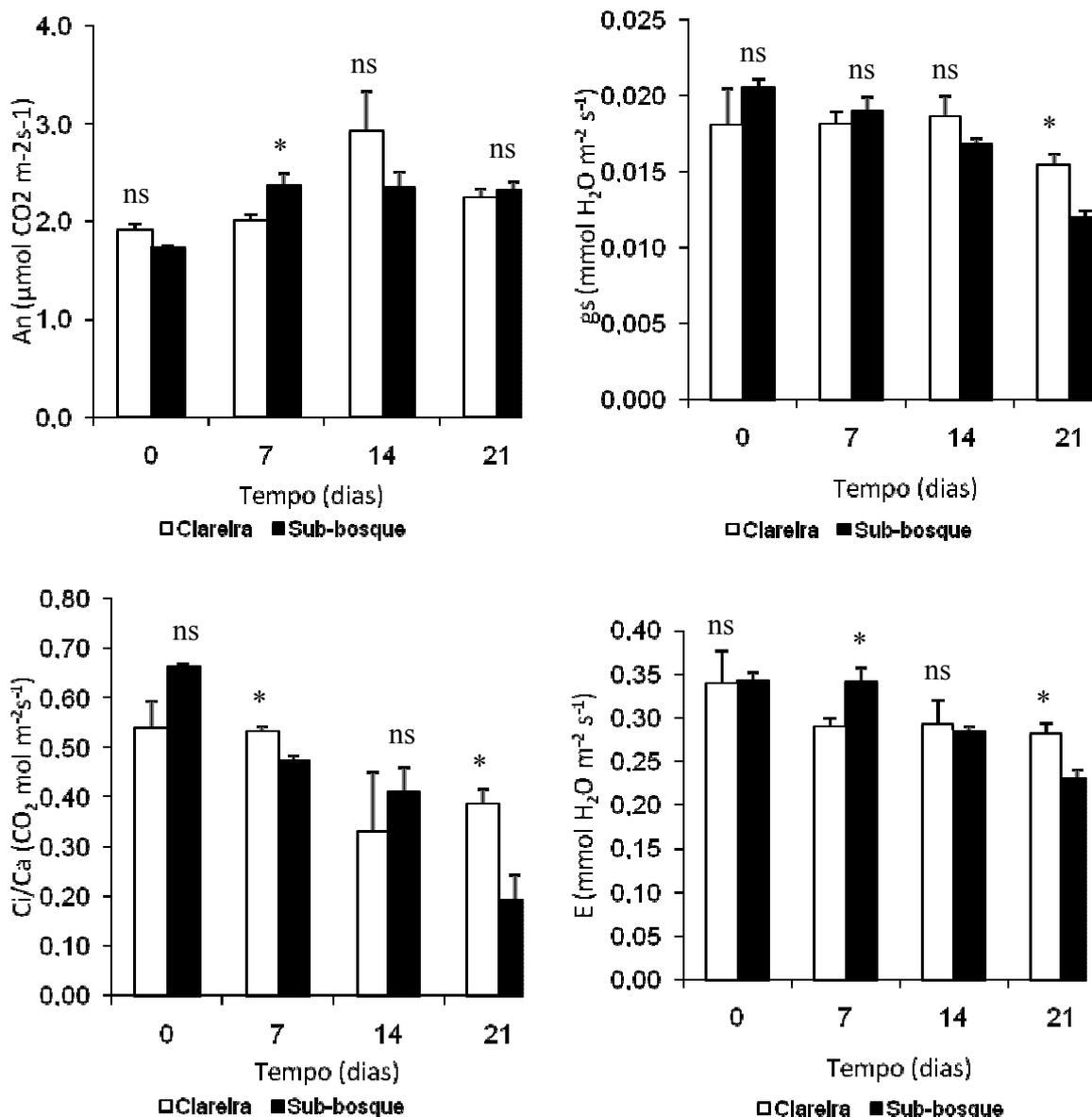


Figura 15. Valores médios de taxa fotossintética líquida (An), condutância estomática ao vapor d'água (gs), razão das concentrações interna e atmosférica de CO_2 (Ci/Ca) e taxa transpiratória (E) em folhas de mudas de *E. Edulis* crescidas no sub-bosque e clareira, quando medido a $600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante o m\u00eas de agosto. Valores s\u00e3o m\u00e9dias de 3-4 repeti\u00e7\u00f5es (\pm erro padr\u00e3o). Teste - F, * $p < 0,05$; e ns $p \geq 0,05$.

Com base nas informa\u00e7\u00f5es obtidas nas curvas de satura\u00e7\u00e3o da fotoss\u00edntese pela irradi\u00e2ncia, quando comparadas com as mudas mantidas no sub-bosque, aquelas transferidas para a clareira apresentaram aos 21 DAAT valores significativamente ($P < 0,05$) superiores para a taxa transpirat\u00f3ria (E) ($0,43 \pm 0,05$ vs $0,32 \pm 0,02 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), enquanto que a taxa fotossint\u00e9tica líquida (An), a condut\u00e2ncia estom\u00e1tica ao vapor de \u00e1gua (gs), e a raz\u00e3o das

concentrações interna e atmosférica de CO₂ (Ci/Ca) permaneceram inalterados (Tabela 4). Nesta mesma tabela verifica-se que aos 110 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT) as mudas também apresentaram comportamentos similares para todas as variáveis de trocas gasosas, exceto para E. As diferenças significativas em E aos 21 DAAT pode ser atribuída a uma tendência de maior temperatura foliar e déficit de pressão de vapor (dados não apresentados).

Mudas transferidas para a clareira, apesar de receberem *I* acima da IS 72% do dia (Tabela 2), não apresentaram modificações significativas em An (Tabela 4), tendo uma parcial (Figura 12) ou completa (Figura 15) recuperação dos valores de An quando submetidas a uma irradiância saturante de 600 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a depender do efeito sinérgico das elevadas irradiâncias com outras variáveis microclimáticas (RAO et al., 1990; BALL et al., 1994; PASTENES et al., 2004). Isto pode indicar uma sensibilidade de *E. edulis* à fotoinibição, uma vez que a parcial recuperação de An foi observada apenas em um período de observação marcado por elevadas irradiâncias e temperaturas, aliados a baixos valores de precipitação (Figuras 8, 10 a). Num período de condições climáticas mais amenas (Figuras 8, 10 b), sinais de fotoinibição foram apresentados na primeira semana de transferência para a clareira, mas recuperaram totalmente os valores de An aos 21 AAT. Baseados em sinais de fluorescência da clorofila a, Mulkey e Pearcy (1992) verificaram que o potencial de recuperação de An com a abertura de clareiras em florestas tropicais não depende *per se* de elevadas irradiâncias. Oguchi et al., (2006) verificaram aumento de 11 a 22% na razão Ci/Ca com o aumento da irradiância para as espécies *Kalopanax pictus*, *Quercus crispula*, *Schizophragma hydrangeoides* e *Hydrangea petiolaris*, devido ao aumento na abertura estomática. O modelo bioquímico da fotossíntese postula que com o aumento em Ci/Ca é esperado um aumento de 10 a 18% da taxa fotossintética líquida máxima (VON CAEMMERER; FARQUHAR, 1981). Entretanto, não foram verificados aumentos na gs, Ci/Ca e Anmax em folhas, completamente expandidas de *E. edulis* (Tabela 4) mesmo após 110 dias.

Tabela 4. Variáveis de trocas gasosas foliares em mudas de *Euterpe edulis* Martius no sub-bosque e clareira de uma área de ‘Cabruca’ após curva de saturação da irradiância quando PAR >400 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ aos 21 e 110 dias após aplicação dos tratamentos. Valores são médias (\pm erro padrão) de 3-4 repetições.

| Tempo (dias) | Variáveis/Parâmetros | Ambientes da ‘Cabruca’ | | |
|-----------------|----------------------|------------------------|-------------------|----|
| | | Sub-bosque | Clareira | P |
| 21 | An | 2,46 \pm 0,18 | 3,00 \pm 0,36 | ns |
| | gs | 0,022 \pm 0,002 | 0,026 \pm 0,003 | ns |
| | Ci/Ca | 0,53 \pm 0,04 | 0,51 \pm 0,01 | ns |
| | E | 0,32 \pm 0,02 | 0,43 \pm 0,05 | * |
| 110 | An | 3,51 \pm 0,24 | 3,61 \pm 0,41 | ns |
| | gs | 0,042 \pm 0,004 | 0,037 \pm 0,005 | ns |
| | Ci/Ca | 0,65 \pm 0,03 | 0,62 \pm 0,03 | ns |
| | E | 0,68 \pm 0,09 | 0,60 \pm 0,09 | ns |

Abreviações: An (taxa fotossintética líquida), gs (condutância estomática ao vapor d’água), Ci/Ca (razão das concentrações interna e atmosférica de CO₂), E (taxa transpiratória). Teste – F, * p < 0,05; e ns p \geq 0,05.

Parâmetros derivados da curva de saturação da fotossíntese em resposta à irradiância em folhas de *E. edulis*, adaptadas às condições ambientais do estrato inferior do sub-bosque de uma floresta tropical, não sofreram variações significativas ($P < 0,05$) após 21 e 110 dias de transferência para a clareira (Tabela 5), exceto para a irradiâncias de saturação e eficiência quântica aparente. Aos 21 dias AAT a irradiância de saturação (IS) foi significativamente ($P < 0,05$) superior ($217 \pm 74,95$ vs. $126,67 \pm 6,27 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a eficiência quântica aparente (α) inferior ($0,04 \pm 0,01$ vs. $0,06 \pm 0,02 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ f\acute{o}tons}$) em mudas transferidas, ao passo que a taxa fotossintética líquida máxima (Anmax), a taxa respiratória no escuro (Rd) e a irradiância de compensação (IC) não apresentaram diferenças significativas, sendo que neste último parâmetro as diferenças podem ter sido mascaradas por fatores genéticos, ambientais e, ou climáticos. De acordo com Cargnelutti Filho (2004), quanto maior for o erro padrão, menor será a probabilidade de se obterem diferenças significativas entre as médias dos tratamentos. Aos 110 dias o erro atribuído a IC diminuiu ($10,14 \pm 1,7$ vs $7,29 \pm 2,33 \mu\text{mol}$

fótons $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), indicando a possibilidade deste parâmetro ser influenciado pelo tempo de exposição ao excesso de irradiância e, ou heterogeneidade genética do material vegetal.

Em ambientes florestais, costuma-se diferenciar dois grupos extremos de plantas com base no seu grau de plasticidade fotossintética sob diferentes irradiâncias (WHITEMORE, 1990). Enquanto espécies de ambientes abertos como clareiras e bordas de floresta são capazes de apresentar grandes alterações nas características fotossintéticas quando submetidas a diferentes irradiâncias, espécies comumente encontradas no sub-bosque apresentam respostas menos pronunciadas (LÜTTGE, 1997). Os resultados obtidos no presente estudo são consistentes com os obtidos por Ribas (2006) ao avaliar a plasticidade fisiológica e foliar em plantas jovens de espécies arbóreas crescendo sob condições naturais de clareira e de sub-bosque em uma floresta semidecídua em Viçosa, MG, onde foi verificado que as espécies iniciais da sucessão exibem grandes diferenças nas taxas fotossintéticas máximas sob diferentes irradiâncias, enquanto que em espécies tardias, como *O. odorífera* e *S. bonplandii*, as diferenças são menos pronunciadas, apontando para um menor grau de plasticidade fotossintética nestas últimas. O aumento da A_{max} em plantas do sub-bosque submetidas a um abrupto incremento na irradiância é comumente relatado na literatura e pode ser definido como aclimação (WALTER, 2004).

Outras características do maquinário fotossintético que mudam em função da irradiância incluem a R_d , α , IC e IS (LÜTTGE, 1997). Diversos autores mostraram que a R_d é maior em ambientes de clareiras do que no sub-bosque e descrevem que espécies de estágios iniciais da sucessão florestal normalmente apresentam maior R_d do que as tardias (CHAZDON et al., 1996; PORTES et al., 2006); outros, como Chen e Klinka (1996) descrevem que a R_d é indiferente ao ambiente de crescimento. No presente estudo, este parâmetro não apresentou diferenças significativas ($P < 0,05$) entre ambientes. Apesar de não significativa, a R_d foi, em média, duas vezes maior nas mudas expostas após 21 DAAT (Tabela 4), sendo esta diferença reduzida após 110 DAAT. Ao estudarem a aclimação fotossintética de três espécies representantes de estágios iniciais (*Omalanthus populifolius*), intermediários (*Duboisia myoporoides*) e tardios (*Acmena ingens*) da sucessão em uma floresta subtropical australiana, Turnbull et al., (1993) verificaram que a R_d foi o parâmetro mais sensível a mudança na irradiância, pois respondeu significativamente durante a primeira semana após transferência. Por sua vez, CAI et al., (2005) verificaram que espécies arbóreas tardias de uma floresta tropical chinesa quando transferidas de 4,5 para 24,5% da RFA disponível a pleno sol aumentaram de 2 a 2,5 vezes a R_d após 20 DAAT, entretanto não

encontraram aumentos significativos em plantas arbustivas, suportando a hipótese que espécies típicas de ambientes extremamente sombreados não apresentam plasticidade fisiológica quando expostas a mudanças nas condições de irradiância.

De acordo com Skillman (2008), o limite máximo de α (0,111 mol CO₂ fixado por mol de fótons absorvidos para plantas C3) é uma característica intrínseca do maquinário fotossintético que deriva da inclinação inicial da curva de resposta à irradiância, e serve como um limite superior da eficiência fotossintética. Sob condições ambientais normais, valores de α situam-se pouco abaixo deste limite devido a influencia de outros processos, dentre os quais fotorrespiração e a síntese de amido. Verificou-se que o α foi significativamente superior em mudas mantidas no sub-bosque em relação às transferidas para clareira, o que está de acordo com informações prévias da literatura (LÜTTGE, 1997) e dentro do intervalo relatado por Cai et al., (2005) em outras espécies arbóreas em florestas tropicais (0,049-0,055 mol CO₂ mol fótons⁻¹).

Os valores de IC em plantas dos estratos superiores de florestas tropicais variam de 6 a 12 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ao passo que em plantas de estratos inferiores estes valores variam de 2,6 a 12 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (LÜTTGE, 1997). Os baixos valores de Rd contribuem significativamente para a redução da IC e parecem representar uma adaptação básica para que as plantas típicas do sub-bosque consigam sobreviver em ambientes limitados pela irradiância. Cabe ressaltar que o decréscimo em Rd não significa que houve otimização da absorção de irradiância, mas sim um aumento no ganho líquido de CO₂. No presente estudo, esta variável não apresentou diferenças significativas entre ambientes, sendo inferior ao relatado por Cai et al., (2005) em espécies arbustivas e arbóreas do sub-bosque de uma floresta tropical (22,5 a 58,5 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Os valores de IS para plantas de sombra são substancialmente mais baixos do que os de plantas de sol, e geralmente esses níveis refletem os valores máximos de irradiância aos quais as folhas foram expostas durante o seu desenvolvimento. Em plantas dos estratos superiores de florestas tropicais os valores de IS variam de 125 a 370 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ao passo que em plantas de estratos inferiores estes valores variam de 25 a 125 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (LÜTTGE, 1997). Santos e Buckeridge (2004) verificaram que plântulas de *Hymenaea courbaril* L., uma espécie arbórea da América tropical e tolerante à sombra, apresenta IS de 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Os valores de IS encontrados no presente estudo também se assemelham aos encontrados por Cai et al., (2005) em espécies arbustivas (290 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), ao passo que o IS de espécies arbóreas apresentaram valores superiores a 550 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Tabela 5. Parâmetros derivados da curva de saturação da fotossíntese em resposta à irradiância em folhas de *Euterpe edulis* Martius no sub-bosque e clareira de uma área de ‘Cabruca’ aos 21 e 110 dias após aplicação dos tratamentos. Valores são médias (\pm erro padrão) de 3-4 repetições.

| Tempo (dias) | Variáveis/Parâmetros | Ambientes de ‘Cabruca’ | | |
|-----------------|----------------------|------------------------|------------------|----------|
| | | Sub-bosque | Clareira | <i>P</i> |
| 21 | Anmax | 2,86 \pm 0,6 | 2,52 \pm 0,05 | ns |
| | Rd | 0,33 \pm 0,08 | 0,64 \pm 0,32 | ns |
| | α | 0,06 \pm 0,02 | 0,04 \pm 0,01 | * |
| | IC | 6,17 \pm 2,59 | 17,43 \pm 9,12 | ns |
| | IS | 126,67 \pm 6,27 | 217 \pm 74,95 | * |
| 110 | Anmax | 3,53 \pm 0,31 | 3,81 \pm 0,59 | ns |
| | Rd | 0,58 \pm 0,30 | 0,47 \pm 0,07 | ns |
| | α | 0,07 \pm 0,04 | 0,05 \pm 0,01 | * |
| | IC | 7,29 \pm 2,33 | 10,14 \pm 1,70 | ns |
| | IS | 147,66 \pm 5,57 | 225 \pm 17,9 | * |

Abreviações: Anmax (taxa fotossintética líquida máxima), Rd (taxa de respiração no escuro), α (eficiência quântica aparente), IC (irradiância de compensação), IS (irradiância de saturação). Teste – F, * $p < 0,05$; e ns $p \geq 0,05$.

4.3. CRESCIMENTO INICIAL

Foram observados valores significativamente ($P < 0,05$) superiores para o número de folhas (NF) ($3,33 \pm 0,12$ vs. $3 \pm 0,14$) e tendências para maiores valores de área foliar total (AF) e individual (AFI) em mudas mantidas no sub-bosque, enquanto a massa foliar específica (MFE) ($68,29 \pm 2,21$ vs. $50,01 \pm 4,46$ g. m⁻²), as biomassas secas de raízes (MSR) ($0,84 \pm 0,05$ vs $0,64 \pm 0,02$ g) e total (MST) ($3,91 \pm 0,15$ vs. $3,18 \pm 0,27$ g) foram significativamente superiores quando transferidas para a clareira (Tabela 6).

Os resultados do crescimento assemelham-se aos encontrados por Nakazono et al., (2001) ao comparar o crescimento inicial de mudas de *Euterpe edulis* mantidas a 4% com aquelas transferidas de 4 para 20 ou 30% da RFA disponível a pleno sol ($1800 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}$).

²s⁻¹) em fragmento de Mata Atlântica no estado de Santa Catarina, que apresentou maiores valores de MFE, MSR, MSPA e MST em mudas transferidas para clareira, à exceção do aumento de NF e AF. Em experimento similar com a espécie *Syagrus coronata*, Carvalho et al. (2006) verificaram maior número de folhas (NF) e massa seca total (MST) nas plantas submetidas a 30% de irradiância. Menores valores de MFE são possivelmente devidos a um decréscimo do teor de amido e açúcares na folha (BJORKMAN, 1981). Kamaluddin e Grace (1992) consideraram que o aumento em MFE após exposição a elevadas irradiâncias pode ser devido a aumento na densidade foliar, ou seja, menos material vegetal por unidade de área foi exposto diretamente à irradiância, uma estratégia para reduzir a perda de água e promover o aumento do auto-sombreamento dos cloroplastos, por meio do acúmulo de amido, açúcares e solutos inorgânicos no maquinário fotossintético. De acordo com Nodari et al. (1999), o número de folhas de *E. edulis* não é a característica mais indicada para representar diferenças no crescimento de plantas quando submetidas a diferentes níveis de luz, uma vez que, continuamente, há queda e emissão de novas folhas.

Tabela 6. Sumário da análise da variância para os níveis de irradiância (gl = 1) em variáveis de crescimento de mudas de *Euterpe edulis* Martius previamente aclimatadas durante 250 dias às condições de irradiância sub-bosque e avaliado comportamento após 158 dias de transferência para clareira. Valores são médias ± erro padrão de 9 repetições.

| Variável | Ambientes | | P |
|----------|---------------|--------------|----|
| | Sub-bosque | Clareira | |
| MSR | 0,64 ± 0,02 | 0,84 ± 0,05 | * |
| MSPA | 2,54 ± 0,24 | 3,07 ± 0,11 | ns |
| MST | 3,18 ± 0,27 | 3,91 ± 0,15 | * |
| AF | 2,49 ± 0,21 | 2,26 ± 0,12 | ns |
| AFI | 0,74 ± 0,06 | 0,73 ± 0,08 | ns |
| NF | 3,33 ± 0,33 | 3 ± 0,44 | * |
| MFE | 50,01 ± 10,31 | 68,29 ± 9,40 | * |

Abreviações e unidades: MSR (massa seca de raízes, g), MSPA (massa seca da parte aérea, g), MST (massa seca total, g), AF (área foliar, dm²), AFI (área foliar individual, dm²), NF (número de folhas), MFE (massa foliar específica, g m⁻²). Teste – F, * $P < 0,05$; e ns $P \geq 0,05$.

Apesar de não apresentar diferenças significativas aos 158 DAAT entre ambientes, o incremento do diâmetro do coleto (DC) nos ambientes de sub-bosque da ‘Cabruca’ tendeu a maiores valores em relação aos obtidos em mudas transferidas para a clareira ($0,48 \pm 0,06$ vs. $0,35 \pm 0,04$), representado por meio das equações lineares $y_{\text{sub-bosque}} = 0,0377x + 0,6202$ ($R^2=0,92$) e $y_{\text{clareira}} = 0,0283x + 0,6948$ ($R^2=0,91$) (Figura 16), onde y corresponde ao diâmetro do coleto e x o dia após a transferência, alcançando valores médios de $1,04 \pm 0,04$ e $1,17 \pm 0,04$ cm respectivamente. Cabe enfatizar que estes resultados situaram-se próximos aos encontrado em consórcios de *E. edulis* com eucalipto (*Eucaliptus* sp.) aos 6 meses no município de Lavras, MG (TSUKAMOTO et al., 2001), e diferem daqueles obtidos por Reis et al., (1987) e Carvalho et al., (2006), que verificaram maiores valores de DC em áreas mais abertas.

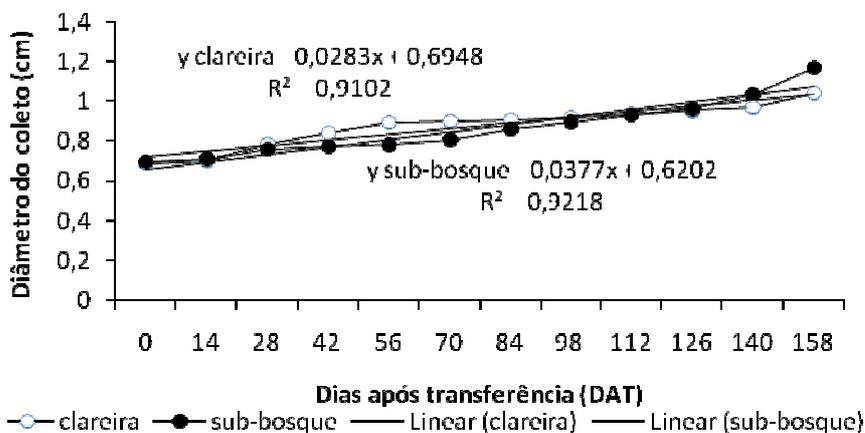


Figura 16. Crescimento e incremento em diâmetro de mudas de *Euterpe edulis* Martius durante 158 dias em condições de campo nos ambientes de sub-bosque e clareira. DAAT. Valores são médias \pm erro padrão de 9 repetições. Teste – F, * $P < 0,05$; e ns $P \geq 0,05$.

A duração do tempo de vida da folha é essencial para a determinação do balanço de carbono durante a vida da planta. Como a duração da folha está ligada a muitas variáveis/parâmetros ecofisiológicas (p. ex.: capacidade fotossintética) a simples observação do tempo de vida da folha em campo poderá ser uma referência agrônômica muito importante para o manejo da sombra. Lovelock et al. (1998) comentaram que espécies com folhas longevas são mais tolerantes ao aumento na irradiância em relação às menos longevas, e antes da emergência de folhas novas a aclimação à irradiância de folhas previamente desenvolvidas no sub-bosque é importante (OGUCHI et al., 2006). Sims e Percy (1993) verificaram que mudas de *Alocasia macrorrhiza* crescidas no sub-bosque só aclimataram completamente quando as mudas foram transferidas para clareira após a formação de folhas

novas. É importante salientar que, em média, praticamente não foram verificadas nem a emissão de folhas novas completamente expandidas e nem a senescência de folhas maduras na maioria das mudas ao longo dos 158 dias de observação, indicando que, embora pequeno, o ganho de carbono na clareira foi devido às folhas maduras preexistentes.

Avaliações da contagem do número de folhas realizadas antes da aplicação dos tratamentos permitiram inferir que folhas de *E. edulis* mostram-se mais longevas quando cultivadas no sub-bosque. O tempo mínimo requerido para formação de folhas novas completamente expandidas (REF) no sub-bosque foi de aproximadamente 109 dias, passando a 125 dias na clareira. Por sua vez, o tempo mínimo requerido para senescência foliar (RSF) aproximou-se de 100 dias na clareira e foi superior a 158 dias no sub-bosque. Apenas avaliando o RSF antes da transferência (250 dias de aclimação no sub-bosque) foi possível verificar um tempo mínimo de aproximadamente 164 dias para RSF. O REF médio de *E. edulis* apresentou saldo nulo no sub-bosque e negativo na clareira (-0,22); ao passo que a RSF foi positiva para ambos ambientes, sendo maior quando submetida ao aumento na irradiância (1,22 vs. 0,33) durante os 158 dias de transferência (Figura 17). Alves et al., (2007) verificaram que o coqueiro emite de 12 a 14 folhas por ano em condições ambientais favoráveis. De acordo com Sousa e Jardim (2007) embora o excesso de irradiância induza as plantas de *E. oleraceae* a produzirem mais folhas, a aclimação de toda planta não ocorre devido a impedimentos para realização da fotossíntese, tendo como consequência sintomas de estresse oxidativo e aceleração da senescência.

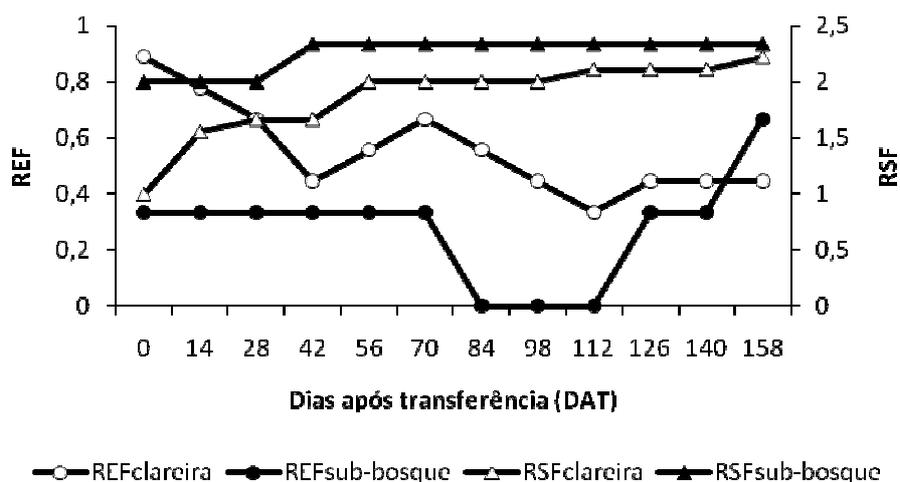


Figura 17. Ritmos de emissão (REF) e senescência (RSF) foliar de mudas de *Euterpe edulis* Martius durante 158 DAAT em condições de 'Cabruca' nos ambientes de sub-bosque e clareira. (n = 9)

Típicos sintomas de estresse oxidativo também foram visualizados em mudas transferidas, uma vez o declínio acentuado nos valores de F_v/F_m e A_n foram acompanhados de clorose e necrose de tecidos foliares mais velhos (fotobranqueamento), bem como leve mudança no ângulo foliar. As folhas das mudas crescidas no sub-bosque se mostraram quase que paralelamente estendidas, o que caracteriza uma estratégia adaptativa para maximizar a interceptação de I pelas folhas. Guo et al., (2006) observaram comportamento similar nas três espécies de *Garcinia* crescidas sob baixas I . Após a transferência, verificou-se leve inclinação do ângulo foliar, uma medida para reduzir a porção da folha que se encontrava saturada pela irradiância (ZHU et al., 2008). A Figura 18 mostra um aspecto das mudas de *E. edulis* mantidas no sub-bosque (a) e aos 14 (b) e 158 (c) dias de transferência durante experimento 1.



Figura 18. Aspecto das mudas de *Euterpe edulis* Martius aos 14 e 158 dias de transferência no experimento 1. a) sub-bosque, b-c) clareira.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos a partir das características de trocas gasosas, parâmetros derivados das curvas de saturação da fotossíntese pela irradiância e crescimento inicial sugerem que mudas de *Euterpe edulis* apresentam baixa capacidade de aclimação fotossintética quando submetidas ao aumento na irradiância. Tais características explicam o lento crescimento inicial da espécie e levam-nos a considerar a espécie como típica do sub-bosque de uma floresta tropical, onde o balanço positivo de carbono é devido aos sunflecks.

Por sua vez, as respostas de indução indicaram que a baixa capacidade de aproveitamento dos sunflecks limita o ganho de carbono em mudas de *E. edulis* mantidas no sub-bosque, e esta dependência se torna menor quando clareiras são criadas. Como a espécie possui estratégia de regeneração do tipo banco de plântulas, percebe-se a importância do raleamento gradativo do dossel, uma vez que o auto-sombreamento limita a capacidade competitiva sob o dossel fechado. Informações obtidas a partir de sinais básicos de fluorescência da clorofila a sugerem que a abertura repentina de clareiras em um sub-bosque denso teria efeito negativo para a espécie, especialmente na primeira semana de variação nas condições de irradiância. Deste modo, acredita-se que em áreas de ‘Cabruca’, mudas de *E. edulis* devem ser inicialmente introduzidas no sub-bosque, sendo beneficiadas por um gradual aumento na irradiância.

Medições dos sinais de fluorescência da clorofila constituem ferramentas adequadas para investigar fotoinibição e estresse ambiental para manejo de *E. edulis* em áreas de ‘Cabruca’; ao passo que a indução fotossintética permite simular o comportamento das mudas em situações adversas (p. ex.: banco de plântulas, áreas abandonadas, renovação de plantios e plantios a pleno sol) nestas áreas tão heterogêneas e dinâmicas. A F_v/F_m limitou a completa recuperação de A_n apenas durante o experimento 1, enquanto E , g_s e C_i / C_a não foram afetados após 21 dias em nenhum dos experimentos. Tais resultados sugerem que elevadas irradiâncias aliadas a maiores temperaturas são responsáveis pela baixa capacidade de aclimação e pela maior susceptibilidade à fotoinibição em mudas desta palmeira em ambientes dinâmicos.

REFERÊNCIAS

- ALGER, K.; CALDAS, M. Cacau na Bahia. **Ciência Hoje**, v.117, p.28-35, 1996.
- ALMEIDA, A-A. F.; VALLE, R. R. Ecophysiology of the cacao tree - A review. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, p. 425-448, 2007.
- ALMEIDA, A-A. F.; VALLE, R. R.; MIELKE, M. S.; GOMES, F. P. Tolerance and prospection of phytoremediator woody species of Cd, Pb, Cu and Cr. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, p. 83-98, 2007.
- ALVES, L. F. **Competição intraespecífica e padrão espacial em uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae)**. 1994. (Mestrado em Biologia Vegetal). Dissertação Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1994. 67 p.
- ALVES, A. S.; ARAGAO, W. M.; LOIOLA, C. M.; PEDROSO, G. T. Características morfológico-vegetativas de cultivares de coqueiro. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 29, n. 3, p. 518-523. 2007.
- ANDERSON, J. M.; CHOW, W. S.; PARK, Y-I. The grand design of photosynthesis: Acclimation of the photosynthetic apparatus to environmental cues. **Photosynthesis Research**, v. 46, n. 1-2, 1995.
- ANDRADE, A. C. S.; PEREIRA, T. S. Comportamento de armazenamento de sementes de palmitheiro (*Euterpe edulis* Mart.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, n. 32, p. 987-991, 1997.
- ARAUJO, E. F.; SILVA, R. F.; ARAUJO, R. F. Avaliação da qualidade de sementes de açaí armazenadas em diferentes embalagens e ambientes. **Revista Brasileira de Sementes**, n. 16, p. 76-79, 1994.
- AVALOS, G.; MULKEY, S. S. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest canopy. **Oecologia**, v. 120, p. 475-484. 1999.
- AZEVEDO, L. G. Tipos de vegetação do Sul de Minas e Campos da Mantiqueira (Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 34, n. 2, p. 225-234, 1962.

- BALL, M. C.; BUTTERWORTH, J. A.; RODEN, J. S.; CHRISTIAN, R.; EGERTON, J. J. G. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 311-319, 1994.
- BEER, A. Bestimmung der absorption des rothen Lichts in farbigen Flüssigkeiten. **Annalen der Physik und Chemie**, v. 86, p. 78–88, 1852.
- BJÖRKMAN, O. **Responses to different quantum flux densities**. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H. (Eds.). *Physiological plant ecology*. I. Responses to the physical environment. Berlin: Springer-Verlag, v.12, p.57-107, 1981.
- BOVI, M. L. A.; CARDOSO, M. G. Germinação de sementes de Palmeiteiro (*Euterpe edulis* Mart.). **Bragantia**, v. 34, p. 29-35, 1975.
- BOVI, M. L. A.; GODOY-JUNIOR, G.; SAES, L.A. Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agronômico de Campinas. **Agrônomo**, v. 39, p. 129-174. 1987.
- BOVI, M. L. A.; GODOY-JÚNIOR, G.; SAES, L. A.; MORI, E. E. M. Subsídios para o sistema de manejo auto-sustentado do palmeiteiro. **Boletim Técnico IAC**, Campinas, SP, n. 137, 25p, 1990.
- BOVI, M. L. A.; VAL, M. R.; DIAS, G. S.; SPIERING, S. H. Floral biology and reproductive system of *Euterpe espirosantensis*. **Acta Horticulturae**, v. 360, n. 8, p. 41-57, 1994.
- BRANDÃO, M.; GAVILANES, M. L.; KLEIN, V. L. G.; CUNHA, L. H. S. Cobertura vegetal do distrito de Macuco, Município de São Domingos de Prata-MG. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 39., 1988, Belém. **Anais...** São Paulo: SBB, 1989. p.135-149. Publicado na *Acta Botânica Brasilica*, v.2, n.1, 1989.
- BUNGARD, R. A.; SCHOLE, J. D.; PRESS, M. C. The influence of nitrogen on rain forest dipterocarp seedlings exposed to a large increase in irradiance. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, n. 11, p. 1183 – 1194, 2000.
- CAI, Z. Q.; RIJKERS, T.; BONGERS, F. Photosynthetic acclimation to light changes in tropical monsoon forest woody species differing in adult stature. **Tree Physiology**, v.25, p.1023-1031, 2005.
- CALVI, G. P.; PIÑA-RODRIGUES, F. C. Fenologia e produção de sementes de *Euterpe edulis* Mart. em trecho de floresta de altitude no município de Miguel Pereira-RJ. **Revista Universidade Rural: Série Ciência da Vida**, v. 25, n. 1, p.33-40, 2005.
- CANHAM, C. D.; DENSLOW, J. S.; PLATT, W. J.; RUNKLE, J. R.; SPIES, T. A.; WHITE, P. S. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 20, p. 620-631, 1990.

- CARGNELUTTI FILHO, A.; STORCK, L.; LÚCIO, A. D. Identificação de variáveis causadoras de erro experimental na variável rendimento de grãos de milho. **Ciência Rural**, v. 34, n. 3, p. 707-713, 2004.
- CARVALHO, P. E. R. Espécies arbóreas brasileiras. Colombo: **Embrapa Florestas**, 2003, 1039 p.
- CARVALHO, F.A.; BRAGA, J.M.A.; GOMES, J.M.L.; SOUZA, J.S.; NASCIMENTO, M.T. Comunidade arbórea de uma floresta de baixada aluvial no município de Campos dos Goytacazes, RJ. **Cerne**, v.12, n.2, p.157-166, 2006.
- CERISOLA, C. M.; ANTUNES, A. Z.; PORT-CARVALHO, M. Consumo de frutos de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) por vertebrados no Parque Estadual Alberto Löfgren, São Paulo, sudeste do Brasil. In: I SEMINÁRIO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DO INSTITUTO FLORESTAL, 31., 2007, São Paulo. **Anais...** São Paulo: IF Série Registros, 2007. p. 167-171.
- CLIFTON-CARDOSO, B. C.; MIELKE, M. S.; MELO, J. R.; QUERINO, R. N. Germination and seedling growth of *Dimorphandra jorgei* MF Silva and *Swartzia macrostachya* Benth. var. *riedelii* Cowan. **New Forests**, v. 35, p. 15-31, 2007.
- CHAZDON, R. L. Spatial heterogeneity in tropical forest structure: canopy palms as landscape mosaics. **Trends in Ecology and Evolution**, n. 11, p. 8-9, 1996.
- CHAZDON, R. L.; R. W. PEARCY. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. **Oecologia**, v. 69, p. 517-531, 1986.
- _____ The importance of sunflecks for forest understory plants. **Bioscience**, n. 41, p. 760-766, 1991.
- CHEN, H. Y. H.; KLINKA, K. Light availability and photosynthesis of *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in the open and in the forest understory. **Tree Physiology**, v. 17, p. 23-29, 1996.
- COSTA, L. C. B.; ALMEIDA, A-A. F.; VALLE, R. R. Gas exchange, nitrate assimilation and dry matter accumulation of *Theobroma cacao* seedlings submitted to different irradiances and nitrogen levels, **Journal of Horticultural Science**, v. 76, n. 2, p. 224-230, 2001.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 43, p. 599-626, 1992.

- DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Photoinhibition of photosynthesis in *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica**, v. 44, p. 235-240, 2006.
- FANTINI, A. C.; NODARI, R. O.; REIS, M. S.; REIS, A.; RIBEIRO, R. J. Estimativa da produção de palmito em plantas de palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius) a partir de características fenotípicas. **Revista Árvore**, v. 21, n. 1, p. 49-57, 1997.
- FARIA FILHO, A. F. e ARAUJO, Q. R. Zoneamento do meio físico do município de Ilhéus, Bahia, Brasil, utilizando a técnica de geoprocessamento. Ilhéus: CEPLAC/CEPEC. **Boletim Técnico nº 187**. 20p. 2003.
- FEIJÓ, N. S. A.; MIELKE, M. S.; GOMES, F. P.; FRANÇA, S.; LAVINSKY, A. O. Growth and photosynthetic responses of *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings in dense shade. **Agroforestry Systems**, 2008 .
- FILGUEIRAS, T. S.; PEREIRA, B. A. S. Flora do Distrito Federal. In: PINTO, M.N., (Org.). **Cerrado: caracterização, ocupação e perspectiva**. Brasília: UNB, p.331-388, 1990.
- SANTUÁRIO RÃ-BUGIO. **O que é o Santuário Rã-bugio?** Disponível em: <<http://santuاريو-ra-bugio.htmlplanet.com/catalog.html>> Acesso em: 29/08/2008.
- FRANCA, S.; SANTOS, M. L. S.; FREIRE, O. M. M.; AMORIM, A. M. A.; MIELKE, M. S.; FONTOURA, T. Caracterização do banco de plântulas *Euterpe edulis* Mart. na Mata Atlântica do sul da Bahia. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 57., 2006, Gramado. **Anais...** Gramado: SBB, 2006.
- GEIGER, M.; HAAKE, V.; LUDEWIG, F.; SONNEWALD, U.; STITT, M. The nitrate and ammonium nitrate supply have a major influence on the response of photosynthesis, carbon metabolism, nitrogen metabolism and growth to elevated carbon dioxide in tobacco, **Plant, Cell and Environment**, v. 22, n. 10, p. 1177–1199, 1999.
- GIVINISH, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective, **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 93-106, 1988.
- GOMES, F. P.; OLIVA, M. A.; MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A-A. F.; LEITE, H. G. Photosynthetic irradiance-response in leaves of dwarf coconut palm (*Cocos nucifera* L. nana, Arecaceae): Comparison of three models. **Scientia Horticulturae**, v. 109, n. 1, p. 101-105, 2006.
- GOMES, F. P.; OLIVA, M. A.; MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A-A. F.; LEITE, H. G.; AQUINO, L.A. Photosynthetic limitations in leaves of young Brazilian Green Dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. nana) palm under well-watered conditions or recovering from drought

stress, **Environmental and Experimental Botany**, v. 62, p. 195-204, 2008.

GRASSI, G.; COLOM M.R.; MINOTTA G. Effects of nutrient supply on photosynthetic acclimation and photoinhibition of one-year-old foliage of *Picea abies*. **Physiologia Plantarum**, v. 111, n. 2, p. 245-254, 2001.

GUO, X. R.; CAO, K. F.; XU, Z. F. Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest *Garcinia* species after simulated gap formation. **Photosynthetica**, v. 44, n. 2, p. 193-201, 2006.

HUNT, R.; CAUSTON, D. R.; SHIPLEY, B.; ASKEW, A. P. A Modern Tool for Classical Plant Growth Analysis, **Annals of Botany**, v. 90, p. 485-488, 2002.

ILLENSEER, R.; PAULILO, M. T. S. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. sob dois níveis de irradiância. **Acta Botanica Brasilica**, v. 12, n. 4, p. 385-394, 2002.

IQBAL, R. M.; RAO, A-R., RASUL, E., WAHID, A. **Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model**. In: PESSARAKLI, M. (Ed.), Handbook of photosynthesis. New York: Marcel Dekker Inc., p.803-810, 1997.

JANKAUSKIS, J.; RIOS, P. A. P. Inventário de reconhecimento das florestas do Município de Iguatemi - Mato Grosso do Sul. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 1., 1968, Curitiba. **Anais...** Curitiba: FIEP, 1968. p.105-110.

KAMALUDDIN, M.; GRACE, J. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. **Annals of Botany**, v. 69, n. 1, p. 47-52, 1992.

KIRSCHBAUM, M.U.F.; PEARCY, R.W. Gas exchange analysis of the fast phase of photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. **Plant Physiology**, n. 87, p. 818-821, 1988.

KITAJIMA, K. **Ecophysiological of tropical tree seedlings**. In: MULKEY, S.S., CHAZDON, R.L., SMITH, A.P. (Eds.). **Tropical Forest Plant Ecophysiology**, New York: Chapman and Hall, p. 559-596, 1996.

KRAUSE, G. H.; VIRGO, A.; WINTER, K. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. **Planta**, v. 197, n. 4, p. 583-591, 1995.

KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Contrasting models of light acclimation in two species of the rainforest understory. **Oecologia**, v. 121, p. 489-498, 1999.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. Berlin: Springer, 1995. 506p.

LAVINSKY, A. O.; SANT'ANA, C. S.; MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A-A. F.; GOMES, F. P.; FRANÇA, S.; SILVA, D.C. Effects of light availability and soil flooding on growth and

- photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. **New Forests**, v. 34, p. 41-50, 2007.
- LEAKEY, A. D. B.; SCHOLLES, J. D.; PRESS, M. C. Physiological and ecological significance of sunflecks for dipterocarp seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 411, p. 469-482, 2005.
- LEÃO, M.; CARDOSO, M. Estudos sobre o cultivo do palmitheiro. **O Agrônomo**, n. 26, 1974, p.1-18.
- LEITE, P. F.; KLEIN, R. M.; PASTORE, U.; COURA NETO, A. B. **A vegetação da área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica de Ilha Grande (PR/MS): levantamento na escala 1:250.000**. Brasília: IBGE, 1986. 52p.
- LIMA, M. A. O. **Crescimento inicial de três espécies arbóreas nativas e cultivadas em condições de sombreamento artificial, pleno sol e ‘Cabruca’**. 2007. (Mestrado em Produção Vegetal). Dissertação Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, 2007.
- LIMA, R. A. F. Estrutura e regeneração de clareiras em florestas pluviais tropicais. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 4, p. 651-670, 2005.
- LOBÃO, D. E. V. P. **Agroecossistema cacauero da Bahia: cacau- ‘Cabruca’ e fragmentos florestais na conservação de espécies arbóreas**. 2008. (Doutorado em Produção Vegetal). Tese Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal, 2008.
- LOBÃO, D. E.; SETENTA, W. C.; LOBAO, E. S. P.; BISPO, K. C.; VALLE, R. R. M. **Cacau ‘Cabruca’ sistema agrossilvicultural tropical**. In: RAUL RENÉ MELENDEZ VALLE. (Org.). **Ciência, Tecnologia e Manejo do Cacauero**. Itabuna: Gráfica e Editora Vital Ltda., v. 1, p. 419-445, 2007.
- LONG, S.P., HUMPHRIES, S., FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, n. 45, p. 633-662, 1994.
- LOPEZ, J. A.; LITTLE JUNIOR, E. L.; RITZ, G. F.; ROMBOLD, J. S.; HAHN, W. J. **Arboles comunes del Paraguay: ñande yvyra mata kuera**. Washington: Cuerpo de Paz, 1987. 425p.
- LOVELOCK, C. E.; WINTER K.; MERSITS, R.; POPP, M. Responses of communities of tropical tree species to elevated CO₂ in a forest clearing. **Oecologia**, v. 116, n. 1-2, 1998.
- LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Berlin: Springer-Verlag, 1997. 384p.
- MANTOVANI, A.; MORELLATO, P. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmitheiro. In: REIS, M.S.; REIS, A., (Eds.). **Euterpe edulis**

- Martius – Palmitreiro:** biologia, conservação e manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 23-38.
- MARIMON, B. S.; FELFILI, J. M.; MARIMON JÚNIOR, B. H. B; FRANCO, A. C.; FAGG, C. W. Desenvolvimento inicial e partição de biomassa de *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 22, n. 4, 2008.
- MARTINI, A. **Estrutura e composição da vegetação e chuva de sementes em sub-bosque, clareiras naturais e área perturbada por fogo em floresta tropical no sul da Bahia.** 2002. (Doutorado em Ecologia). Tese Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2002.150p.
- MARTINS, R. C.; FILGUEIRAS, T. Levantamento florístico das Arecaceae (Palmae) no Distrito Federal. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 50., 1999, Blumenau. **Anais...** Blumenau: SBB, 1999. p. 242.
- MATOS, D. M. S.; WATKINSON, A. R. The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in Southeastern Brazil. **Biotrópica**, v.30, n.4, p.595-603, 1998.
- MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A-A. F.; GOMES, F. P. ; MANGABEIRA, P. A. O. ; SILVA, D. C. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. **New Forests**, v. 29, p. 161-168, 2005.
- MIELKE, M. S.; MATOS, E. M.; COUTO, V. B.; ALMEIDA, A-A. F.; GOMES, F. P.; MANGABEIRA, P. A. O. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 905-911, 2005.
- MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A-A. F.; GOMES, F. P.; AGUILAR, M. A. G.; MANGABEIRA, P. A. O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 50, n. 3, p. 221-231, 2003.
- MITTERMEIER, R. A., FONSECA G. A. B., RYLANDS, A. B., MITTERMEIER, C. G. La Mata Atlántica. In: R. A. Mittermeier et al. (Eds.). **Biodiversidad Amenazada: Las Ecoregiones Terrestres Prioritarias del Mundo.** Conservation International CEMEX, p. 136-147, 1999.
- MIYAJI, K. I.; SILVA, W. S.; ALVIM P. T. Productivity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in relation to leaf age and light conditions within the canopy. - **New Phytologist**, v. 137, p. 463–472, 1997.

- MOHAMMED, G.H.; BINDER, W.D.; GILLIES, S.L. Chlorophyll fluorescence: A review of its practical forestry applications and instrumentation. **Scandinavian Journal Forest Research**, v. 10, p. 383-410, 1995.
- MORI, S. A.; BOOM, B.M.; CARVALHO, A.M.; SANTOS, E.T.S. Southern Bahia moist forest. **Botanical Review**, v. 49, p.155-232, 1983.
- MULKEY, S.S.; PEARCY, R.W. Interaction between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. **Functional Ecology**, v. 6, p. 719-729, 1992.
- MUNHOZ, C. B. R.; PROENÇA, C. E. B. Composição florística do Município de Alto Paraíso de Goiás na Chapada dos Veadeiros. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v.3, p.102-150, 1998.
- NAKAZONO, E. M.; COSTA, M. C.; FUTATSUGI, K.; PAULILO, M. T .S. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 2, p.173-179, 2001.
- NEGREIROS, G. F.; PEREZ, S. C. J. G. Resposta fisiológica de sementes de palmeiras ao envelhecimento acelerado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 4, p. 391-396, 2004.
- NOBRE, S.S. The Atlantic rainforest in the Brazilian cocoa region. **Applied Geography and Development**, v. 52, p. 41-51, 1998.
- NODARI, R. O.; REIS, M. S.; FANTINI, A. C.; MANTOVANI, A.; RUSCHEL, A.; WELTER, L. J. Crescimento de mudas de palmito (*Euterpe edulis* Mart.) em diferentes condições de sombreamento e densidade. **Revista Árvore**, v. 23, n. 3, p. 285-292, 1999.
- ÖGREN, E.; ÖQUIST, G. Effects of drought on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition susceptibility in intact willow leaves. **Planta**, v. 166, n. 3, p. 380-388, 1985.
- OGUCHI R.; HIKOSAKA, K.; HIURA, T.; HIROSE, T. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. **Oecologia**, v. 149, p. 571–582, 2006.
- OLIVEIRA, F. J.; CRUZ, F. L.; MUNIZ, W. S.; MAGEST, J. G.; CARVALHO, A. M. V. Ocorrência de espécies madeiras de importância econômica na Reserva Biológica de Una, Bahia. In: CONGRESSO E EXPOSIÇÃO INTERNACIONAL SOBRE FLORESTAS, 6., 2000, Porto Seguro. **Anais...** Rio de Janeiro: IAB, 2000. p. 350-351.
- ORLANDE, T.; LAARMAN, J.; MORTIMER, J. Palmito sustainability and economics in Brazil's Atlantic coastal forest. **Forest Ecology and Management**, v. 80, p. 257-265. 1996

- OSMOND, C. B. **What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants.** In: BAKER, N.R., BOWYER, J.R. (Eds). *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field.* Oxford: BIOS Scientific, p. 1-24, 1994.
- OSUNKOYA, O. O.; OSH, J. E.; HOPKINS, M. S.; GRAHAM, A.W. Influence of seed size and seedlings ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. **Journal of Ecology**, v. 82, p.149-163, 1994.
- PASTENES, C.; PIMENTEL, P.; LILLO, J. Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, p. 425-433, 2004.
- PEARCY, R.W. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. **Functional Ecology**, n. 1, p. 169-178, 1987.
- _____. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 41, p. 421–453, 1990.
- _____. Acclimation to sun and shade. In: Raghavendra, A.S. (Ed.) **Photosynthesis: a comprehensive treatise.** Cambridge: Cambridge University Press, p.250-263, 2000.
- PEDRALLI, G.; TEIXEIRA, M. C. B. **Levantamento florístico e principais fisionomias na Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Peti, Santa Bárbara, Estado de Minas Gerais, Brasil.** Iheringia: Série Botânica, Porto Alegre, n. 48, p.15-40, 1997.
- PEZZOPANE, J. E. M.; REIS, G. G.; REIS, M. G. F.; COSTA, J. M. N.; CHAVES, J. H. Temperatura do solo no interior de um fragmento florestal secundário de floresta secundária semidecidual. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 10, n. 1, p. 1-8, 2002.
- PINTO, G. C. P.; BAUTISTA, H. P. Flora da Bahia - Palmae. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE BOTÂNICA, 36., 1985, Curitiba. **Anais...** Brasília: SBB, 1990. p.137-154.
- PORTES, M. T.; ALVES, T. H.; SOUZA, G. M. Water deficit affects photosynthetic induction in *Bauhinia forficata* Link (Fabaceae) and *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) growing in understorey and gap conditions. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 18, n. 4, p. 491-502, 2006.
- RAO, G.G.; RAO, P.S.; RAJAGOPAL, R. et al. Influence of soil, plant and meteorological factors on water relations and yield in *Hevea brasiliensis*. **International Journal of Biometeorology**, Lisse, v. 34, n. 3, p. 175-180, 1990.

REIS, M. S.; CONTE, R.; FANTINI, A. C.; NODARI, R. O. Caracterização do incremento em diâmetro de *Euterpe edulis* Martius e implicações para o seu manejo em formações florestais secundárias. **Revista Árvore**, v. 23, n. 4, p. 413-422, 1999.

REIS, M. S.; NODARI, R. O.; GUERRA, M. P.; REIS, A. Desenvolvimento do palmito: I. Caracterização até os 18 meses sob diferentes níveis de sombreamento. In: ENCONTRO NACIONAL DE PESQUISADORES EM PALMITO, 1., Curitiba. **Anais...** EMBRAPA-CNPQ, p.14-145. 1987.

REIS, R. B.; SANTOS, A. A.; PADILHA, L. S.; SALOMÃO, A. N. Efeito do estágio de maturação de frutos e da desidratação de sementes sobre a germinação de *Genipa Americana* L. (Rubiaceae). In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 51., 2000, Brasília. **Anais...** Brasília: Sociedade Botânica do Brasil, p.40. 2000.

REIS, R. C. da C. Palmeiras (Arecaceae) das restingas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 20, n. 3, p. 501-512, 2006.

REIS, A. **Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius - (Palmae) em uma floresta ombrófila densa montana da encosta atlântica em Blumenau, SC.** 1995. Tese de Doutorado Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1995. 154p.

REITZ, R. **Palmeiras.** Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1974. 189p.

REVISTA GLOBO RURAL, n. 197, 2002. Disponível em:
<globo.com/edic/197/reppalmito.htm> Acesso em 23/08/2008.

RIBAS, R. F. **Plasticidade e aclimação fotossintética de espécies arbóreas tropicais.** 2006. (Mestrado em Fisiologia Vegetal). Dissertação Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2006. 111 p.

RIJKERS, T.; VRIES, P. J.; PONS, T. L.; BONGERS, F. Photosynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species: comparing understory and gap habitats in a French Guiana rain forest. **Oecologia**, v. 125, n. 3, p. 125-331, 2000.

ROHÁČEK, K. Chlorophyll Fluorescence Parameters: The Definitions, Photosynthetic Meaning, and Mutual Relationships. **Photosynthetica**, v. 40, n. 1, p. 13-29, 2002.

ROLIM, S.G. e CHIARELLO, A.G. Slow death of Atlantic forest trees in cocoa agroforestry in southeastern Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 2679-2694, 2004.

SAMPAIO, A. B.; WALTER, B. M. T.; FELFILI, J. M. Diversidade e distribuição de espécies arbóreas em duas matas de galeria na micro-bacia do Riacho Fundo, Distrito Federal. **Acta Botanica Basilica**, v. 14, n. 2, p.197-214, 2000.

- SAATCHI, S.; AGOSTI, D.; ALGER, K.; DELABIE J.; MUSINSKY J. Examining fragmentation and loss of primary forest in the Southern Bahian Atlantic Forest of Brazil with radar imagery. **Conservation Biology**, v. 15, n. 4, p. 867-875, 2001.
- SAMBUICHI, R. H. R. Estrutura e dinâmica do componente arbóreo em área de ‘Cabruca’ na região cacauzeira do sul da Bahia, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 4, 2006.
- SAMBUICHI, R. H. R. Fitossociologia e diversidade de espécies arbóreas em ‘Cabruca’ (mata Atlântica raleada sobre plantação de cacau) na região sul da Bahia, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 16, n. 1, p. 89-101, 2002.
- SAMBUICHI, R. H. R., HARIDASAN, M. Recovery of species richness and conservation of native Atlantic forest trees in the cacao plantations of southern Bahia in Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 3681-3701, 2007.
- SANT’ANA, S. C.; CARVALHO, A. M. V.; AMORIM, A. M. Espécies com importância econômica para a flora da Reserva Biológica de Una, Bahia, Brasil. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 49., 1998, Salvador. **Anais...** Salvador: UFBA/ Instituto de Biologia, 1998. p. 267.
- SANTOS, H.P.; BUCKERIDGE, M.S. The role of the storage carbon of cotyledons in the establishment of seedlings of *Hymenaea courbaril* under different light conditions. **Annals of Botany**, v. 94, p. 819-830. 2004.
- SASSENATH-COLE GF, PEARCY RW. The role of ribulose 1,5-bisphosphate regeneration in the induction-requirement of photosynthetic CO₂ exchange under transient light conditions. **Plant Physiology**, n. 99, p. 227–234, 1992.
- SCARIOT, A.; GONÇALVES, K. G. C.; RIBEIRO, G. O. Demografia de *Euterpe edulis* Mart. (Palmae) em duas matas de galeria do Brasil Central. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 50., 1999, Blumenau. **Anais...** Blumenau: SBB/ Universidade Regional de Blumenau, 1999. p. 205-206.
- SEOANE, C. E. S.; KAGEYAMA, P. Y. ; SEBBENN, A. M. Sistema de reprodução em duas populações naturais de *Euterpe edulis* Mart. sob diferentes condições de fragmentação florestal. **Scientia Forestalis**, n. 69, p.13-24, 2005.
- SIMÕES, L. L.; REIS, M. S. **Recursos florestais da Mata Atlântica: manejo sustentável e certificação**. São Paulo: Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto de Manejo e Certificação Florestal Agrícola, e Instituto de Estudos Sócio-Ambientais do Sul da Bahia. 52p. 2003.

- SIMS, D. A.; PEARCY, R. W. Sunflecks frequency and duration affects growth rate of the understory plant, *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don. **Functional Ecology**, v. 7, p. 683-689. 1993.
- SKILLMAN, J. B. Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 7, p. 1647-1661, 2008.
- SOUSA, L. A.; JARDIM, M. A. G. Produção Foliar de Mudanças de Açaizeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) em Área de Vegetação Secundária no Nordeste Paraense. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, supl. 1, p. 225-227, 2007.
- STITT, M.; KRAPP, A. The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. **Plant, Cell and Environment**, v. 22, n.6, p. 583–621, 1999.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAZ, F. **Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients**. In: MULKEY, S.S., CHAZDON, R.L., SMITH, A.P. (Eds.), Tropical Forest Plant Ecophysiology. New York: Chapman and Hall, p. 162-186, 1996.
- STRAUSS-DEBENEDETTI S., BAZZAZ, F.A. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. **Oecologia**, v. 87, p. 377-387, 1991.
- SWAINE, M.D., WHITMORE, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86, 1988.
- TANG, Y.; LIANG, N. Characterization of the photosynthetic induction response in a *Populus* species with stomata barely responding to light changes. **Tree Physiology**, v. 20, p. 969–976, 1999.
- TISSUE, D. T., THOMAS, R. B. e STRAIN, B. R. Long-term effects of elevated CO₂ and nutrients on photosynthesis and Rubisco in *loblolly pine* seedlings. **Plant, Cell and Environment**, v. 16, p. 859-865, 1993.
- TSKAMOTO-FILHO, A. A.; MACEDO, R. L. G.; VENTURIM, N, MORAIS, A. R. Aspectos fisiológicos e silviculturais do palmitheiro (*Euterpe Edulis* Martius) plantado em diferentes tipos de consórcios no Município de Lavras, Minas Gerais. **Cerne**, v. 7, n.1, p.41-53, 2001.
- TURNBULL, M. H.; DOLEY, D.; YATES, D. J. The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quality and quantity in three Australian rainforest tree species. **Oecologia**, v. 94, n. 2, p. 218-228, 1993.

URBAN, O.; KOSVANCOVÁ, M.; MAREK, M. V.; LICHTENTHALER, H. K. Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. **Tree Physiology**, v. 27, n. 8, p.1207-15, 2007.

VALLADARES, F. ; ALLEN, M. T.; PEARCY, R. W. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. **Oecologia**, v. 111, n. 4, p. 505-514, 1997.

VALLADARES, F.; DOBARRO, I.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; PEARCY, R. W. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 411, p. 483-494, 2004.

VON CAEMMERER, S; FARQUHAR, G. D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, n. 4, v. 153, p. 376-387, 1981.

WALTER, B. M. T.; SAMPAIO, A. B. **A vegetação da Fazenda Sucupira**. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 36., 1998. 110p.

WALTERS, R.G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, p. 433-447, 2004.

WHITMORE, T. C. **Tropical Rain Forest dynamics and its implications for management**. In: GOMES-POMPA, A.; WHITMORE, T. C.; HADLEY, M. Rainforest regeneration and management. Paris: UNESCO and The Part Ee non Publishing Group, 1990. p.67-89.

ZIPPERLEN SW, PRESS MC. Photosynthetic induction and stomatal oscillations in relation to the light environment of two dipterocarp rain forest tree species. **Journal of Ecology**, n. 85, p. 491–503, 1997.

ZHU, X-G, LONG, S. T.; ORT, D. R. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? **Current Opinion in Biotechnology**, v. 19, p. 153-159, 2008.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)