



UNIVERSIDADE FEDERAL DO OESTE DO PARÁ – UFOPA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO, PESQUISA E INOVAÇÃO TECNOLÓGICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS NATURAIS DA AMAZÔNIA

**MORFOFISIOLOGIA DE GRAVIOLA (*Annona muricata* L.),
CUMARU (*Dipteryx odorata* (Albl.) Willd.) E COPAÍBA (*Copaifera
langsdorffii* Desf.)**

HELTON LUIS NINA LAMEIRA

Santarém, Pará
Dezembro, 2011

HELTON LUIS NINA LAMEIRA

**MORFOFISIOLOGIA DE GRAVIOLA (*Annona muricata* L.),
CUMARU (*Dipteryx odorata* (Albl.) Willd.) E COPAÍBA (*Copaifera
langsdorffii* Desf.)**

PATRÍCIA CHAVES DE OLIVEIRA

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Recursos Naturais da Amazônia, junto ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais da Amazônia.

Área de concentração: Ecologia de Ecossistemas Amazônicos.

**Santarém-PA
Dezembro, 2011**

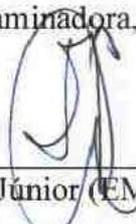
**MORFOFISIOLOGIA DE GRAVIOLA (*Annona muricata*),
CUMARU (*Dipteryx odorata*) E COPAÍBA (*Copaifera langsdorffii*)**

Esta dissertação foi julgada adequada para a obtenção do Título de Mestre em Recursos Naturais da Amazônia, Área de Concentração: Estudo de Ecossistemas Amazônicos. Aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais da Amazônia, nível de mestrado, da Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, em 15 de dezembro de 2011.

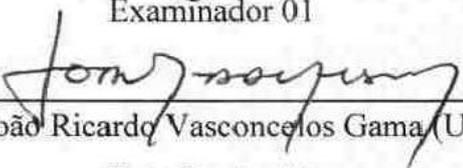
Prof(a). Dr(a). Rosa Helena Veras Mourão (UNIVERSIDADE FEDERAL DO OESTE DO PARÁ - UFOPA)

Coordenador (a)

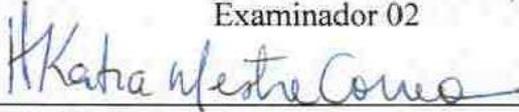
Apresentada à Comissão Examinadora, integrada pelos Professores:


Prof(a). Dr(a). Silvio Brienza Júnior (EMBRAPA-CPATU/Belém-PA)

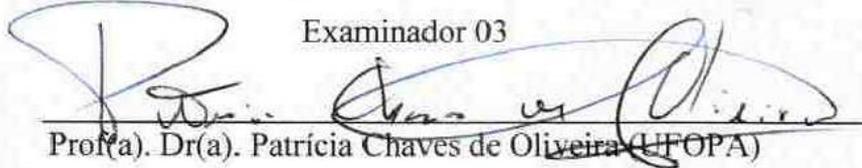
Examinador 01


Prof(a). Dr(a). João Ricardo Vasconcelos Gama (UFOPA-STM)

Examinador 02


Prof(a). Dr(a). Honorly Kátia Mestre Corrêa (UFOPA-STM)

Examinador 03


Prof(a). Dr(a). Patrícia Chaves de Oliveira (UFOPA)

Orientadora

Santarém, 15 de Dezembro de 2011.

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a Deus, aos meus familiares, a minha namorada, meus amigos e aos meus professores por sua realização.

AGRADECIMENTOS

Á Professora Patrícia Chaves de Oliveira, pela orientação, disponibilidade e confiança para a realização deste trabalho. Pela oportunidade dada desde a graduação em Ecofisiologia vegetal.

As colegas de laboratório Nayara Ricele e Jaqueline Braga pelo apoio e amizade.

Ao Laboratório de Ecologia de Ecossistemas Amazônicos (LEEA) da Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA), pela realização deste trabalho.

A CAPES pelo apoio financeiro.

Aos professores do PPGRNA, por seus ensinamentos repassados e que contribuíram para minha formação profissional.

Aos profissionais do Viveiro da Universidade Federal do Oeste do Pará pelo suporte estrutural para a realização dos experimentos.

Á minha avó Heloisa Chaves Lameira e minha Mãe Eunice Chaves Nina por acreditarem e apoiarem nos momentos mais difíceis e por todo amor e carinho com o qual sempre fui tratado.

Especialmente, à minha namorada Simone da Costa Silva, por todo amor, compreensão, companheirismo e incentivo dado durante toda minha jornada acadêmica.

Aos meus colegas de mestrado, turma 2010, por toda troca de conhecimento e aprendizagem, principalmente Diana Amazonas, Fabiane Campos, Wilderclay Machado, Valéria Mourão, Irislene Pereira e Antônio Paulo.

Enfim, a todas as pessoas que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho. Muito Obrigado.

EPÍGRAFE

“O Mestre na arte da vida faz pouca distinção entre o seu trabalho e o seu lazer, entre a sua mente e o seu corpo, entre a sua educação e a sua recreação, entre o seu amor e a sua religião. Ele dificilmente sabe distinguir um corpo do outro. Ele simplesmente persegue sua visão de excelência em tudo que faz, deixando para os outros a decisão de saber se está trabalhando ou se divertindo. Ele acha que está sempre fazendo as duas coisas simultaneamente”.

(Texto Budista)

LAMEIRA, Helton Luis Nina. **Morfofisiologia de Graviola (*Annona muricata*), Cumaru (*Dipteryx odorata*) e Copaíba (*Copaifera langsdorffii*)**. 2011. 105p. Dissertação de Mestrado em Recursos Naturais da Amazônia. Área de Concentração: Ecologia de Ecossistemas Amazônicos - Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia. Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, Santarém, 2011.

RESUMO

Alterações na produtividade líquida dos ecossistemas amazônicos associados a variações nos regimes de chuva e temperatura podem alterar significativamente o ciclo global do carbono. O objetivo deste trabalho foi avaliar aspectos morfofisiológicos das espécies Graviola (*Annona muricata*), Cumaru (*Dipteryx odorata*) e Copaíba (*Copaifera langsdorffii*), submetidas a estresse hídrico e luminoso. Para análise de crescimento das espécies, as variáveis observadas foram TCA (Taxa de Crescimento Absoluto) e TCR (Taxa de Crescimento Relativo) em Altura e Área foliar de plantas jovens submetidas à restrição luminosa (50% de luz) e a pleno sol. Os dados de fluxo de gases foram coletados nos tecidos foliares de cada espécie, distribuídas em quatro tratamentos que combinam condições normais e de estresse por água e luz. As variáveis medidas foram: fotossíntese, condutância estomática, transpiração e temperatura foliar, determinados por meio de um analisador de gás infravermelho (IRGA). A Análise Multivariada de forma conjunta por meio do Teste de Hotelling para comparação da TCA em altura e área foliar e TCR em área foliar de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba sob dois níveis luminosos mostrou que houve diferenças significativas ($p < 0,0001$) e TCR em altura ($p = 0,0382$). No entanto, o Teste de Hotelling específico a cada espécie, mostrou que Graviola apresentou melhores taxas de crescimento em altura e área foliar a 50% de luz ($p = 0,0039$), o contrário foi observado para cumaru ($p = 0,0166$). Para a espécie Copaíba, as taxas de crescimento em altura foram melhores a 100% de luz e área foliar a 50% de luz ($p = 0,0005$). O Teste de Bartlett mostrou coeficiente de semelhança ($\phi = 68,01\%$) quando as espécies estavam a pleno sol e dissemelhança ($\phi = 21,49\%$) a restrição de 50% luz. A Análise de Regressão não mostrou um único padrão de crescimento nos dois níveis de sombreamento, uma vez que as espécies vegetais adquirem estratégias diferenciadas no seu comportamento morfofisiológico quando submetidas a estresses. Os resultados da análise fatorial mostrou diferenças significativas ($p = 0,0389$) nas taxas fotossintéticas das espécies quando submetidas à interação do estresse hídrico e luminoso, no entanto diferenças não foram observadas para Gs, E e Tf. A análise por meio do Teste Tukey mostrou diferenças ($p < 0,01$ e $p < 0,05$) para as taxas fotossintéticas e transpiratórias, condutância estomática e temperatura foliar das espécies na maioria dos diferentes tratamentos. Em relação à análise multivariada através do teste de hotelling mostrou que houve diferenças ($p < 0,0001$) entre os tratamentos T1 e T4. Dada a importância das espécies, maior atenção é exigida sobre as mesmas em cenários futuros de intensas mudanças climáticas.

Palavras-chave: Espécies vegetais. Comportamento fisiológico. Análise de crescimento.

LAMEIRA, Helton Luis Nina. **Morphophysiology of Graviola (*Annona muricata*), Cumaru (*Dipteryx odorata*) and Copaiba (*Copaifera langsdorffii*)**. 2011. 105p. Dissertação de Mestrado em Recursos Naturais da Amazônia - Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia. Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, Santarém, 2011.

ABSTRACT

Changes in net productivity of Amazonian ecosystems associated with variations in rainfall and temperature can significantly alter the global cycle of carbon. The objective of this study was to evaluate morphophysiological aspects of the species Graviola (*Annona muricata*), Cumaru (*Dipteryx odorata*) and Copaiba (*Copaifera langsdorffii*) submitted to water stress and luminous. For analysis of growth of the species, the observed variables were TCA (Absolute Growth Rate) and TCR (Relative Growth Rate) in height and leaf area of seedlings subjected to light restriction (50% light) and full sun. The data of gas flow were collected in the leaf tissues of each species, distributed in four treatments that combine normal conditions and water stress and luminous. The variables measured were: photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and leaf temperature, determined using an infrared gas analyzer (IRGA). Multivariate analysis jointly by the Hotelling test for comparison of TCA in height and leaf area and TCR in leaf area of young plants of Graviola, Cumaru and Copaiba under two light levels showed significant differences ($p < 0.0001$) and TCR in height ($p = 0.0382$). However, the Hotelling test specific to each specie, showed that Graviola presented better growth rates in height and leaf area to 50% of light ($p = 0.0039$), the opposite was observed for Cumaru ($p = 0.0166$). For Copaiba, rates of height growth were better to 100% of light and leaf area to 50% of light ($p = 0.0005$). The Bartlett test showed similarity coefficient ($\phi = 68.01\%$) when the species were in full sun and dissimilarity ($\phi = 21.49\%$) the restriction of 50% light. Regression analysis did not show a single pattern of growth in two levels of shading, since the plants species have different strategies in their morphophysiological behavior when subjected to stress. The results of factor analysis showed significant differences ($p = 0.0389$) in the photosynthetic rates of the species when subjected to the interaction of water stress and luminous, but the differences were not observed for Gs, E and Tf. The analysis by the Tukey test showed significant differences ($p < 0.01$ and $p < 0.05$) for transpiratórias and photosynthetic rates, stomatal conductance and leaf temperature of the species in most of the different treatments. Regarding the multivariate analysis using the Hotelling test showed that there were differences ($p < 0.0001$) between T1 and T4. Given the importance of species, greater attention is required about the same in future scenarios of intense climate change.

Keywords: Plant species. Physiological behavior. Analysis of growth.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Tabela 1** - Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação da Taxa de Crescimento Absoluto (TCA - cm.dias^{-1}) em Altura de plantas jovens de Graviola, Cumaru, Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).....70
- Tabela 2** - Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação da Taxa de Crescimento Relativo (TCR - $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em Altura de plantas jovens de Graviola, Cumaru, Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).....70
- Tabela 3** - Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação da Taxa de Crescimento Absoluto (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$) em Área Foliar de plantas jovens de Graviola, Cumaru, Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).....72
- Tabela 4** - Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação da Taxa de Crescimento Relativo (TCR - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$) em Área Foliar de plantas jovens de Graviola, Cumaru, Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).....72
- Tabela 5** - Análise multivariada por meio do Teste de Bartlett para comparação de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba, levando em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA - cm.dias^{-1} e TCR - $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em altura; (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$ e TCR - $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em área foliar, em condições de viveiro a 100% de luz.....73
- Tabela 6** - Análise multivariada por meio do Teste de Bartlett para comparação de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba, levando em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA - cm.dias^{-1} e TCR - $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em altura; (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$ e TCR - $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em área foliar, em condições de viveiro a 50% de luz.....74
- Tabela 7** - Análise multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação de plantas jovens de Graviola, levando em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA - cm.dias^{-1} e TCR - $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em altura; (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$ e TCR - $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em área foliar, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz).....75
- Tabela 8** - Análise multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação de plantas jovens de Cumaru, levando em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA - cm.dias^{-1} e TCR - $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em altura; (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$ e TCR - $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em área foliar, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz).....76

Tabela 9 - Análise multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação de plantas jovens de Copaíba, levando em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA – cm.dias^{-1} e TCR - $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em altura; (TCA – $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$ e TCR – $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em área foliar, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz).....77

CAPÍTULO 2

Tabela 1 - Análise de Variância em Fatorial comparação das taxas fotossintéticas ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba sob tratamentos hídricos e luminosos.....93

Tabela 2 - Análise de Variância em Fatorial para comparação da condutância estomática ($\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba sob tratamentos hídricos e luminosos.....94

Tabela 3 - Análise de Variância em Fatorial para comparação das taxas transpiratórias ($\text{mmolCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba sob tratamentos hídricos e luminosos.....94

Tabela 4 - Análise de Variância em Fatorial para comparação da temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba sob tratamentos hídricos e luminosos.....95

Tabela 5 - Análise de Variância através da aplicação do teste de Tukey para comparação das taxas fotossintéticas ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), condutâncias estomáticas ($\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxas transpiratórias ($\text{mmol H}_2\text{O}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e temperaturas foliares ($^{\circ}\text{C}$) de plantas jovens de graviola sob 4 tratamentos, em condições de viveiro.....96

Tabela 6 - Análise de Variância através da aplicação do teste de Tukey para comparação das taxas fotossintéticas ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), condutâncias estomáticas ($\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxas transpiratórias ($\text{mmol H}_2\text{O}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e temperaturas foliares ($^{\circ}\text{C}$) de plantas jovens de cumaru sob 4 tratamentos, em condições de viveiro.....97

Tabela 7 - Análise de Variância através da aplicação do teste de Tukey para comparação das taxas fotossintéticas ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), condutâncias estomáticas ($\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxas transpiratórias ($\text{mmol H}_2\text{O}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e temperaturas foliares ($^{\circ}\text{C}$) de plantas jovens de copaíba sob 4 tratamentos, em condições de viveiro.....98

Tabela 8 - Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação do comportamento fisiológico de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas ao T1 e T4, levando em consideração um conjunto de 4 variáveis (Taxa Fotossintética-A ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), Condutância Estomática-Gs ($\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), Transpiração foliar-E ($\text{mmol H}_2\text{O}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e Temperatura foliar-Tf ($^{\circ}\text{C}$).....101

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Localização Geográfica do Viveiro da Universidade Federal do Oeste do Pará....43

CAPÍTULO 1

Figura 1 - Taxa de Crescimento Absoluto e Taxa de Crescimento Relativo em Altura de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz).....69

Figura 2 - Taxa de Crescimento Absoluto e Taxa de Crescimento Relativo em Área Foliar de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz).....71

Figura 3 – Crescimento em altura de plantas jovens de graviola através da TCA e TCR sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz), ao longo de 126 dias de observação.....78

Figura 4 – Crescimento em área foliar de plantas jovens de graviola através da TCA e TCR sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz), ao longo de 124 dias de observação.....79

Figura 5 – Crescimento em altura de plantas jovens de cumaru através da TCA sob restrição de luz (50% de luz), ao longo de 126 dias de observação.....80

Figura 6 – Crescimento em altura de plantas jovens de copaíba através da TCA a pleno sol (100% de luz), ao longo de 126 dias de observação.....81

Figura 7 – Crescimento em área foliar de plantas jovens de copaíba através da TCA e TCR sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz), ao longo de 130 dias de observação.....81

CAPÍTULO 2

Figura 1 - Estatística descritiva para as taxas fotossintéticas de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas a tratamento hídrico (com e sem 240 ml de H₂O) e luminoso (100% e 20% de luz).....90

Figura 2 - Estatística descritiva para condutância estomática de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas a tratamento hídrico (com e sem 240 ml de H₂O) e luminoso (100% e 20% de luz).....91

Figura 3 - Estatística descritiva para as taxas transpiratórias de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas a tratamento hídrico (com e sem 240 ml de H₂O) e luminoso (100% e 20% de luz).....91

Figura 4 - Estatística descritiva para as temperaturas foliares de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas a tratamento hídrico (com e sem 240 ml de H₂O) e luminoso (100% e 20% de luz).....92

LISTA DE ABREVIACÕES E SIGLAS

Af – Área foliar

AR – Área Real

ATP – Adenosina Trifosfato

CAPES – Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

DDA - Determinador Digital de Áreas

DPV – Déficit de Pressão de Vapor

EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

IBAMA – Instituto Nacional do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis

INMET – Instituto Nacional de Meteorologia

IRGA- (*Infrared Gas Analyzer*) Analisador de Gás Infravermelho

LEEa – Laboratório de Ecologia de Ecossistemas Amazônicos

NADPH – Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato

RFA – Radiação Fotossinteticamente Ativa

PPGRNA – Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia

PROPPIT – Pró-Reitoria de Pós-Graduação, Pesquisa e Inovação Tecnológica

RUBISCO – Enzima 1,5 ribulose bifosfato carboxilase/oxigenase

RuBP – Ribulose bifosfato

SEDECT – Secretaria de Desenvolvimento, Ciência e Tecnologia do Estado do Pará

UFOPA – Universidade Federal do Oeste do Pará

UV – Ultra Violeta

LISTA DE SÍMBOLOS

A – Fotossíntese

C - Carbono

CO₂ – Gás Carbônico

cm – Centímetro

°C – Graus Celsius

E – Transpiração

Fc – Fator de Correção

H - Altura

H₂O – Água

O₂ – Oxigênio

Km² – quilômetros quadrados

m – metro

Tf – Temperatura foliar

% - percentagem

Ψ_w – Potencial Hídrico Foliar

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	viii
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	xii
LISTA DE SÍMBOLOS	xiii
1 INTRODUÇÃO	16
1.1 REVISÃO DA LITERATURA	18
1.1.1 Espécies Estudadas	18
1.1.1.1 Cumaru (<i>Dipterix odorata</i> (Aubl.) Willd.)	18
1.1.1.2 Copaíba (<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.)	21
1.1.1.3 Graviola (<i>Annona muricata</i> L.)	24
1.1.2 Processos Fisiológicas Vegetais	26
1.1.2.1 Fotossíntese	26
1.1.2.2 Condutância Estomática	27
1.1.2.3 Transpiração	28
1.1.2.4 Temperatura Foliar	30
1.1.2.5 Análise Quantitativa de Crescimento	32
1.1.3 Fatores que Influenciam na Fisiologia Vegetal	34
1.1.3.1 Água	34
1.1.3.2 Luz	36
1.1.4 Influência do Estresse Hídrico e Luminoso sobre o comportamento e crescimento de espécies vegetais	37
1.2 OBJETIVOS	42
1.2.1 Objetivo Geral	42
1.2.2 Objetivos Específicos	43
2 MATERIAL E MÉTODOS	43
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46

CAPÍTULO 1

Análise de crescimento de <i>Annona muricata</i> L., <i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd. e <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. sob diferentes condições de luminosidade.....	64
RESUMO.....	64
ABSTRACT.....	65
1 INTRODUÇÃO.....	66
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	67
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	69
4 CONCLUSÃO.....	82
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	82

CAPÍTULO 2

Comportamento fisiológico das espécies <i>Annona muricata</i> L., <i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd. e <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. sob estresse hídrico e luminoso.....	85
RESUMO.....	85
ABSTRACT.....	86
1 INTRODUÇÃO.....	87
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	88
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	89
4 CONCLUSÃO.....	102
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	103

1 INTRODUÇÃO

A floresta amazônica ocupa aproximadamente 6.000.000 km² da América do Sul, sendo constituída por diferentes tipos de vegetação. É o maior reservatório natural da diversidade vegetal do planeta, onde cada um de seus diferentes ambientes florestais possui um contingente florístico rico e variado, muitas vezes exclusivo de determinado ambiente. As múltiplas inter-relações entre seus componentes bióticos e abióticos formam um conjunto de ecossistemas altamente complexo e de equilíbrio ecológico extremamente frágil (OLIVEIRA e AMARAL, 2004).

A Amazônia legal caracteriza-se por possuir vegetação típica de trópico úmido, onde a umidade e a temperatura são elevadas e apresentam pequena variação estacional. Nessas condições, comumente desenvolve-se uma floresta densa, onde a competição entre as espécies depende da eficiência no aproveitamento de luz, ou outras rotas de capacidade como absorção de água e nutrientes do solo para produzir biomassa (VALOIS, 2003).

Dessa forma, nas condições onde não há restrições do ambiente e deficiências nutricionais do solo, desenvolve-se a floresta ombrófila densa que, na Amazônia, cobre mais de 50% do território brasileiro. Quando fatores adversos surgem quanto a restrições associadas à deficiência estacional de água com as características dos solos, maior especialização é exigida, resultando, por conseqüência, em vegetação com menor quantidade de biomassa, como as florestas abertas (VALOIS, 2003).

As florestas abertas e a vegetação secundária de origem antrópica surgem a partir do abandono da área utilizada após o desenvolvimento de atividades como a agricultura e pecuária (ALENCAR *et al.*, 1996). Para Rios *et al.* (2001) as florestas secundárias, nas diversas fases sucessionais são capazes de prover importantes recursos às populações tradicionais. Além disso, desempenham um papel de elevada importância ecológica, acúmulo de biomassa, controle de erosão, conservação de nutrientes, benefícios para o ciclo hidrológico e incremento de biodiversidade (NEPSTAD *et al.*, 1996; PEREIRA e VIEIRA, 2001). Nelas encontrar-se árvores de rápido crescimento e de boa formação estrutural e alto valor econômico tais como o cumaru e a copaíba (DENICH, 1991). Além de espécies frutíferas como a graviola, que produzem frutos utilizados tanto no consumo *in natura* quanto para a elaboração de produtos processados (SOUSA *et al.*, 2001; ANDRIGUETO *et al.*, 2010).

A Amazônia há muito tempo vem despertando interesse não apenas à sua extensão territorial e/ou potencial econômico, mas, sobretudo, às questões relacionadas ao crescente desflorestamento da região nos últimos anos (LAURANCE *et al.*, 2001). Ocasionalmente principalmente pela praticada da agricultura itinerante, pecuária extensiva e extrativismo pelo aproveitamento das riquezas das suas florestas, tendo em vista o agronegócio e a segurança alimentar (VALOIS, 2003). A destruição de extensas coberturas vegetais, além de provocar perdas imensuráveis de recursos genéticos, pode contribuir de maneira decisiva nas mudanças climáticas regionais e globais (NOBRE *et al.*, 1991; SKOLE e TUCKER, 1993; HOUGHTON *et al.*, 2000).

De acordo com Case (2006) a mudança climática representa um risco para o ciclo hidrológico na Amazônia, uma vez que o aumento de temperatura provocará maior evapotranspiração das plantas e períodos de secas prolongadas. Assim, reduzindo a precipitação, a floresta deixaria de ser o tipo de vegetação favorecido pelo clima da região e seria substituída com um tipo de vegetação parecido com o cerrado, por meio do processo de savanização (SHUKLA *et al.*, 1990; OYAMA e NOBRE, 2003). Uma vez que as espécies vegetais têm grande importância no processo de evapotranspiração, sendo um dos determinantes para a ocorrência de chuvas na Amazônia (SALATI, 2001).

A ação antrópica sobre as florestas ocasiona o aumento da concentração de gases poluentes pelas queimadas e mau uso do solo, gerando efeitos como a menor assimilação do carbono pela redução da massa fotossintética viva (BRUN, 2007). No entanto Silva *et al.* (2008) afirmam que se houverem medidas para conservação das florestas como o reflorestamento, ocorre um processo inverso, devido o surgimento de um sumidouro de carbono, uma vez que as florestas removem parte do CO₂ da atmosfera por meio do processo de fotossíntese, promovendo o chamado “seqüestro de carbono”.

De acordo com Marabesi (2007), a fixação de CO₂ contribui para formação das células e tecidos das plantas. Sendo assim, as plantas podem mitigar o efeito das liberações de CO₂ ao incorporá-lo em matéria orgânica enquanto crescem. Este crescimento é o resultado do ganho líquido do carbono incorporado na fotossíntese.

Estudos fisiológicos que indiquem a influência dos fatores ambientais na distribuição, sobrevivência e crescimento das espécies vegetais no ecossistema são fundamentais para as diversas etapas do ciclo de vida das plantas (PINTO *et al.*, 1993; SANTIAGO *et al.*, 2001).

Espécies arbóreas tais como Cumaru (*Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd.) e copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) que são utilizadas por populações tradicionais e as indústrias por meio de produtos florestais não madeireiros como óleos com propriedades medicinais,

essências empregadas em cosméticos e perfumaria em geral; e também com o reflorestamento de áreas alteradas, que além dos benefícios ecológicos, aumentam a oferta de madeira proveniente de reflorestamento na região, aumentando a renda na propriedade rural e diminuindo a pressão sobre as florestas naturais remanescentes. A inclusão do subsistema florestal entre as atividades nas propriedades rurais oferece não só a oportunidade de obter novas fontes de renda, mas também de tornar produtivas áreas consideradas marginais para as culturas agrícolas tradicionais (SHIMIZU, 1998).

Por outro lado, o potencial das frutas da Amazônia é gigantesco em função, principalmente, de características como sabor, aroma e cor. A utilização do produto é basicamente na forma de sucos, sorvetes, doces e geléias. Espécies frutíferas como a graviola (*Annona muricata* L.) podem através de seus frutos, proporcionarem, aos pequenos produtores e as indústrias processadoras uma maior rentabilidade. (SEDECT, 2010).

1.1 REVISÃO DE LITERATURA

1.1.1 Espécies Estudadas

1.1.1.1 Cumaru (*Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd.)

- Taxonomia

A família Fabaceae (leguminosae) é a terceira maior família de angiospermas, apresentando cerca de 18.000 espécies, distribuídas em aproximadamente 727 gêneros em três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Papilionoideae (LEWIS *et al.*, 2005). Sua distribuição é cosmopolita e está bem representada nas regiões tropicais, subtropicais e temperada (FLORES e RODRIGUES, 2010). São plantas de hábito muito variado, desde grandes árvores das matas tropicais, a arbustos, subarbustos, ervas anual ou perene e também muitas trepadeiras; vivem nos mais variados ambientes, em diferentes latitudes e altitudes (JOLY, 2002). Sua importância econômica é muito diversificada, sendo utilizada desde a alimentação humana e animal até na produção de corantes, óleos, perfumes, inseticidas, e ainda apresenta uso medicinal, agrônômico (enriquecimento de solos), ornamental e, principalmente, para produção de madeiras nobres e valiosas usadas na marcenaria, entalhadura e construções em geral (FERREIRA *et al.*, 2004). Lima *et al.* (1994) relataram

que as leguminosas vêm sendo apontadas como uma das principais fontes para a produção de proteína vegetal, particularmente para os países subdesenvolvidos.

A Subfamília Papilionoideae é a maior subfamília de Leguminosae e apresenta distribuição cosmopolita (LEWIS, 2005). Representada por ervas, subarbustos, arbustos, árvores, trepadeiras e lianas. Apresentam folhas pinadas, uni, tri ou plurifolioladas; inflorescências, em geral, racemosas ou paniculadas; flores com corola papilionácea, simetria zigomorfa e prefloração imbricada vexilar; androceu com no máximo 10 estames; gineceu uni ou pluricarpelar (POLHILL, 1981; BARROSO *et al.*, 1991; LEWIS, 2005). Reúne 28 tribos, cerca de 483 gêneros e 13.800 espécies (WOJCIECHOWSKI, 2003; LEWIS, 2005). As tribos das regiões tropicais contam com maior número de espécies lenhosas (BARROSO *et al.*, 1991; LEWIS, 2005). Pertencem ainda a esta subfamília, plantas utilizadas como forrageiras, plantas destinadas à recuperação de solos empobrecidos, plantas produtoras de substâncias utilizadas na indústria e dentre os gêneros com madeiras importantes destaca-se o Cumaru da Amazônia (*Dipteryx*) (JOLY, 2002).

Existe cerca de 10 espécies do gênero *Dipteryx* que ocorrem na América central e Brasil, incluindo as espécies da Amazônia e do cerrado. A forma da folha, com folíolos alternos, ráquis plana com uma extensão no fim da folha, é bem distinta. O nome do gênero, *Dipteryx*, vem do grego e faz referência às duas alas na ráquis da folha, enquanto que o nome específico, *odorata*, vem do odor da semente (EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL, 2004).

A espécie *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd., originalmente foi descrita como *Coumarouna odorata* Aubl., mas o nome foi substituído por *Dipteryx*. Entretanto, algumas vezes ainda aparece na literatura com o nome antigo. Pertence ao grupo das Dipterixae, dentro da subfamília Papilionoideae, família fabaceae (leguminosae). Os nomes comuns usados são cumaru-do-cerrado, cumaru-ferro, cumaru-rosa (EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL, 2004); além de cumarurana, cumaru, cumaru-verdadeiro, cumaru-amarelo, cumaru-de-folha-grande, muimapagé, champagne, cumaru-do-amazonas, cumaruzeiro, cumbaru, cumaru-de-cheiro (LORENZI, 1998).

- Distribuição e Autoecologia

A espécie *Dipteryx odorata* ocorre na Bolívia, na Colômbia, na Guiana, na Guiana Francesa, em Honduras, no Peru e na Venezuela. No Brasil, o cumaru ocorre na Região Amazônica, desde o Estado do Acre até o Maranhão, na floresta pluvial de terra firme e de várzea; além do estado do Mato Grosso (LORENZI, 1998; CARVALHO, 2009).

O Cumaru é uma planta perenifólia, ciófita, indiferente quanto às condições de solo, característica e exclusiva da floresta pluvial Amazônica. Apresenta frequência elevada, porém um tanto descontínua e irregular ao longo de sua ampla área de ocorrência. Ocorre preferencialmente no interior da mata primária de terra firme. Produz anualmente abundante quantidade de sementes viáveis, amplamente disseminadas pela fauna (LORENZI, 1998).

O Cumaru floresce todos os anos, mas ocorre de forma mais concentrada durante os meses de setembro a novembro. Os frutos amadurecem em janeiro e fevereiro (PINTO *et al.*, 2008).

O Cumaru é uma árvore que mede de 20 a 30 m de altura, dotada de copa globosa, tronco ereto e cilíndrico, de 50 a 70 cm de diâmetro com casca pouco espessa, rugosa e descamante em placas irregulares. As folhas são alternas, alado-pecioladas, compostas e imparipinadas. Folíolos são alternos, em número de 7 a 9, curto-peciolulados, coriáceos, glabros em ambas as faces e brilhantes na face superior, de 10 a 20 cm de comprimento e 4 a 8 cm de largura. As inflorescências apresentam panículas terminais ferrugíneo-pubescentes, com flores perfumadas. O fruto legume (vagem) é do tipo drupáceo ovulado, fibroso e esponjoso, de superfície pubescente, contendo uma única semente (LORENZI, 1998).

- Uso e Potencial Econômico

As sementes produzem o óleo: cumarina, que tem fragrância agradável, semelhante à baunilha. Já foi muito usado na indústria como substituto de baunilha para aromatizar chocolates, bebidas, fumo e perfumes. Porém tal óleo tem propriedades cancerígenas, por isso, seu uso não tem sido recomendado. Atualmente seu uso principal é na composição de veneno contra ratos (como warfarino), causando falha na coagulação do sangue. O óleo também é conhecido pelas propriedades medicinais agindo na cura de úlceras bucais, coqueluche, dores de cabeça e das articulações, trombose, tuberculose, adenopatia, antiespasmódica e tônica, constituindo um moderador dos movimentos cardíacos e da respiração. Os índios utilizam as sementes como adornos perfumados, em braceletes e colares e no cabelo usam para dar brilho e perfumar (EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL, 2004). As castanhas (sementes) são comestíveis e muito procuradas por roedores (LORENZI, 1998).

O maior valor comercial do cumaru está na madeira que é muito pesada (densidade 1,09 g/cm³) dura ao corte, de textura fina e média, de resistência mecânica elevada e muito resistente ao ataque de cupins e de fungos apodrecedores. É indicada para construção civil, como vigas, caibros, ripas, tábuas e tacos para assoalhos, batentes de portas, lambris, forros,

para uso externo, como postes, esteios, estacas, cruzetas, dormentes, para confecção de carrocerias, vagões, defensas, para construção naval, bem como para a fabricação de móveis (LORENZI, 1998).

1.1.1.2 Copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.)

- Taxonomia

A subfamília Caesalpinioideae compreende cerca de 150 gêneros. São plantas subarborescentes, arbustivas, arbóreas ou trepadeiras das matas, raramente são ervas, com folhas compostas, em geral simplesmente pinadas, ocorrendo também duplamente pinadas. Corola em geral vistosa e quase sempre com a pétala superior menor. Os estames em número de 10 (raramente mais, ou menos, até um só), às vezes abrindo-se por poros. O fruto em geral legume, às vezes falsamente septado e com uma semente que cai envolta no endocarpo fibroso. Esta subfamília está muito bem representada no Brasil. Um dos gêneros mais freqüentes é *Copaifera*, conhecida como copaíba dos cerrados e matas (JOLY, 2002).

O gênero *Copaifera* é composto por 72 espécies, das quais 16 são endêmicas do Brasil, ocorrendo principalmente na Amazônia e no Cerrado (ALENCAR, 1982; VEIGA JÚNIOR E PINTO, 2002). As copaíbas são nativas da região tropical da América Latina. São encontradas na região que se estende do México ao norte da Argentina e também na África Ocidental (CARVALHO, 2003). No Brasil são encontradas principalmente nos estados do Pará e Amazonas (WILLIS, 1973). O gênero *Copaifera* é constituído de espécies de elevado valor econômico e ecológico, não somente na Amazônia, mas em todo o continente Sul-Americano. Adaptadas a diversos climas, suas árvores exsudam um óleo-resina chamado de óleo de copaíba, cujas propriedades biológicas são amplamente descritas na literatura (VEIGA JUNIOR *et al.*, 2001; VEIGA JUNIOR e PINTO, 2002; LIMA *et al.*, 2003).

A espécie *Copaifera langsdorffii* Desf. pertence a família Fabaceae (leguminosae). É uma árvore tropical de ampla distribuição no Brasil, conhecida popularmente por copaíba, pau-d'óleo, podói, cupaúba e cupiúva (OLIVEIRA *et al.*, 2002; CARVALHO, 2003), além de óleo-de-copaíba, copaíba-vermelha, bálsamo, oleiro, copaíba da várzea, copaiqueira-de-minas e óleo vermelho (LORENZI, 2008).

- Distribuição e Autoecologia

A Copaíba ocorre em todos os estados das regiões Sudeste e Centro-Oeste e nos estados da Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Rondônia e Tocantins (CARVALHO, 2003), além do estado do Paraná, principalmente na floresta semidecídua da bacia do Paraná (LORENZI, 2008).

A espécie é caracterizada por ser semidecídua, heliófita, seletiva xerófila, característica das formações de transição do cerrado para a floresta latifoliada semidecídua. Ocorre tanto na mata primária densa como nas formações secundárias. Produz anualmente grande quantidade de sementes viáveis, amplamente disseminadas por pássaros (LORENZI, 2008). Ocorre em uma grande variação edafoclimática entre os tipos climáticos: tropical, subtropical, temperado úmido e subtropical de altitude (CARVALHO, 2003). A espécie é encontrada em regiões onde a precipitação média é de 800 mm a 2400 mm, podendo suportar forte deficiência hídrica. Ocorrem naturalmente tanto em solos férteis bem drenados, como terrenos úmidos de matas ciliares, como em solos pobres do Cerrado (CARVALHO, 2003).

A floração ocorre em geral, no período mais quente e úmido, entre os meses de outubro a março e a frutificação entre julho a outubro, coincidindo com a época de maior perda de folhas (FREITAS e OLIVEIRA, 2002).

A Copaíba é uma árvore que atinge altura entre 25 e 40 metros (ARAÚJO JÚNIOR *et al.*, 2005), alcançam até 100 cm de diâmetro a altura do peito e podem viver até 400 anos (CARVALHO, 2003).

O tronco é cilíndrico, tortuoso e geralmente curto. A copa é densa, globosa e ramificação racemosa. A casca, de coloração avermelhada quando jovem e marrom quando adulta, apresenta 17 mm de espessura, sendo que a casca interna, rosada, exala resina de sabor amargo (FREITAS e OLIVEIRA, 2002).

As folhas são compostas, alternas, paripinadas, com folíolos medindo 4 a 5 cm de comprimento e 2 a 3 cm de largura. A folhagem nova, cor rosa-clara é muito decorativa e importante para identificação (FREITAS e OLIVEIRA, 2002).

As flores estão dispostas em inflorescência paniculadas, terminais, multiflorais com média de 125 flores. As flores são hermafroditas, branco-esverdeadas, medindo 0,5 cm de diâmetro. As pétalas são ausentes e o cálice é formado por quatro sépalas livres. Têm odor intenso, doce e suave desde a abertura, possuem néctar e são efêmeras apresentando senescência a partir do segundo dia (FREITAS e OLIVEIRA, 2002).

O fruto é do tipo legume, deiscente, ovóide, castanho-claro quando maduro, com uma semente; a semente é preta, oblonga; recoberta parcialmente por arilo alaranjado, de consistência carnosa e mucilagínosa, composto por carboidratos e lipídeos. As sementes são pretas e ovóides com um arilo amarelo rico em lipídeos (LORENZI, 1992; LEAL e OLIVEIRA, 1998; BARROSO *et al.*, 1999; RODRIGUES *et al.*, 2000; CARVALHO, 2003; PIZO *et al.*, 2005).

- Uso e Potencial Econômico

A madeira de *Copaifera langsdorffii* é moderadamente densa ($0,7 \text{ g/cm}^3$), direita ou irregular, superfície lustrosa ou lisa ao tato, medianamente resistente, com média a alta resistência natural, apresentando defeitos de empenamento durante a secagem (CARVALHO, 2003). A madeira é indicada para a construção civil, como vigas, caibros, ripas, batente de portas e janelas, para fabricação de móveis e peças torneadas, como coronha de armas, cabo de ferramentas e de vassouras, usada ainda para carrocerias, miolo de portas e painéis, lambris, tábuas para assoalhos etc. (LORENZI, 2008).

A espécie *Copaifera langsdorffii* fornece um líquido transparente, terapêutico e de coloração avermelhada, que é a seiva extraída mediante a aplicação de furos no tronco até atingir o cerne (LORENZI, 2008). As utilizações do óleo de copaíba na medicina popular são muitas e indicam uma grande variedade de propriedades farmacológicas, sendo que as principais atividades relatadas foram de antiinflamatório das vias superiores e inferiores e cicatrizante (VEIGA JÚNIOR e PINTO, 2002). O óleo-resina pode ser utilizado puro (*in natura* ou destilado), ou como componente na preparação de produtos terapêuticos e cosméticos; possui ainda potencial para uso industrial em tintas, vernizes e como fixador de fragrância de perfumes (SAMPAIO, 2000).

A árvore também fornece ótima sombra e pode ser empregada na arborização rural e urbana. É também útil para plantios em áreas degradadas de preservação permanente (LORENZI, 2008).

1.1.1.3 Graviola (*Annona muricata* L.)

- Taxonomia

Annonaceae é uma grande família compreendendo aproximadamente 135 gêneros e mais de 2.500 espécies (CHATROU *et al.*, 2004) que têm distribuição marcadamente tropical e subtropical em todo o mundo (JOLY, 2002). No Brasil, são registrados 29 gêneros, compreendendo cerca de 260 espécies (BARROSO *et al.*, 1978). A família é constituída por árvores subtropicais e arbustos tropicais. Exceto espécies que produzem frutos comestíveis e que é objeto de comércio, a família não tem outra importância econômica (JOLY, 2002).

O gênero mais freqüente no Brasil é *Annona*, com várias espécies silvestres conhecidas por cabeça-de-negro, pinha, e outras de deliciosos frutos, tais como anona, ata, cherimólia, marolo, fruta-de-conde, pinha-azeda, graviola, condessa (JOLY, 2002).

A espécie *Annona muricata*, tem como nome popular graviola (LIMA *et al.*, 2007). No Brasil, também conhecida como condessa, coração-de-rainha, jaca-de-pobre, jaca-do-Pará (FALCÃO *et al.*, 1982).

- Distribuição e Autoecologia

A gravioleira (*Annona muricata* L.), família Annonaceae, originária da América Central e vales peruanos, é uma frutífera tropical cultivada no Brasil, Venezuela, México, Colômbia, Havai e em algumas regiões da África e Ásia (DONADIO *et al.*, 1998). No Brasil a espécie é amplamente cultivada nas regiões Norte, Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste (JUNQUEIRA *et al.*, 1996). Os Estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Pernambuco, Paraíba, Pará e Minas Gerais são citados como os principais produtores (LIMA, 2004).

A gravioleira apresenta um bom desenvolvimento vegetativo e a produção de frutos de qualidade quando cultivada em clima tropical e sub-tropical. São conhecidos cultivos comerciais em altitude de até 1.200 metros, com chuvas de 1.000 a 1.500 mm anuais, quando bem distribuídos durante os meses do ano ou com a necessidade de irrigar quando ocorrem mais de dois meses de seca ou com apenas chuvas de 600 a 800 mm anuais, quando se pratica a irrigação complementar. A temperatura média mais indicada para o cultivo da graviola está na faixa de 18 a 29 °C.

A formação e o vingamento dos frutos ocorrem preferencialmente no período seco. A ocorrência de chuvas neste período provoca o abortamento de flores e frutos, como também

favorece o aparecimento de doenças. A gravioleira tem um sistema radicular bem desenvolvido e se adapta a diferentes tipos de solos, embora cresça e produza mais intensamente nos solos de textura areno-argilosa com boa profundidade, de média fertilidade, com capacidade de retenção de água, drenagem regular e com pH na faixa de 5,5 a 6,5 (MANICA, 1994).

A floração e a frutificação são contínuas durante o ano, com ligeiro pico de floração entre setembro e janeiro, e aumento ligeiro de frutos maduros entre julho e setembro. A mudança das folhas ocorre durante todo o ano, sendo, porém mais intensa durante o pico da safra entre janeiro a março (FALCÃO *et al.*, 1982).

A gravioleira tem crescimento ereto e pode alcançar 4 a 8 m de altura quando adulta possui abundante sistema radicular, com caule único e com ramificação assimétrica. As flores são hermafroditas, com coloração verde-escura a verde-clara. O fruto - graviola - é uma baga composta (sincarpo) com peso oscilando entre 0,4 kg a 10 kg, de comprimento médio em 30 cm e formato de coração; a casca tem espículas carnosas moles e é verde-clara na colheita. A polpa é branca sucosa. A semente com 1 a 2 cm de comprimento, possui peso 0,59 g e é preta na sua retirada do fruto passando a marrom dias após e encontra-se 100 sementes por fruto (MAAS *et al.*, 2001).

- Uso e Potencial Econômico

A gravioleira (*Annona muricata* L.) apresenta-se como uma das espécies de grande importância econômica para a fruticultura regional. Existe demanda crescente dos frutos, cujas qualidades organolépticas importantes possibilitam a utilização, tanto para consumo de forma natural quanto para o aproveitamento pela agroindústria (BATISTA *et al.*, 2003); para produção de sucos, sorvetes, geléias e doces, destacando-se entre os frutos tropicais de maior interesse comercial (GRAMACHO *et al.*, 2001). A gravioleira também possui propriedades utilizadas na medicina homeopática e na culinária caseira, sendo aproveitada sob as mais diversas formas (BATISTA *et al.*, 2003).

Além a sua importância econômica, estas Anonáceas são usadas na medicina popular para o tratamento da dor (BORIES *et al.*, 1991). Na Amazônia brasileira, um chá das folhas é usado para problemas hepáticos, o óleo das folhas e frutos verdes são misturados com azeite de oliva e utilizados externamente para nevralgia, reumatismo, e dores de artrite, e as sementes são usadas como inseticida e parasiticida (BRANCH *et al.*, 1983).

1.1.2 Processos Fisiológicos Vegetais

1.1.2.1 Fotossíntese

A fotossíntese (A) é a fonte primária dos carboidratos utilizados no crescimento e na manutenção da planta, e sua redução pode levar a decréscimos no crescimento e desenvolvimento e reduzir as reservas de carboidratos presentes nos diversos órgãos das plantas (RIBEIRO e MACHADO, 2007).

De acordo com Dixon *et al.* (1990), a fotossíntese é um dos processos fisiológicos fundamentais, e é utilizada para indicar condições de estresse causados pelo ambiente para diferentes espécies (PASTENES *et al.*, 2003; LIN e HSU, 2004; ZANG *et al.*, 2007).

A disponibilidade de recursos primários (temperatura, gás carbônico, nutrientes, luz e água) é indispensável, pois pode interferir diretamente no processo fotossintético, o que contribui grandemente para o sucesso do estabelecimento de uma espécie vegetal em um determinado ambiente (GONÇALVES *et al.*, 2003; GONÇALVES *et al.*, 2005). Portanto, o suprimento inadequado de um desses componentes ou fatores pode reduzir o vigor da planta e limitar o seu desenvolvimento. Dentre esses fatores, a luz, especialmente nos planos qualitativo e quantitativo, age regulando vários processos do desenvolvimento, como a taxa de fotossíntese, biossíntese de pigmentos, assimilação de nitrogênio e anatomia foliar, entre outros processos (FERREIRA *et al.*, 1977; SCHLUTER *et al.*, 2003).

Todas as plantas têm habilidade para modificar o seu modelo de desenvolvimento em resposta ao ambiente luminoso (HOLT, 1995). Desta forma, a eficiência e a habilidade de adaptação das mudas às condições luminosas do ambiente, podem estar relacionadas ao crescimento satisfatório de algumas espécies em ambientes com baixa ou alta luminosidade e a capacidade da espécie ajustar rapidamente seu modelo de alocação de biomassa e comportamento fisiológico (DIAS-FILHO, 1997, 1999).

As folhas têm recebido mais atenção dos pesquisadores, pois são os sítios de assimilação de carbono e, portanto, mais diretamente relacionado ao crescimento e desenvolvimento das plantas. Alguns resultados mostraram que a maioria das mudanças fisiológicas e bioquímicas nas folhas está relacionada à intensidade ou a duração do estresse (FLORES, 2004). Alterações na estrutura interna foliar constituem aspectos decisivos na capacidade de aclimatação das espécies expostas a diferentes condições de ambiente (HANBA *et al.*, 2002; SCHLUTER *et al.*, 2003). Em adição, as características fotossintéticas geralmente variam em resposta a diferentes regimes de radiação (BOARDMAN, 1977).

Folhas de árvores crescendo num ambiente de sombra apresentam modificações nas características fotossintéticas, bioquímicas, organização de células do mesófilo e frequência estomática quando comparadas com folhas crescendo num ambiente de maior radiação (SIMS *et al.*, 1998; SCHLUTER *et al.*, 2003).

A deficiência de água tem sido considerada um dos principais fatores do ambiente a limitar a fotossíntese. À medida que o déficit hídrico é imposto, ocorre redução na condutância estomática, no influxo de CO₂ até os cloroplastos, e, conseqüentemente, queda na taxa fotossintética (CORNIC, 1994).

Kozlowski e Pallardy (1996) relataram que a taxa fotossintética é muito sensível à disponibilidade de água, decrescendo tanto em solos secos como em solos encharcados. Quando o potencial hídrico foliar é reduzido em solos com baixa disponibilidade de água, a fotossíntese pode ser diminuída na mesma proporção. Segundo, estes autores, é difícil de estabelecer um potencial hídrico foliar no qual a fotossíntese começa a decrescer, porque esse valor varia com a espécie, genótipo, hábitat, histórico da planta e condições ambientais predominantes. O estresse hídrico além de reduzir a fotossíntese, também reduz o consumo de assimilados nas folhas em expansão, como conseqüência, diminui indiretamente a quantidade de fotoassimilados exportados nas folhas, uma vez que o transporte do floema depende do turgor.

Os efeitos prejudiciais da seca no processo fotossintético podem durar semanas ou até meses e a capacidade de plantas estressadas recuperarem a sua capacidade fotossintética pode estar associada à capacidade dos estômatos reabrirem parcial ou totalmente e com as injúrias sofridas pelo aparelho fotossintético, como a síntese de proteínas que auxiliam no processo de fotossíntese (KOZLOWSKI e PALLARDY, 1996).

Nesse sentido a interação do déficit hídrico com outros fatores do ambiente, como altas intensidades luminosas ou temperaturas elevadas, os quais muitas vezes desencadeiam o fenômeno da fotoinibição, parece ser a principal responsável pela limitação da fotossíntese (CORNIC, 1994).

1.1.2.2 Condutância Estomática

O movimento estomático é o principal mecanismo de controle das trocas gasosas nas plantas superiores. Através dos estômatos ocorre o influxo de CO₂, necessário ao processo fotossintético e ao crescimento, e o efluxo de água, por meio da transpiração (BALDOCHI *et al.*, 1991; NOBEL, 1991; LARCHER, 2004; TAIZ e ZEIGER, 2004).

A intensidade luminosa, a temperatura foliar, a concentração de CO₂ e a umidade do solo são fatores que afetam a atividade fotossintética dos vegetais (MARENCO e LOPES, 2005). O processo de abertura e fechamento dos estômatos está relacionado principalmente com a intensidade de luz e o estado de hidratação da folha. Dessa forma, o funcionamento dos estômatos e a área foliar influenciam a produtividade do vegetal. O primeiro fator porque controla a absorção de CO₂ e o segundo porque determina a interceptação de luz (COSTA e MARENCO, 2007).

A resposta da condutância estomática (Gs) às variações na disponibilidade de água no solo e na demanda evaporativa da atmosfera, entretanto, não é um fenômeno universal (MIELKE, 1997). Uma redução na condutância estomática afeta uma série de interações planta – ambiente, uma vez que os estômatos controlam o fluxo de vapor d' água e balanço de energia entre o vegetal e o ambiente (BRUNINI e CARDOSO, 1998).

O funcionamento dos estômatos constitui um comprometimento fisiológico, quando abertos, permitem a assimilação de gás carbônico. Fechando-se, conservam água e reduzem o risco de desidratação (TENHUNEN *et al.*, 1987). Segundo Barlow (1983), à medida que a disponibilidade de água no solo diminui, a taxa de transpiração decresce como resultado do fechamento dos estômatos. Esse é um dos importantes mecanismos de defesa que as plantas apresentam contra as perdas exageradas de água e eventual morte por dessecação.

Outro fator importante no controle estomático é a radiação. A luz é um sinal ambiental dominante que controla os movimentos estomáticos em folhas de plantas bem hidratadas. O efeito da luz no movimento estomático pode ser indireto, aumentando a fotossíntese (aumentando o conteúdo de solutos) ou no efeito específico atuando como sinalizador no seu controle de abertura e fechamento (TAIZ e ZEIGER, 2004).

Deste modo, os estômatos em conjunto com as respostas fisiológicas podem mostrar evidência de aclimação adaptativa a determinados ambientes (SMITH *et al.*, 1998; SPARKS e BLACK, 1999; DUNLAPP e STETTLER, 2001). Assim sendo, as espécies devem apresentar características estomáticas diferentes, devido a diferentes pressões seletivas encontradas em seus ambientes naturais de ocorrência (PEARCE *et al.*, 2006).

1.1.2.3 Transpiração

A transpiração (E) é a perda de vapor d'água pelas plantas. É um processo resultante do conjunto de fenômenos físicos ligados à difusão dos gases, sendo o intercâmbio de gás carbônico e de oxigênio, diretamente proporcional ao do vapor d'água. Portanto, plantas que

possuem altas taxas de absorção de CO₂ apresentam grandes perdas por transpiração e, provavelmente, grandes consumos de água implicam no incremento positivo da produtividade (KLAR, 1984).

A transpiração (E) é muito importante para a planta por manter a temperatura das folhas do sol fora do limite letal, pequenas taxas de (E) podem significar uma diferença de alguns graus de temperatura foliar que pode, em condições quentes, significar a sobrevivência ou a morte do tecido. Uma taxa de transpiração de $1,84 \text{ mmol.H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pode causar uma diminuição na temperatura foliar em até 5 °C (GATES, 1964).

Segundo Inoue e Ribeiro (1988), a transpiração é um fenômeno bastante influenciado pelas condições do ambiente, principalmente a temperatura e a saturação de vapor de água. Sob condições idênticas, diferenças na transpiração podem indicar um mecanismo estomático com maior ou menor eficiência, implicando na economicidade de água pela planta. A transpiração é um processo fisiológico conhecido como um 'mal inevitável'. Mal, porque através de uma perda relativamente grande de água, na forma de vapor para o ambiente, pode resultar em uma diminuição do crescimento e podendo também, em casos extremos, provocar a morte da planta por dessecação. É inevitável devido às características estruturais das folhas, pois são indispensáveis as trocas de CO₂ e O₂ entre a folha e o ar atmosférico, nos processos de fotossíntese e respiração.

As perdas de água por transpiração da maioria de espécies vegetais são determinadas, principalmente, pela demanda evaporativa da atmosfera, que é resultante das relações entre radiação solar, déficit de saturação de vapor, temperatura e velocidade do vento. Mecanismos relacionados com a resposta estomática a fatores ambientais, como estrutura da copa, particularmente, pelo índice de área foliar e disponibilidade de água no solo, também afetam a transpiração (CALDER *et al.*, 1992; LIMA, 1996).

A condutância estomática pode ser entendida como um poderoso mecanismo fisiológico que as plantas vasculares possuem para o controle da transpiração (JARVIS e MCNAUGHTON, 1986). Para Hall *et al.* (1976) e Ludlow (1980), a taxa de transpiração e a taxa de fotossíntese líquida são proporcionais à condutância estomática e ao potencial de água na folha.

Em uma manhã ensolarada, quando há água abundante e a radiação solar incidente nas folhas favorece a atividade fotossintética, cresce a demanda por CO₂ e os estômatos se abrem, diminuindo a resistência estomática à difusão de CO₂. A perda de água por transpiração é também substancial em tais condições, mas, uma vez que o suprimento hídrico é abundante, é

vantajoso para a planta intercambiar a água por produtos da fotossíntese, essenciais ao crescimento e reprodução (TAIZ e ZEIGER, 2004).

Por outro lado, quando a água do solo é menos abundante, os estômatos abrirão menos ou até mesmo permanecerão fechados em uma manhã ensolarada, evitando a perda de água por transpiração. Mantendo seus estômatos fechados sob condição de seca, a planta evita a desidratação (TATAGIBA, 2006).

1.1.2.4 Temperatura Foliar (Tf)

A temperatura foliar é um processo fisiológico em que as plantas expostas a altas temperaturas e radiação solar intensa, evitam o aquecimento excessivo de suas folhas, reduzindo a absorção dessa radiação. As altas temperaturas foliares inibem as taxas fotossintéticas e como consequência, as reservas de carboidratos também diminuem (TAIZ e ZEIGER, 2009).

O estresse hídrico é conhecido por alterar uma variedade de processos fisiológicos, tais como a captação de radiação, temperatura foliar (Tf), condutância estomática (Gs), transpiração (E), transporte de elétrons, fotossíntese (A) e respiração, que em última análise, determina o rendimento (QING *et al.*, 2001).

A exposição de plantas jovens à luz solar plena pode levar ao aumento significativo na temperatura foliar que, eventualmente, causa quedas drásticas no potencial hídrico da folha e intensifica os efeitos da fotoinibição (VALLADARES e PEARCY, 1997). As temperaturas consideradas moderadamente altas (35 a 42 °C) podem causar danos diretos ao aparato fotossintético (WISE *et al.*, 2004), por provocar mudanças na membrana do tilacóide e alterar as propriedades físico-químicas, e também a organização funcional dessas estruturas celulares (BERRY e BJÖRKMAN, 1980). Uma vez que, o transporte de elétrons no fotossistema II pode ser mais sensível e as enzimas envolvidas no processo de fixação do carbono podem ser menos estáveis devido a sua desnaturação (TAIZ e ZEIGER, 2009).

Em elevadas temperaturas, a taxa máxima de assimilação de carbono pode ser inibida por diminuir a condutância estomática (LAW e CRAFTS-BRANDNER, 1999), sendo que, a temperatura foliar varia de acordo com o comportamento estomático e a perda de calor latente, através da transpiração. A folha que está recebendo luz e/ou que está transpirando não pode ser isotérmica, sendo a proporção de evaporação em diferentes locais dentro dela, afetada pelos diferenciais de temperatura causados pela absorção diferenciada de radiação (SHERIFF e MUCHOW, 1984).

Em geral, a temperatura foliar está abaixo da do ar, ficando acima apenas quando sob condições de estresse (NOGUEIRA, 1997; MACHADO *et al.*, 1994). Uma vez que, plantas submetidas ao déficit de água no solo provocam o fechamento estomático ou quando a umidade relativa alta reduz o potencial de esfriamento, a transpiração é reduzida e a temperatura foliar pode rapidamente subir de 4 a 5 °C acima da temperatura ambiente (TAIZ e ZEIGER, 2009).

Para Marin (2003), as folhas sombreadas são mais eficientes na assimilação de CO₂ que as folhas expostas ao sol, devido ao fato de que a radiação solar em ambientes tropicais atinge facilmente 3 a 5 vezes o limite de saturação luminosa, podendo a temperatura foliar superar de 5 °C a 20 °C a faixa de temperatura ótima, o que pode causar danos físicos ao tecido foliar. Os estudos de MARIN *et al.* (2003) reforçaram esta hipótese a partir de medidas de transpiração, mostrando que, mesmo reduzindo-se consideravelmente o total de energia radiante disponível as plantas, a transpiração reduziu cerca de 10 %, em comparação com plantas não sombreadas.

Lloyd e Farquhar (2008) estudando os efeitos do aumento da temperatura e das concentrações de CO₂ na fisiologia de espécies arbóreas tropicais sugeriram que embora possam ocorrer reduções nas taxas fotossintéticas com um aumento na temperatura da folha acima de 30 °C, essas reduções são causadas principalmente pelo aumento na respiração, redução da condutância estomática em resposta ao alto déficit de pressão de vapor das folhas.

No entanto, em condições naturais, algumas plantas também podem mover as suas folhas para evitar a exposição à luz solar plena, minimizando o aquecimento e estresse hídrico (CALDAS *et al.*, 1997). Isso reduz a taxa de transpiração (FORSETH e EHLERINGER, 1982) e ajuda a manter a temperatura das folhas, perto da fotossíntese ótimo (BIELENBERG *et al.*, 2003; PASTENES *et al.*, 2005); Além de reduzir o potencial de fotoinibição (PASTENES *et al.*, 2005).

Assim, dependendo do período e da intensidade do estresse térmico aos quais as plantas são expostas, mais especificamente suas partes aéreas (folhas), poderão sofrer com o decréscimo de evaporação de água ou aumento de absorção de energia, danificando seus tecidos que estão diretamente relacionados com a entrada e fixação de carbono atmosférico e posterior síntese de carboidratos e irão determinar sua manutenção e sobrevivência (TAIZ e ZEIGER, 2009).

1.1.2.5 Análise Quantitativa de Crescimento

De acordo com Benincasa (2003) a análise de crescimento é um meio acessível e preciso para se avaliar o crescimento e inferir sobre a contribuição de diferentes processos fisiológicos referentes ao comportamento vegetal. Além disso, essa técnica pode ser de grande valor na avaliação de diferenças intra e interespecíficas das diversas características que definem a capacidade produtiva da planta (MAGALHÃES, 1985).

Alvarez *et al.* (2005) citam que a análise de crescimento pode ser usada para a avaliação da produtividade de culturas e permite que se investigue a adaptação ecológica dessas culturas a novos ambientes, a competição entre espécies, os efeitos de manejo e tratamentos culturais, a identificação da capacidade produtiva de diferentes genótipos. Por outro lado, a análise quantitativa de crescimento é o primeiro passo na análise da produção de comunidades vegetais, requerendo informações obtidas por meio de vários índices fisiológicos. Entre os mais utilizados estão o índice de área foliar, duração de área foliar, taxa de crescimento da cultura, taxa de crescimento relativo e taxa de assimilação líquida.

Segundo Benincasa (2003) o fundamento da análise de crescimento é a medida sequencial da acumulação de matéria orgânica e a sua determinação é feita considerando a massa seca da planta. Esse tipo de análise baseia-se fundamentalmente no fato de que cerca de 90%, em média, da matéria seca acumulada pelas plantas, ao longo do seu crescimento, resultam da atividade fotossintética, e o restante pela absorção de nutrientes minerais. Podendo esse acúmulo de fitomassa ser estudada por medidas lineares (altura de planta, comprimento e diâmetro do caule, comprimento e largura de folha, comprimento de raiz, etc.); número de unidades estruturais (folhas, flores, frutos, raízes, e outros) e medidas de superfície (principalmente pela medição da superfície da lâmina foliar).

Fatores ambientais como a disponibilidade de água, de luz e de nutrientes, influenciam no crescimento de plantas. Com alteração do regime de luz ou nutricional, as espécies costumam mostrar alterações morfofisiológicas para maximizar o ganho de massa seca nas novas condições. Entre estas alterações morfofisiológicas estão variações na distribuição de biomassa entre raiz e parte aérea, na taxa de assimilação líquida de carbono e na razão de área foliar. Sob regime de luz não limitante as espécies tendem a favorecer o crescimento de raiz, a apresentar maiores taxas de crescimento e de assimilação líquida de carbono, a aproveitar melhor um aumento nutricional (OSUNKOYA *et al.*, 1994).

A determinação da área foliar é importante porque as folhas são as principais responsáveis pela captação da energia solar e pela produção de matéria orgânica através da

fotossíntese. Se a superfície foliar é conhecida e a alteração da massa seca da planta, durante certo período de tempo, é calculada, torna-se possível avaliar a eficiência das folhas e sua contribuição para o crescimento da planta (MAGALHÃES, 1985).

Segundo Costa (2004) a importância da área foliar no grupo ecológico adotada por uma planta fica evidente no fato de que muitas vezes plantas do estágio secundário são caracterizadas pelo tamanho de suas folhas, geralmente menores que as de plantas pioneiras, que se caracterizam por rápida expansão foliar e folhas de tamanho grande.

O aumento no tamanho das folhas pode estar relacionado a diversos aspectos do metabolismo da planta, como perda de água, interceptação da radiação luminosa e capacidade fotossintética, além de ser um importante determinante na resposta da planta quanto à produção de biomassa, visto que folhas em expansão são drenos importantes para o carbono fixado (FERRIS *et al.*, 2001).

Em relação ao crescimento da planta Imanã-Encimas *et al.* (2005) citam que o crescimento em altura se produz pela atividade da gema apical ou terminal, através da divisão celular, também chamado de crescimento primário. Esta variável altura da árvore produz a modificação mais notória do crescimento, especialmente na idade juvenil em que é fácil observar a rapidez da modificação em altura em períodos curtos de tempo; é avaliado medindo as alturas no início e no fim de um intervalo de tempo pré-definido. Por outro lado, em algumas árvores onde é possível realizar a análise de tronco pode-se determinar os correspondentes valores e índices de crescimento em altura. Já o crescimento do caule se refere ao aumento em diâmetro de uma árvore em um determinado período de tempo, também denominado de crescimento secundário. Em geral, primeiro a árvore cresce em altura e depois em diâmetro. É influenciado principalmente pelo espaçamento e pelos mesmos fatores que os apresentados para a altura.

Magalhães (1979) cita que a altura de plantas, o diâmetro caulinar e a área foliar são importantes no estudo do desenvolvimento de plantas, permitindo interpretar as diferenças de crescimento entre plantas devido ao genótipo e às condições do ambiente.

1.1.3 Fatores que Influenciam na Fisiologia Vegetal

1.1.3.1 Água

A disponibilidade de água é um dos fatores ambientais que mais influenciam a produtividade vegetal (BUCHANAN *et al.*, 2000). De todos os recursos de que as plantas precisam para o crescimento, a água é um dos mais limitantes para a produtividade, visto ser essencial aos diversos processos metabólicos das plantas, principalmente durante o período inicial de desenvolvimento (SOUZA *et al.*, 2001).

A água retida nos tecidos da planta é dependente do balanço entre a absorção de água do solo pelas raízes e a água perdida por transpiração. Disponibilidade de água no solo e outros fatores que reduzam a absorção e o transporte de água podem induzir uma deficiência hídrica nos tecidos. O principal fator que causa o estresse de falta de água nas plantas é a seca, que pode ser quase permanente em áreas desérticas, sazonal em áreas com estações definidas de chuva ou imprevisíveis como em climas muito úmidos (KRAMER, 1980).

Como resposta a deficiência hídrica, as plantas passam por mudanças fundamentais na relação da célula com a água e nos seus processos fisiológicos (PIMENTEL, 2005) e morfológicos (REIS *et al.*, 1988; CHAVES *et al.*, 2004), influenciando a sua capacidade de tolerar as condições adversas do meio.

O estresse hídrico por escassez de água ocorre quando a baixa disponibilidade de água afeta os processos fisiológicos (SILVA, 1998), como transpiração, fotossíntese, abertura estomática (FLEXAS *et al.*, 2002; CHAVES *et al.*, 2003; WRIGHT *et al.*, 2004). Segundo Flexas *et al.* (2002), o estresse hídrico é a principal causa de perdas na produtividade agrônoma e florestal.

De acordo com Nogueira *et al.* (2005), o efeito da deficiência hídrica sobre as plantas é complexo, não havendo um mecanismo universal de resistência à seca, pois as plantas respondem através de vários processos adaptativos à escassez de água como, por exemplo, através da capacidade de reduzir o potencial hídrico, aliada a adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas. Ainda, segundo esses autores, embora esses processos de resistência à seca sejam avaliados muitas vezes isoladamente, as espécies utilizam mecanismos associados para a sua sobrevivência em condições desfavoráveis de disponibilidade de água.

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) indica grau de hidratação de uma planta e, assim, pode representar o estresse hídrico ao que a planta está submetida (TAIZ e ZEIGER, 2004).

Medições do potencial hídrico foliar podem, também, fornecer informações que permitam identificar o status hídrico em que se encontram as plantas. Para a maioria das espécies, o potencial hídrico acompanha as variações diurnas da demanda evaporativa da atmosfera (KRAMER e BOYER, 1995).

O potencial de água da folha indica o seu estado energético, cujos gradientes explicam os fluxos da água no sistema solo-planta-atmosfera (BERGONCI *et al.*, 2000) de modo que, variações no potencial hídrico da folha podem afetar a assimilação do carbono da planta (HSIAO, 1973). Isto porque, se a planta perde água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte o potencial hídrico da folha diminui, levando ao fechamento dos estômatos e redução da fotossíntese. Presume-se que nos horários mais quentes do dia a condutância estomática diminua a ponto de evitar que o potencial hídrico da folha desça abaixo de níveis considerados críticos para a estabilidade do sistema de transporte de água (OREN *et al.*, 1999). O nível mínimo que o potencial hídrico pode atingir durante os horários de transpiração intensa depende tanto de fatores genéticos como de fatores ambientais (por exemplo, pré-aclimação a situação de estresse). Contudo, em situação de baixa disponibilidade de água no solo as plantas reduzem a perda de água ao reduzir a condutância estomática. Para favorecer a turgescência celular em situações de estresse hídrico, ocorrendo ajustes no metabolismo celular, o que contribui para a osmorregulação (SILVA *et al.*, 2004).

Segundo Taiz e Zeiger (2004), a resposta ao estresse limita o tamanho e o número de folhas, levando a redução no consumo de carbono e energia por esse órgão da planta, ocorrendo grande alocação de fotoassimilados para o sistema radicular. Observa-se, também, redução da expansão foliar, altura e diâmetro das plantas, resultando em perda da biomassa vegetal (GONÇALVES e PASSOS, 2000; SILVA *et al.*, 2001; CHAVES, 2001). As folhas que crescem durante o período de déficit hídrico não são apenas menores, mas podem apresentar condutância estomática baixa, mesmo quando a disponibilidade de água for restabelecida. As reduções na biomassa das folhas e área foliar das plantas podem ser resultado da queda das folhas, a depender da intensidade do déficit hídrico (TATAGIBA, 2006).

O efeito do estresse hídrico sobre o vegetal é muito variado e depende principalmente da intensidade a que a planta está submetida (BRUNINI e CARDOSO, 1998).

Embora a redução de perda de água possa representar uma vantagem imediata para prevenir a desidratação do tecido, esta, no entanto, pode afetar diretamente o balanço de calor sensível sobre o vegetal, e a absorção de CO₂ (BRUNINI e CARDOSO, 1998).

Percebe-se, assim, que a compreensão da adaptação e aclimatação de plantas ao déficit hídrico é de grande importância para avaliar a tolerância das plantas ao ambiente natural ou às condições controladas (LARCHER, 2004).

1.1.3.2 Luz

A luz é um dos fatores que influenciam o crescimento dos vegetais, por ser fonte primária de energia relacionada à fotossíntese (SILVA *et al.*, 2007). Dos fatores ambientais que podem ocasionar estresse em uma planta, altas temperaturas são importantes limitadores ambientais da sobrevivência e produtividade agrônômica e florestal (VELLINI *et al.*, 2008).

Pode ainda, influenciar no crescimento e reprodução de espécies tropicais. Respostas claras geralmente provocam alterações fisiológicas que são determinantes para a assimilação de CO₂ e otimização das trocas gasosas (SANDS, 1995). Por esta razão, os ambientes que são sombreados ou a pleno sol podem inibir o processo fotossintético, simplesmente porque há muito ou pouca luz e assim influenciar outros processos fisiológicos (ZHANG *et al.*, 2003).

As diferentes intensidades de luz podem promover mudanças na fisiologia e morfologia das plantas, que são características que resultam da interação entre a expressão dos genes e do ambiente (MORAES NETO e GONÇALVES, 2001).

O ambiente de luz em que a planta cresce é de fundamental importância, pois a adaptação das plantas a este ambiente depende do ajuste do seu aparelho fotossintético, de modo que a luminosidade ambiente seja utilizada da maneira mais eficiente possível. O sucesso na adaptação de uma espécie a ambientes com baixa ou alta radiação está associado à eficiência na partição dos fotoassimilados para diferentes partes da planta e na rapidez em ajustar variáveis morfofisiológicas no sentido de maximizar a aquisição dos recursos primários (DIAS-FILHO, 1997).

Plantas desenvolvidas exclusivamente à sombra têm capacidade limitada para aumentar as taxas de fotossíntese em ambientes de alta radiação devido à incapacidade de aumentar a atividade da rubisco, enquanto que em plantas desenvolvidas ao sol ocorre o contrário. Os fatores que limitam a fotossíntese variam de acordo com o regime de luz no ambiente de crescimento. Plantas desenvolvidas à sombra investem mais em complexos coletores de luz e plantas desenvolvidas ao sol, em proteínas e transporte de elétrons (LAISK *et al.*, 2005).

A estrutura da folha pode ser grandemente influenciada pelo nível de luz durante o crescimento. A capacidade de alterar a estrutura das folhas em resposta a diferentes níveis de

luz é um atributo comum das espécies que apresentam amplo potencial de aclimatação (BJORKMAN, 1981). As respostas dessas adaptações serão refletidas no crescimento global da planta. Assim, a eficiência do crescimento pode ser relacionada à habilidade de adaptação das plantas jovens às condições de intensidade luminosa do ambiente (SANTIAGO *et al.*, 2001).

Apesar da resposta das plantas frente à condição de luz não ser uniforme (GIVNISH, 1988), estudos sobre a ação da variação da luz na estrutura foliar podem fornecer informações importantes, auxiliando na escolha dos regimes de plantio mais adequados para otimizar a produção (JUNIOR *et al.*, 2009).

1.1.4 Influências do Estresse Hídrico e Luminoso no Crescimento e Comportamento de Espécies Vegetais

Plantas de feijão-caupi (Leguminosae) submetidas à deficiência hídrica que recebem reposição de 50% da água perdida por evapotranspiração não apresentaram danos no aparelho fotossintético. No entanto, plantas que recebem apenas 25% de água apresentaram reduções nos níveis de assimilação fotossintética, condutância estomática e transpiração (SILVA *et al.*, 2010).

Plantas jovens de *C. guianensis* são tolerantes ao estresse hídrico durante o período de 21 dias, e este comportamento se deve, principalmente, à eficiente na regulação estomática. A reidratação permite rápida recuperação das plantas jovens, o que demonstra boa plasticidade fisiológica dessa espécie, quando submetida ao estresse hídrico (GONÇALVES *et al.*, 2009).

A redução na disponibilidade de água no substrato afetou negativamente as taxas de fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs) e transpiração (E) de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação (VELLINI *et al.*, 2008).

Para Costa e Marengo (2007), as taxas de fotossíntese para andiroba (*Carapa guianensis*) apresentam valores mais elevados no início da manhã, quando o potencial hídrico da folha é mais alto. A correlação entre condutância estomática e fotossíntese foi positiva, porém baixa, demonstrando que as respostas dos estômatos às variações na luminosidade e umidade do ar são complexas. Observou-se ainda uma queda acentuada no potencial hídrico foliar, ao longo do dia, refletindo as variações diurnas da temperatura do ar e do déficit de pressão de vapor (DPV). Embora andiroba seja uma espécie de crescimento rápido, apresentou baixas taxas de fotossíntese em condições naturais de luminosidade, umidade do ar

e concentração de CO₂, evidenciando a complexidade de fatores envolvidos no acúmulo de biomassa da planta.

Machado *et al.* (2005) demonstraram que as taxas máximas de assimilação de CO₂ em três espécies de citrus estudadas são diferentes em função de diferenças na condutância estomática e na eficiência instantânea de carboxilação. A temperatura foliar afeta a taxa de assimilação de CO₂ por efeitos causados na condutância estomática e na eficiência de carboxilação. A queda da taxa de assimilação de CO₂ com o aumento do déficit de pressão de vapor foram maiores em função do aumento da temperatura foliar.

Folhas do terço superior de mudas de Eucaliptos que estiveram mais expostas à luz, transpiram mais que as folhas inferiores das plantas (folhas à sombra). Dessa forma, o processo da transpiração foi sensivelmente afetado em solo com deficiência hídrica (SILVA *et al.*, 2000).

O desenvolvimento do estresse hídrico elevado e os danos da radiação solar devem ser considerados como fatores que causam a mortalidade de mudas de *Engelmann spruce* quando transplantadas. O fechamento parcial dos estômatos na sombra foi induzido pela baixa umidade atmosférica e pouca luz, e poderia ser parcialmente responsável pela redução da mortalidade de mudas na sombra em comparação com as transplantadas em áreas de corte raso sem proteção que tiveram seus estômatos abertos em pleno sol e maiores taxas de sobrevivência (KAUFMANN, 1976).

A variação da temperatura do substrato, em plantas jovens de laranja 'Valência' enxertadas em limoeiro 'Cravo' (*Citrus limonia*) afetam a assimilação de CO₂, em consequência de fatores difusivos como a condutância estomática e o mesófilo, além de metabólitos da fotossíntese como a eficiência máxima de carboxilação e taxa máxima de regeneração de RuBP (FILHO *et al.*, 2009).

O déficit de pressão de vapor reduz significativamente o potencial hídrico foliar de matrizes de acerola. As respostas dos estômatos à demanda evaporativa da atmosfera e a disponibilidade hídrica do solo mostram que o fechamento estomático é um mecanismo sensível e destinado a reduzir o potencial hídrico nas plantas para suportar certos períodos de seca e que o aumento da resistência difusiva das matrizes, acompanhado do aumento da temperatura foliar foram mais evidentes na estação seca (NOGUEIRA *et al.*, 2000).

A exposição à alta irradiância submeteu as espécies *Carapa guianensis* e *Dipteryx odorata* ao estado de estresse. No entanto, *C. guianensis* apresentou melhores respostas a elevada irradiância, exibindo melhor desempenho do fotossistema II. Portanto, sob condições semelhantes de estresse lumínico, considera-se a *C. guianensis* como mais indicada para

plantios de produção ou de recuperação de áreas degradadas na Amazônia (GONÇALVES *et al.*, 2010).

Para Magalhães *et al.* (2009), folhas de acariquara (*Minuartia guianensis*) desenvolvidas à sombra sofrem fotoinibição severa e, em alguns casos, até foto-oxidação. Porém, a perda prematura de folhas é compensada pela produção de folhas novas com alta capacidade fotossintética. A produção de folhas novas fisiologicamente adaptadas ao novo ambiente é a principal estratégia de aclimação à alta irradiância dessa espécie.

Temperaturas superiores a 35 °C faz com que a taxa de assimilação de CO₂ diminua significativamente em plantas de espinafre (*Spinacia oleracea*). A eficiência máxima do fotossistema II (PSII) permaneceu inalterada até os 45 °C, diminuindo ligeiramente aos 50 °C devido a uma faixa de gel verde na matriz dos tilacóides isolando o calor de tensão, observado através do espectro de fluorescência emitido na folha (TANG *et al.*, 2007).

Evans e Caemmerer (2011), fazendo um reforço de fotossíntese demonstraram que a enzima Rubisco (açúcar 1,5 ribulose-bifosfato) usada por todas as plantas para fixar o dióxido de carbono pode catalisar ambas as reações de carboxilação e oxigenação. A reação de oxigenase leva à liberação de um-meio de carbono por dióxido de carbono e consome ATP e NADPH, o que poderiam em caso contrário, serem utilizados produtivamente para fixar mais carbono. A fotossíntese pode ser aumentada através do aumento das concentrações de dióxido de carbono de volta para a Rubisco, como em mecanismos utilizados pelas plantas C₄, cianobactérias e algas, ou através do enriquecimento da atmosfera, o que está acontecendo, como resultado do uso de combustíveis fósseis pelo ser humano. Para as autoras há muitas evidências demonstrando que as taxas fotossintéticas podem ser aumentadas em curto prazo pela resposta às crescentes concentrações atmosféricas de CO₂ e que o crescimento das plantas depende de como o carbono recém fixado é investido, para traduzir-se em maior fotossíntese, maior crescimento e produtividade das culturas.

Makino (2011) estudando fotossíntese, rendimento de grãos e utilização de nitrogênio em arroz e trigo, encontrou que o CO₂/O₂ específicos para a carboxilação e oxigenação não diferem entre as duas espécies estudadas e que a solubilidade do CO₂ na água diminui em altas temperaturas. Juntamente com isso, os baixos níveis de CO₂ atmosférico melhoram a fotorrespiração em temperaturas elevadas. Por isso, pressão de seleção para Rubisco com maior afinidade para CO₂ pode ser imposto sobre o arroz que se origina em regiões quentes. Em contraste, uma vez que a solubilidade do CO₂ na água aumenta em baixas temperaturas, a Rubisco pode ser mais importante em trigo cultivado em ambientes frios. Assim, Rubiscos de

ambas as espécies podem evoluir para melhorar o desempenho das plantas no seu habitat típico.

Alguns autores observaram que em plantios experimentais, plantas *Dipteryx odorata* e *Carapa guianensis* expostas a pleno sol apresentaram consideráveis taxas de sobrevivência e índices de crescimento em relação a outras espécies utilizadas em enriquecimento de capoeiras e, também, na recuperação de áreas degradadas na Amazônia (ALENCAR e ARAÚJO, 1980; CLAY *et al.*, 2000).

Stuhifauth *et al.* (1990) descobriram que o potencial hídrico foliar de plantas de *Digitalis lanata* EHRH diminuiu para -2,5 megapascals após suspensão da irrigação. Por ajuste osmótico, as folhas permaneceram túrgidas e totalmente expostas à radiação, mesmo em estresse hídrico severo. Devido à redução do estresse induzido na condutância estomática, as trocas de CO₂ estomática foram drasticamente reduzidas, enquanto a absorção e evolução de CO₂ total foram menos afetados. O fechamento estomático induziu um aumento na reassimilação de CO₂ interno. Essa "reciclagem do CO₂" consome uma quantidade significativa de energia luminosa sob a forma de ATP e equivalentes redutores. Como consequência, a demanda metabólica de energia luminosa é apenas reduzida em cerca de 40%, enquanto que a fotossíntese líquida é diminuída por cerca de 70% sob condições de estresse severo. Com a reciclagem do CO₂, fluxo de carbono, o volume de substrato enzimático e consumo de energia da luz foram mantidos em níveis elevados, o que possibilitou a planta se recuperar rapidamente após reidratação. A espécie *D. lanata* além de conservar água, a utiliza para dissipar o excesso de energia da luz e essencial para regular suas variações metabólicas.

Plantas jovens de *Dipteryx odorata*, com seis meses de idade crescendo em ambiente de sol, comparado com plantas crescendo em ambiente de sombra não apresentaram diferenças na fotossíntese máxima (A_{max}), condutância estomática (G_s) e transpiração (E). Provavelmente esta espécie apresente uma boa estratégia de aclimatação nos diferentes ambientes luminosos em tempo relativamente prolongado, utilizando a irradiância de forma eficiente com reflexos diretos sobre as respostas das trocas gasosas, apesar de serem submetidas à maior exposição de irradiância, as plantas tenham sofrido certo grau de estresse (MARENCO *et al.*, 2001).

Sagar e Briggs (1990), estudando os efeitos do estresse de luz em ervilhas (*Pisum sativum* L.), descobriram que em condições de pouca luz, a membrana polipeptídica do tilacóide foi alterada, com destaque para diversas proteínas de ligação de clorofila presente em quantidades diminuídas. A exposição fotooxidativo de luz que resultou na destruição de

mais de 70% de clorofila não levou a alterações nos padrões de RNA e proteína celular total. Esse tratamento levou ainda a alterações grosseiras na estrutura dos cloroplastos e dentro de 24 horas o plastídio, também foi visto como uma vesícula inchada com apenas restos da membrana presentes.

Arulanantham *et al.* (1990) estudando os fatores limitantes da fotossíntese e monitorando metabólitos nas folhas e as atividades das enzimas do ciclo de Calvin de três grupos beterraba (*Beta vulgaris* L.) tratadas com diferentes capacidades fotoquímicas, descobriram que a taxa de fotossíntese das folhas pode ser limitada pela capacidade de transporte de elétrons devido baixas concentrações de CO₂ no ambiente. Em segundo lugar, que esta limitação é imposta ao nível da regeneração RuBP ao invés de modulação da atividade da rubisco.

O nível de proteína RuBP carboxilase pode ser um fator limitante da fotossíntese em todo o ciclo de vida da folha de arroz. A diminuição da condutância foliar à difusão de CO₂ foi observada durante a senescência, mas essa mudança não foi estreitamente relacionada com a diminuição da fotossíntese. No entanto, o nível intercelular de CO₂ depende tanto da condutância foliar e da taxa fotossintética, e ainda que a interação entre as mudanças nos níveis de RuBP carboxilase e CO₂ intercelular é considerado um fator importante (MAKINO *et al.*, 1983).

Sisson e Caldwell (1976) em seus trabalhos sobre fotossíntese, respiração no escuro, e crescimento de *Rumex Patientia* L. expostas à irradiação ultravioleta, observaram que houve efeitos diretos da irradiância UV sobre os processos de expansão foliar, bem como da limitação de fotoassimilados. O potencial de aumento da radiação UV solar, diminuiu o crescimento e a produtividade de plantas sensíveis. O efeito direto da irradiância UV, reduziu as taxas fotossintéticas, diminuiu processos de expansão foliar, e também a respiração no escuro, uma vez que todos contribuem para a redução da economia de carbono na planta.

A condição de 50% de sombreamento pode ser recomendada para a formação de mudas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum, devido o seu melhor desempenho em altura, diâmetro, número de folhas e alocação de massa nas partes da planta (SILVA *et al.*, 2007).

Lima *et al.* (2010), analisando o crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento; observaram que o tratamento sob sol pleno afetou negativamente o crescimento de ambas as espécies. As mudas crescidas sob 50% e 80% de sombreamento apresentaram melhor desenvolvimento. Conforme o aumento do

sombreamento houve um decréscimo na razão clorofila a/b e um aumento nas concentrações de clorofila total e carotenóides totais.

As análises de variáveis biométricas tais como: taxa média de crescimento absoluto (TCA), a taxa média de crescimento relativo da massa seca (TCR_{MS}), a taxa de crescimento relativo da área foliar média (TCR_{AF}) e a taxa média assimilatória líquida (TAL) indicaram que a formação de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae) a pleno sol propicia melhores condições para o crescimento e o desenvolvimento (LIMA *et al.*, 2008).

Nakazono *et al.* (2001), ao observarem o crescimento inicial de *Euterpe edulis* em diferentes condições de sombreamento, constataram que as plantas expostas ao maior nível de luz apresentaram em média Área foliar ($160,60 \text{ cm}^2$) e Taxa Assimilatória Líquida ($0,16 \text{ mg.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$) maiores do que plantas submetidas a 2% de luz, onde a média de área foliar foi de $79,05 \text{ cm}^2$ e taxa assimilatória líquida de $0,03 \text{ mg.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$.

Plantas de *Tabebuia heptaphylla* (vell.) tol. expostas ao ambiente de sombra natural apresentaram menor desempenho vegetativo do que as demais condições de cultivo testadas (50% e 100% de luminosidade). A condição de 50% de luminosidade pode ser recomendada para a formação de mudas, no entanto, essa prática também pode ser realizada a pleno sol (SIEBENEICHLER *et al.*, 2000).

A aclimação de *S. tuberosum* em relação ao crescimento para condições de baixa temperatura com um ambiente de luz constante, resulta no aumento da capacidade do tecido fotossintético e que em ambientes com altos estresses de luz essa capacidade é reduzida, já o crescimento e o desenvolvimento em temperaturas relativamente baixas e altos estresses de luz, mostraram que *S. commersonii*, uma espécie selvagem, tem certa tolerância pois sua capacidade fotossintética foi bastante semelhante quando submetida aos dois tratamentos (STEFFEN e PALTA, 1989).

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo Geral

Estudar aspectos morfofisiológicos das espécies Graviola (*Annona muricata*), Cumaru (*Dipteryx odorata*) e Copaíba (*Copaifera langsdorffii*), submetidas a estresse hídrico e luminoso.

1.2.2 Objetivos Específicos

1. Avaliar o crescimento em altura e de área foliar nas espécies *Annona muricata* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. e *Copaifera langsdorffii* Desf. em diferentes níveis de luminosidade.

2. Analisar o comportamento fisiológico das espécies *A. muricata*, *D. odorata* e *C. langsdorffii* em resposta a dois níveis de água e luz.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi realizado no Viveiro da Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, cujas coordenadas geográficas são “2° 25’ 04.71” S e “54° 44’ 26.61” W, no Município de Santarém-PA. O viveiro tem 50 m de comprimento por 10 m de largura, duas casas de vegetação e capacidade para receber 20.000 mudas. Atualmente possui cerca de 3.000 mudas sendo cultivadas.

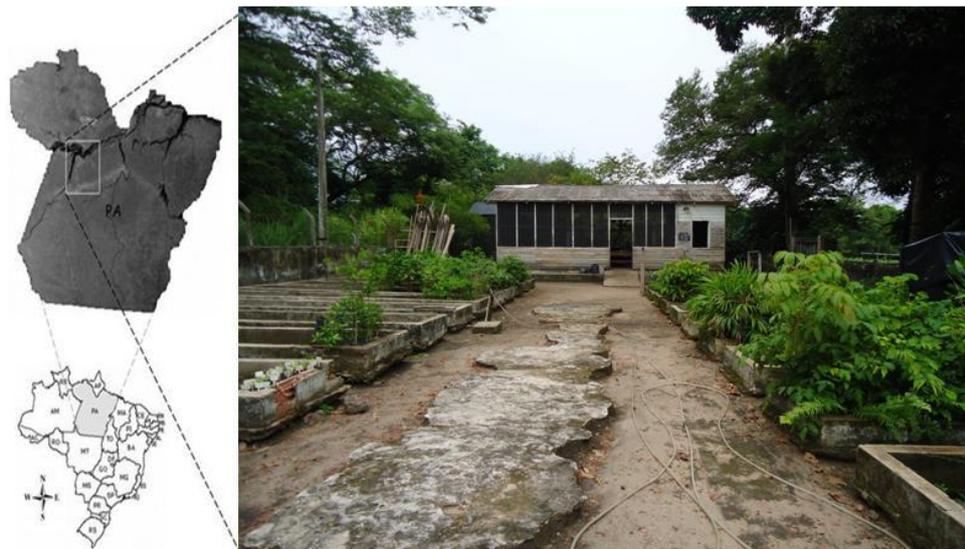


Figura 1 - Localização Geográfica do Viveiro da Universidade Federal do Oeste do Pará (Imagem: Google Earth, 2009). Em preto e branco, imagens dos mapas do Brasil e do Estado do Pará com destaque em retângulo para cidade de Santarém (disponível em: <http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>).

De acordo com IBAMA (2004), o clima da região é do tipo Ami segundo a classificação de Köppen. A temperatura do ar, em Santarém apresenta uma pequena variabilidade anual, estando às médias oscilando entre 25,4 °C a 27,1 °C. Os valores de umidade relativa do ar são elevados durante o ano todo, sendo a média de 86,7 %. O elemento meteorológico que apresenta maior variabilidade anual é a precipitação pluvial, sendo esta região caracterizada por apresentar dois períodos bem distintos: um chuvoso, que vai de dezembro a maio e outro menos seco, que se estende de julho a novembro. Os valores médios anuais oscilam em torno de 1920 mm (INMET, 2011).

2.2 COLETA DE DADOS

As coletas dos dados para o tratamento de estresse hídrico e luminoso foram feitas em junho de 2011, referente ao período chuvoso da região, sendo que das vinte plantas jovens de cada espécie, cinco foram colocadas em cada tratamento: 1- Plantas submetidas a pleno sol (100% de luz) e condições normais de oferta de água (240 ml H₂O.dia⁻¹); 2- Plantas submetidas a pleno sol e estresse hídrico (sem 240 ml H₂O.semana⁻¹); 3- Plantas submetidas a estresse luminoso (80% de sombreamento) e condições normais de oferta de água (240 ml de água.dia⁻¹) e 4- Plantas sob estresse hídrico (sem 240 ml H₂O.semana⁻¹) e luminoso (80% de sombreamento)

As variáveis medidas nas folhas maduras completamente expandidas, intactas, não destacadas e assintomáticas a problemas fitossanitários ou deficiências nutricionais foram: 1- taxa fotossintética ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), 2- condutância estomática ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), 3- transpiração ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), 4- temperatura foliar (°C). Sendo que, a medida em cada folha (repetição) a duração é de 4 minutos.

As medições estão sendo determinadas por meio de um sistema aberto, portátil, IRGA (*Infrared Gas Analyzer*), modelo LCPRO + ADC, realizadas em dois dias consecutivos das 8h30min.-10h30min. sob a seguinte condição: pressão atmosférica de 1.012 mBar, radiação fotossinteticamente ativa (PAR) de 1.500 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (constantes do aparelho) e carbono de referência 406 ppm.

Para as análises quantitativas de crescimento, as plantas de cada espécie foram postas em dois tratamentos luminosos (100% e 50% de luz), as medidas eram feitas no final da tarde (17 h), desde o mês de fevereiro até o mês de maio. O método foi baseado na análise das dimensões comprimento (C) e largura (L) das folhas e altura do caule das plantas. O comprimento das folhas foi definido como a distância entre o ponto de inserção do pecíolo no limbo foliar e a extremidade oposta da folha e a largura como a maior dimensão perpendicular

ao eixo do comprimento. A altura foi considerada o comprimento do caule desde o colo até o ápice de cada planta.

As dimensões foram aferidas manualmente com o auxílio de régua milimétrica para determinar o comprimento da nervura principal e largura das folhas (7 repetições por espécie), e trena para medir a altura das plantas, sendo que para o desenvolvimento foliar e de caule o intervalo entre medições foi de 7 dias.

Para a correção da área aparente foi utilizado 10 folíolos (novos, intermediários e maduros), que foram medidos comprimento e largura e posteriormente digitalizados para obtenção de área real que corresponde àquela medida. A Área real digitalizada foi medida com o auxílio do Programa de Determinador Digital de Áreas – DDA, versão 2.0 (FERREIRA *et al.*, 2008). A correção da área foi realizada por regressão linear entre área foliar medida e a área real (AR) obtida no programa, gerando uma equação de ajuste com fator de correção $AR = C \times L \times Fc$.

As variáveis observadas foram TCA (Taxa de Crescimento Absoluto) e TCR (Taxa de Crescimento Relativo) em Altura (126 dias para todas as espécies) e Área foliar (Graviola - 124 dias; Cumaru -60 dias e Copaíba -130 dias), sob condições de viveiro.

Os índices fisiológicos foram calculados de acordo com as seguintes fórmulas: $TCA = (Al_2 - Al_1)/t$; $TCR = (LnAl_2 - LnAl_1)/t$; $TCA = (Af_2 - Af_1)/t$; $TCR = (LnAf_2 - LnAf_1)/t$, onde Al = altura, Af = área foliar e Ln = logaritmo neperiano. A tabulação dos dados e as variáveis TCA, TCR de área foliar e caule foram calculadas, e suas médias retiradas através do Programa Excel 2007.

2.3 ANÁLISE DOS DADOS

Para análise de crescimento em altura e área foliar, as análises estatísticas foram determinadas pelo programa BioEstat. versão 5.0, através das Análises de Estatística Descritiva, Análises Multivariadas através do Teste de Hotelling e Bartlett (AYRES *et al.*, 2007).

Para o comportamento fisiológico de plantas sob estresse hídrico e luminoso, as análises estatísticas foram determinadas pelo programa BioEstat. versão 5.0, através das Análises de Estatística Descritiva, Análise Multivariadas através do Teste de Hotelling, Análise de Variância ANOVA para um critério (Teste Tukey) e fatorial (a x b x c) (AYRES *et al.*, 2007).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALENCAR, A. *et al.* Análise Multitemporal do Uso da Terra e Mudança de Vegetação em Antiga Área Agrícola da Amazônia. In: VIII SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE SENSORIAMENTO REMOTO, 1996, Salvador. **Anais...** Salvador, 1996. p. 4.

ALENCAR, J.C.; ARAUJO, V.C. Comportamento de espécies florestais amazônicas quanto à luminosidade. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 10, p. 435-444, 1980.

ALENCAR, J. C. Estudos Silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne – Leguminosae, na Amazônia Central. **Acta Amazônica**, v. 12, p. 75-89, 1982.

ALVAREZ *et al.* Análise de crescimento de duas cultivares de amendoim (*Arachis hypogaea* L.) **Acta Ciência Agronômica**, v. 27, n. 4, p. 611-616, 2005.

ANDRIGUETO, J. R.; NASSER, L. C. B.; TEIXEIRA, J. M. A. **Produção integrada de frutas: conceito, histórico e a evolução para o sistema agropecuário de produção integrada - SAPI.** Disponível em: <<http://www.agricultura.gov.br>>. Acesso em: dez. 2010.

ARAÚJO JÚNIOR, F. A. *et al.* Efeito do óleo de copaíba nas aminotransferases de ratos submetidos à isquemia e reperfusão hepática com e sem pré-condicionamento isquêmico. **Acta Cirúrgica Brasileira**, v. 20, n. 1, p. 93-9, 2005.

ARULANANTHAM, R.; RAO, M.; TERRY, N. Limiting Factors in Photosynthesis: VI. Regeneration of Ribulose 1,5-Bisphosphate Limits Photosynthesis at Low Photochemical Capacity. **Plant Physiol.**, v. 93, p. 1466-1475, 1990.

AYRES, M. *et al.* **Biostat 5.0: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biológicas e Médicas.** Belém-PA, 2007. 364p.

BALDOCHI, D. D.; LUXMOORE, R. J.; HATFIELD, J. L. Discerning the Forest from the trees: an essay on scaling canopy stomatal conductance. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 54, p. 197-226, 1991.

BARLOW, E. W. R. Water relations of the mature leaf. In: DALE, J. E.; MILTHORPE, F. L., (Ed.). **The growth and functioning of leaves.** Cambridge: University Press, 1983. p. 315-345.

BARROSO, G. M. *et al.* Annonaceae. 1978. Pp. 29-33. In: **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. São Paulo: LTC/EDUSP. 1978.

BARROSO, G. M. *et al.* **Sistemática das angiospermas do Brasil**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1991. 326 p.

BARROSO, G.M. *et al.* **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: Editora UFV. 1999. 305 p.

BASSOW, S. L.; MCCONNAUGHAY, K. D. M.; BAZZAZ, F. A. The response of temperate tree seedlings grown in elevated CO₂ to extreme temperature events. **Ecological Applications**, v. 4, n. 3, p. 593-603, 1994.

BATISTA, M. M. F. *et al.* Efeito da omissão de macronutrientes no crescimento, nos sintomas de deficiências nutricionais e na composição mineral em gravioleiras (*Annona muricata*). **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal-SP, v. 25, n. 2, 2003.

BENINCASA, Margarida M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. 2. ed. Jaboticabal: FUNEP, 2003. 364p.

BERGONCI, J. I. *et al.* Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 8, p. 1531-1540, 2000.

BERRY, J.; BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 31, p. 491-543, 1980.

BIELLENBERG DG, MILLER JD, BERG VS. Paraheliotropism in two *Phaseolus* species: combined effects of photon flux density and pulvinus temperature, and consequences for leaf gas exchange. **Environ. Exp. Bot.**, v. 49, p. 95-105, 2003.

BJORKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H. (Ed.). **Encyclopedia of plant physiology: physiological plant ecology I**. New York: Springer-Verlag, 1981. p. 57-107.

BOARDMAN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 355-377, 1977.

BORIES, C. *et al.* Antiparasitic activity of *Annona muricata* and *Annona cherimola* seeds. **Plant Med**, v. 57, p. 434-436, 1991.

BRANCH, L. C.; SILVA, I. M. F. "Folk Medicine of Alter do Chão, Pará, Brazil." **Acta Amazônica**, v. 13, p. 737–797, 1983.

BRUN, F. G. K. **Dinâmica do carbono orgânico em espécies arbóreas de uma floresta estacional decidual no rio grande do sul**. 2007. 206p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2007.

BRUNINI, O.; CARDOSO, M. Efeito do déficit hídrico do solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 7, p. 1053-1060, 1998.

BUCHANAN, B. B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. **Biochemistry e Molecular Biology of Plants**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2000. 1408p.

CALDAS, L. S. *et al.* Leaf heliotropism in *Pterodon pubescens*, a woody legume from the brasilian cerrado. **Rev. Bras. Fisiol. Veg.**, v. 9, p. 1-7, 1997.

CALDER, I. R. Water use of eucalyptus – a review. In: CALDER, I. R, HAAL, R. L.; ADLARD, P.G, (Ed.). **Growth and water use of forest plantations**. Chichester: John Wiley e Sons, 1992. 167-179 p.

CARVALHO, Paulo Ernani Ramalho. **Espécies arbóreas brasileiras**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2003.

CARVALHO, Paulo Ernani Ramalho. **Cumaru-ferro (*Dipteryx odorata*)**. Colombo-PR: Embrapa Informação Tecnológica, 2009.

CASE, M. "Climate change impacts in the Amazon: review of scientific literature (World Wildlife Fund – WWF)". In: 8th Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity. **Anais...** Curitiba, Brazil, 2006. p. 20-31.

CHATROU L. W.; RAINER H.; MAAS P. J. M. In **Annonaceae** (Soursop Family); Smith, N.; Mori, S. A.; Henderson, A.; Stevenson, D. W.; Heald, S. V, eds.; Princeton University Press: New Jersey, 2004. p. 18-20.

CHAVES, J. H. **Crescimento, fotossíntese e relações hídricas de clones de eucalipto sob diferentes regimes hídricos**. 2001. 106f. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2001.

CHAVES, J. H. *et al.* Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. **Revista Árvore**, v. 28, n. 3, p. 333-341, 2004.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, p. 239-264, 2003.

CLAY, J.W.; SAMPAIO, P.T.B.; CLEMENT, C.R. **Biodiversidade amazônica: exemplos e estratégias de utilização**. Manaus-AM: Programa de Desenvolvimento Empresarial e Tecnológico, 2000. 409 pp.

CORNIC, G. Drought stress and high effects on leaf photosynthesis. In : BAKER, N. R., BOWYER, J. R. (Ed.). **Photoinhibition of photosynthesis, from molecular mechanisms to the field**. Oxford: BIOS Cientific Publishers, 1994. p. 297-313.

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazônica**, v. 37, n. 2, p. 229-234, 2007.

COSTA, Paula Moreira Félix. **Efeitos da alta concentração de CO₂ sobre o crescimento e o estabelecimento de plântulas do jatobá de mata *Hymenaea courbaril* L. VAR. *stilbocarpa* (HEYNE) Lee e Langenheim (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae)**. Campinas, 2004. 88 f. Dissertação (mestrado em biologia celular e estrutural) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2004.

DENICH, M. **Estudo da importância de uma vegetação secundária nova para o incremento da produtividade do sistema de produção na Amazônia Oriental brasileira**. 1991. 284 p. Tese de Doutorado, Universidade Georg August de Göttingen, Eschborn-Alemanha, 1991.

DIAS-FILHO, M. B. Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. to contrasting light environments. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 32, n. 8, p. 789-796, 1997.

DIAS-FILHO, M. B. Physiological responses of two tropical weeds to shade. I. Growth and biomass allocation. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, n. 6, p. 945-952, 1999.

DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 3, p. 305-311, 2007.

DIXON, R. K. *et al.* **Process Modeling of Forest growth response to Environmental Stress**. Portland: Timber Press, 1990. 441p.

DONADIO, L. C.; NACHTIGAL, J. C.; SACRAMENTO, C. K. **Frutas exóticas**. Jaboticabal: FUNEP, 1998. 205 p.

DUNLAPP, J. M.; STETTLER, R. F. Variation in leaf epidermal and stomatal traits of *Populus trichocarpa* from two transects across the Washington Cascades. **Canadian Journal of Botany**, v. 79, p. 528-536, 2001.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL). **Espécies Arbóreas da Amazônia nº 7: Cumaru, *Dipteryx odorata***. 2004.

EVANS, JOHN R. e CAEMMERER, SUSANNE VON. Enhancing Photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 155, p. 19, 2011.

FALCÃO, M. de A.; LLERAS, E.; CONTE, L. A. M. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade, Graviola (*Annona muricata* L.) na região de Manaus. **Acta Amazônica**, v. 1, p. 27-32, 1982.

FERGUSON, H.; ESLICK, R. F.; AASE, J. K. Canopy temperatures of barley as influenced by morphological characteristics. **Agronomy Journal**, v. 65, n. 3, p. 425-428, 1973.

FERREIRA, G. C.; HOPKINS, M. J. G.; SECC, R. S. Contribuição ao conhecimento morfológico das espécies de leguminosae comercializadas no estado do Pará, como “angelim”. **Acta Amazônica**, v. 34, n. 2, p. 219-232, 2004.

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

FERREIRA, M. G. M. *et al.* Efeito do sombreamento na produção de mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Árvore**, v. 1, n. 2, p. 121-133, 1977.

FERRIZ, R., *et al.* Leaf area is stimulated in *Populus* by free air CO₂ enrichment (POPFACE), through increased cell expansion and production. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 305-315, 2001.

FILHO, J. R. M. *et al.* Variação da temperatura do substrato e fotossíntese em mudas de laranjeira 'Valência'. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 44, n. 9, p. 1118-1126, 2009.

FLEXAS, J. *et al.* Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions. **Functional Plant Biology**, v. 29, p. 461-471, 2002.

FLORES, A. S.; RODRIGUES, R. S. Diversidade de Leguminosae em uma área de savana do estado de Roraima, Brasil. **Acta bot. bras**, v. 24, n. 1, p. 175-183, 2010.

FLORES, T. J. Improving crop salt tolerance. **J. Exp. Bot.**, v. 55, p. 307-309, 2004.

FORSETH, I. N., EHLERINGER, J. R. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. II. Leaf movements, water relations and microclimate. **Oecologia**, v. 54, p. 41-49, 1982.

FREITAS, C. V.; OLIVEIRA, P. E. Biologia reprodutiva de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Rev. bras. Bot**, v. 25, n. 3, p. 311-321, 2002.

GATES, D. M. Leaf temperature and transpiration. **Agronomy Journal**, v. 56, p. 273-277, 1964.

GIVNISH, T. J. Adaptation to sun and shade: a wholeplant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 63-92, 1988.

GONÇALVES, J. F. C. *et al.* Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. **Braz. J. Plant Physiol**, v. 17, p. 325-334, 2005.

GONÇALVES, J. F. C. *et al.* Aspectos fisiológicos e bioquímicos de plantas da Amazônia. In: Higuchi, N.; Santos, J.; Sampaio, P. T. B.; Marengo, R. A.; Ferraz, J.; Sales, P. C.; Saito, M.; Matsumoto, S. (eds). **Projeto Jacaranda Fase II: Pesquisas Florestais na Amazônia Central**. Manaus-AM: INPA, 2003. p. 89-101.

GONÇALVES, J. F. de C.; SILVA, C. E.; GUIMARÃES, D. G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 44, n. 1, p. 8-14, 2009.

GONÇALVES, J. F. C. *et al.* Análise dos transientes da fluorescência da clorofila *a* de plantas jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 41, n. 1, p. 89-98, 2010.

GONÇALVES, M. R.; PASSOS, C. A. M. Crescimento de cinco espécies de eucalipto submetidos a déficit hídrico em dois níveis de fósforo. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 10, n. 2, p. 145-161, 2000.

GRAMACHO, K. P.; BEZERRA, L.; JUNQUEIRA, N. T. V. *Phytophthora sp.* em espécies da família anonácea. Pp. 91-99. In: E.D.M.N. LUZ; A.F. SANTOS; K. MATSUOKA e J.L. BEZERRA. **Doenças causadas por *Phytophthora* no Brasil**. Campinas: Livraria Rural, 2001.

HALL, A. E.; SCHULZE, E. D.; LANGE, O. L. Current perspectives of steady-state stomatal response to environmental. In: LANGE, O.L, (Ed.). **Walter and plant life**. Berlim: Springer, 1976. p.169-188.

HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, L. The effects of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand. **Plant Cell and Environment**, v. 25, n. 8, p. 1021-1030, 2002.

HOLT, J. S. Plant response to light: a potencial tool for weed management. **Weed Science**, v. 43, p. 474-482, 1995.

HOUGHTON, R. A. *et al.* Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. **Nature**, v. 403, p. 301-304, 2000.

HSIAO, T. C. Plant responses to water stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 24, p. 519-570, 1973.

IMAÑA-ENCIMAS, J.; SILVA G. F.; PINTO, J. R. R. **Idade e crescimento das árvores**. Brasília: Universidade de Brasília. Departamento de Engenharia Florestal, 2005. 43p. : il – (Comunicações técnicas florestais; v. 7, n. 1).

INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS (IBAMA). **Floresta Nacional do Tapajós: Plano de Manejo**. Belterra, Pará: IBAMA, 2004. 373pp.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA (INMET). **Dados Climatológicos da Cidade de Santarém-PA no ano de 2011: Estações Meteorológicas Automáticas**. Brasília, DF: INMET, 2011.

INOUE, M. T, RIBEIRO, F. A. Fotossíntese e transpiração de clones de *Eucalyptus sp* e *E. saligna*. **Revista do IPEF**, v. 40, p. 15-20, 1988.

JARVIS, P. G. e McNAUGHTON, K. G. Stomatal control of transpirations: scaling up from leaf to region. **Advances Ecological Research**, London, v. 15, p. 1-49, 1986.

JOLY, Aylthon Brandão. **Botânica: Introdução à Taxonomia Vegetal**. 13. ed. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 2002.

JUNIOR, A. E. *et al.* Variação na estrutura foliar de *Mikania glomerata* Spreng. (Asteraceae) sob diferentes condições de luminosidade. **Revista Brasil. Bot**, v. 32, n. 4, p. 749-758, 2009.

JUNQUEIRA, N. T. V. *et al.* **Graviola para exportação: aspectos fitossanitários**. Brasília: EMBRAPA, SPI, 1996. 67p. (Série Publicações Técnicas FRUPEX, 22).

KAUFMANN, Merrill R. Stomatal Response of Engelmann Spruce to Humidity, Light, and Water Stress. **Plant Physiol.**, v. 57, p. 898-901, 1976.

KLAR, A. E. Evapotranspiração. In: **A água no sistema solo-planta-atmosfera**. 2 ed. São Paulo: Nobel, 1984. 408 p.

KOSLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. **Physiology of woody plants**, 2. ed. San Diego: Academic Press, 1996, 411p.

KRAMER, P. J. Drought, stress, and the origin of adaptations. In: **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. (N.C. Turner, J.P. Kramer, eds.). Wiley: New York, 1980, p.7-20.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. San Diego: Academic Press, 1995. 495p.

LAISK, A. *et al.* Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. **Plant, Cell e Environment**, v. 28, p. 375-388, 2005.

LARCHER, Walter. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2004. 531p.

LAURANCE, W. F. M. A. *et al.* The future of the Brazilian Amazon: development trends and deforestation. **Science**, v. 291, p. 438-439, 2001.

LAW, R. D.; CRAFTS-BRANDNER, S. J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant Physiology**, v. 120, p. 173-182, 1999.

LEAL, J. R.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between fungus-growing ants (*Attini*) fruits and seeds in cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 170-178, 1998.

LEWIS, G. *et al.* **Legumes of the World**. Kew: Royal Botanic Gardens, 2005.

LIMA, A. L. S.; ZANELLA, F.; CASTRO, L. D. M. Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Amazônica**, v. 40, n. 1, p. 43 – 48, 2010.

LIMA, H. C.; CORREIA, C. M. B.; FARIAS, D. S. Leguminosae. In: M.P.M. de Lima; R.R. Guedes-Bruni (eds). **Reserva Ecológica de Macaé de Cima: Nova Friburgo-RJ: Aspectos Florísticos das Espécies Vasculares**. Jard. Bot. do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1994. p. 167-228.

LIMA, J. R. *et al.* Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). **Acta Amazônica**, v. 38, n. 1, p. 5-10, 2008.

LIMA, Maria Auxiliadora Coelho. O cultivo da gravioleira. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 26, n. 3, 2004.

LIMA, R. L. S. *et al.* Diagnose foliar da gravioleira (*Annona Muricata* L.): efeito da posição de ramos e folhas. **Ciência Agrotec**, v. 31, n. 5, p. 1320-1325, 2007.

LIMA, S. R. M. *et al.* In vivo and in vitro studies on the anticancer activity of *Copaifera multijuga* Hayne and its fractions. **Phytother. Res**, v. 17, p. 1048-1053, 2003.

LIMA, W. P. **Impacto ambiental do eucalipto**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1996. 301p.

LIN, M. J.; HSU, B. D. Photosynthetic plasticity of *Phalaenopsis* in response to different light environments. **Journal of Plant Physiology**, Amsterdam, v. 161, p. 1259-68, 2004.

LLOYD, J.; FARQUHAR, G. D. **Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees**. Philosophical Transactions and Royal Society of London. Series B, Biological sciences, v. 363, p. 1811, 2008.

LORENZI, Harri. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 1992. 382p.

LORENZI, Harri. **Árvores Brasileiras: Manual de identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. 1 ed. Editora Nova Odessa. São Paulo: Instituto Plantarum, 1998. 2v.

LORENZI, Harri. **Árvores Brasileiras: Manual de identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. 5 ed. Editora Nova Odessa. São Paulo: Instituto Plantarum, 2008. 1v.

LUDLOW, M. M. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In: TURNER, N. C. e KRAMER, P. J, (eds.). **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: John-Wiley, 1980. p. 123-138.

MAAS, P. J. M. *et al.* Annonaceae from central-eastern Brazil. **Rodriguésia**, v. 52, n. 80, p. 65-98, 2001.

MACHADO, E. C. *et al.* Trocas gasosas e relações hídricas em laranjeiras com clorose variegada dos citros. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 6, p. 53-57, 1994.

MACHADO, E. C. *et al.* Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 40, n. 12, p. 1161-1170, 2005.

MAGALHÃES, A. C. N. **Análise quantitativa do crescimento**. In: FERRI, M.G. (Coord.). Fisiologia vegetal. 1 ed. São Paulo: EPU/Ed. da Universidade de São Paulo. 1979. cap. 8, p. 331-350.

MAGALHÃES, A. C. N. **Análise de crescimento**. In: FERRI, M. G. Fisiologia vegetal. 2 ed. São Paulo: EPU, 1985. v. 1. p. 333-349.

MAGALHÃES, N. S.; MARENCO, R. A.; MENDES, K. R. Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiância. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 44, n. 7, p. 1331-1347, 2000.

MAKINO, A.; MAE, T.; OHIRA, K. Photosynthesis and Ribulose 1,5-Bisphosphate Carboxylase in Rice Leaves. **Plant Physiol.**, v. 73, p. 1002-1007, 1983.

MAKINO, Amane. Photosynthesis, Grain Yield, and Nitrogen Utilization in Rice and Wheat. **Plant Physiology**, v. 155, p. 125–129, 2011.

MANICA, Ivo. **Fruticultura - cultivo das anonáceas: ata – cherimólia – graviola**. Porto Alegre: EVANGRAF, 1994. 117p.

MARABESI, M. A. **Efeito do alto CO₂ no crescimento inicial e na fisiologia da fotossíntese em plântulas *Senna alata* (L.) Roxb.** 2007. 78p. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Vegetal e meio Ambiente) - Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, SP. 2007.

MARENCO, R. A.; GONÇALVES, J. F. C.; VIEIRA, G. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. **Tree Physiology**, v. 21, p. 1311-1318, 2001.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005, 451pp.

MARIN, F. R. *et al.* Solar radiation interception and its relation with transpiration in different Coffee Canopy layers. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 11, n. 1, 2003.

MARIN, Fábio Ricardo. **Evapotranspiração e Transpiração Máxima em Cafezal Adensado**. 2003. 118 f. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo, 2003.

MIELKE, M. S. **Regulação fisiológica e ambiental das trocas gasosas num plantio clonal de híbridos de *Eucalyptus grandis* Hill ex-Maiden**. 1997. 92 f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal), Universidade Federal de Viçosa, 1997.

MORAES NETO, S. P.; GONÇALVES, J. L. M. Efeitos da luminosidade sobre o estado nutricional de mudas de seis espécies arbóreas que ocorrem na Mata Atlântica. **Revista Árvore**, v. 25, p. 29-38, 2001.

NAKAZANO, E. M. *et al.* Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. Em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**. São Paulo, v. 24, n. 2, p. 173-179, 2001.

NEPSTAD, D. C. *et al.* A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. **Oikos**, v. 76, p. 25-39, 1996.

NOBEL, P. S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. San Diego: Academic press, 1991. 635p.

NOBRE, C. A.; SELLERS, P.; SHUKLA, J. Amazonian deforestation and regional climate change. **Journal of Climate**, v. 4, p. 957-988, 1991.

NOGUEIRA, R. J. M. C. Expressões fisiológicas da aceroleira (*Malpighia emarginata* D. C.). 1997. 205p. (Tese de Doutorado) - Universidade Federal de São Carlos, 1997.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B.; SILVA, E. C. Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. DE L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T.; (Ed.). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 2005. p. 22-31.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; MORAES, J. A. P. V.; BURITY, H. A. Curso diário e sazonal das trocas gasosas e do potencial hídrico foliar em aceroleiras. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 35, n. 7, p. 687-694, 2009.

OLIVEIRA, A. N.; AMARAL, I. L. do. Florística e fitossociologia de uma floresta de vertente na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. **Acta Amazônica**, v. 34, n. 1, p. 21- 34, 2004.

OLIVEIRA, A. F, CARVALHO, D.; ROSADO, S. C. S. Taxa de cruzamento e sistema reprodutivo de uma população natural de *Copaiba langsdorffii* Desf. na região de Lavras (MG) por meio de isoenzimas. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p. 331-338, 2002.

OREN, R. *et al.* Survey and synthesis of intra and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell and Environment**, v. 22, n. 12, p. 1515-1526, 1999.

OSUNKOYA, O. O. *et al.* 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. *et al.* Domestication of the Chilean guava (*Ugni molinae* Turcz), a forest understorey shrub, must consider light intensity. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 98, p. 71-84, 2003.

PASTENES, C.; PIMENTEL, P.; LILLO, J. Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in fieldgrown beans. **J. Exp. Bot.**, v. 56, p. 425-433, 2005.

PEARCE, D. W. *et al.* Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. **Tree Physiology**, v. 26, p. 211-218, 2006.

PIMENTEL, C. Respostas fisiológicas à falta d'água: limitação difusiva ou metabólica? In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. DE L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T.; (Ed.). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 2005. p. 13-21.

PINTO, A. M.; MORELLATO, L. P. C.; BARBOSA, A. P. Fenologia reprodutiva de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia Central. **Acta Amazônica**, vol. 38, n. 4, p. 643-650, 2008.

PINTO, M.; VARELA, V. P.; BATALHA, L. F. P. Influência do sombreamento no desenvolvimento de mudas de louro (*Licaria canela* (Meiss.) Kosterm.). **Acta Amazônica**, Manaus, v. 23, n. 4, p. 397-402, 1993.

PIZO, M. A.; PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants as seeds dispersers of flesh diaspores in Brazilian Atlantic Forests. In: FORGET, M. *et al.* (Eds.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**. Panama City: CAB International, 2005. p.315-329.

POLHILL, R. M. Papilionoideae. In: POLHILL, R. M.; RAVEN, P. H. (Ed.). **Advances in Legume Systematics part I**. Kew : Royal Botanic Gardens, 1981. p. 191-208.

QING, Z. M.; JING, L. G.; KAI, C. R. Photosynthesis characteristics in eleven cultivars of sugarcane and their responses to water stress during the elongation stage. **Proc. ISSCT**, v. 24, p. 642-643, 2001.

REIS, G. G.; REIS, M. G. F.; MAESTRI, M. Crescimento e relações hídricas de mudas de *Eucalyptus grandis* e *E. camaldulensis* em tubetes sob três regimes de irrigação. **Revista Árvore**, v. 12, n. 2, p. 183-195, 1988.

RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C. Some aspects of citrus ecophysiology in subtropical climates: re-visiting photosynthesis under natural conditions. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, p. 393-411, 2007.

RIOS, M. *et al.* **Benefícios das plantas da capoeira para a comunidade de Benjamin Constant, Pará, Amazônia Brasileira**. Belém: CIFOR, 2001. 54 p.

RODRIGUES, M. *et al.* O tucanuçu (*Ramphastos toco*) como agente dispersor de sementes de copaíba. **Melopsittacus**, v. 3, n. 1, p. 6-11, 2000.

SAGAR, Anurag D. e BRIGGS, Winslow R. Effects of High Light Stress on Carotenoid-Deficient Chloroplasts in *Pisum sativum*. **Plant Physiol.**, v. 94, p. 1663-1670, 1990.

SALATI, E. **Mudanças climáticas e o ciclo hidrológico na Amazônia**. pp. 153-172 In: V. Fleischresser (ed.), *Causas e Dinâmica do Desmatamento na Amazônia*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF. 2001. 436pp.

SAMPAIO, Paulo de Tarso B. Copaíba. **In: Biodiversidade amazônica: exemplos e estratégias de utilização** (W. Clay, P.T. Sampaio e C.R. Clement, (Eds.)). Manaus: INPA, 2000. p. 207-215.

SANDS, P. J. Modeling Canopy production II: From single-leaf photosynthetic parameters to daily canopy photosynthesis. **Aust. J. Plant Physiol**, v. 22, p. 603-614, 1995.

SANTIAGO, E. J. A. *et al.* Aspectos da Anatomia Foliar da Pimenta-Longa (*Piper hispidinervium* D.C.) sob Diferentes Condições de Luminosidade. **Ciênc. agrotec**, Lavras, v. 25, n. 5, p. 1035-1042, 2001.

SCHERIFF, D. W.; MUCHOW, R. C. The water relations of crops. Pp. 39-83. In: P. R. Goldsworthy e N.M. Fisher (Eds.), **The Physiology of Tropical Field Crops**. John Wiley e Sons, New York. 1984.

SCHLUTER, U. *et al.* Photosynthetic performance of an Arabidopsis mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, n. 383, p. 867-874, 2003.

SCHONGART, J. *et al.* Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. **Global Change Biology**, v. 10, n. 5, p. 683-692, 2004.

SHUKLA, J., NOBRE, C. A.; SELLERS, P. Amazon deforestation and climate change. **Science**, n. 247, p. 1322-1325, 1990.

SECRETARIA DE DESENVOLVIMENTO CIÊNCIA E TECNOLOGIA (SEDECT). **Análise Setorial do Comércio Exterior Paraense: Fruticultura**. Belém, PA: Diretoria de Apoio ao Comércio Exterior. 2010. 37 p.

SHARKEY, T. D. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. **The Botanical Review**, v. 51, p. 53-105, 1985.

SHIMIZU, J. Espécies não tradicionais para plantios com finalidades produtivas e ambientais: Silvicultura e usos. In: Espécies Não Tradicionais para Plantios com Finalidades Produtivas e Ambientais, 1., 1998, Curitiba. **Anais...** Curitiba: Embrapa Florestas, 1998. p.64-71.

SIEBENEICHLER, S. C. *et al.* Características morfofisiológicas em plantas de *Tabebuia heptaphylla* (vell.) tol. em condições de luminosidade. **Acta Amazônica**, v. 38, n. 3, p. 467 – 472, 2008.

SIEBKE, K. *et al.* Elevated CO₂ increases the leaf temperature of two glasshouse-grown C-4 grasses. **Functional Plant Biology**, v. 29, n. 12, p. 1377-1385, 2002.

SILVA, C. D. S. *et al.* Curso diário das trocas gasosas em plantas de feijão-caupi submetidas a deficiência hídrica. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 23, n. 4, p. 7-13, 2010.

SILVA, E. C. *et al.* Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia**, Série Botânica, v. 59, n. 2, p. 201-205, 2004.

SILVA, M. R. **Caracterização morfológica, fisiológica e nutricional de mudas de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden submetidas a diferentes níveis de estresse hídrico durante a fase de rustificação**. 1998. 105 f. Dissertação (Mestrado em Silvicultura) - Universidade do Federal do Paraná, Curitiba, 1998.

SILVA, R. R. *et al.* Desenvolvimento inicial de plântulas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum. sob influência de sombreamento. **Acta Amazônica**, v. 37, n. 3, p. 365-370, 2007.

SILVA, W. *et al.* Taxa transpiratória de mudas de Eucalipto em resposta a mudas de água no solo e à convivência com braquiária. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 35, n. 5, p. 923-928, 2000.

SILVA, W. *et al.* Taxa fotossintética líquida de *Eucalyptus citriodora* Hook e *E. grandis* W. Hill em respostas a níveis de água no solo e associação com *Brachiaria brizantha* Staf. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 23, n. 5, p. 1205-1209, 2001.

SIMS, D. A.; SEEMANN, J. R.; LUO, Y. Elevated CO₂ concentration has independent effects on expansion rates thickness of soybean leaves across light and nitrogen gradients. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. 320, p. 583-591, 1998.

SISSON, W. B.; CALDWELL, M. M. Photosynthesis, Dark Respiration, and Growth of *Rumex patientia* L. Exposed to Ultraviolet Irradiance (288 to 315 Nanometers) Simulating a Reduced Atmospheric Ozone Column. **Plant Physiol.**, v. 58, p. 563-568, 1976.

SKOLE, D.; TUCKER, C. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. **Science**, v. 260, p. 1905-1910, 1993.

SMITH, W. K.; BELL, D. T.; SHEPERD, K. A. Associations between leaf structure, orientation and sunlight exposure in five Western Australian communities. **American Journal of Botany**, v. 85, p. 56-63, 1998.

SOUZA, C. R.; SOARES, A. M.; REGINA, M. A. Trocas gasosas de mudas de videira, obtidas por dois porta-enxertos, submetidas à deficiência hídrica. **Pesq. agropec. bras**, Brasília, v. 36, n. 10, p. 1221-1230, 2001.

SOUZA, V. A. B. *et al.* Variabilidade de características físicas e químicas de frutos germoplasma de bacuri da região meio-norte do Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 23, n. 3, p. 677-683, 2001.

SPARKS, J. P.; BLACK, A. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. **Tree Physiology**, v. 19, p. 453-459, 1999.

STEFFEN, KENNETH L.; PALTA, JIWAN P. Growth and Development Temperature Influences Level of Tolerance to High Light Stress. **Plant Physiol.**, v. 91, p. 1558-1561, 1989.

STUHIFAUTH, T.; SCHEUERMANN, R.; FOCK, H. P. Light Energy Dissipation under Water Stress Conditions. **Plant Physiol.**, v. 92, p. 1053-1061, 1990.

TAIZ, Lincoln; ZEIGER, Eduardo. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artemed, 2004. 719p.

TAIZ, Lincoln; ZEIGER, Eduardo. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artemed, 2009. 848p.

TANG, Y. *et al.* Heat Stress Induces an Aggregation of the Light-Harvesting Complex of Photosystem II in Spinach Plants. **Plant Physiology**, v. 143, p. 629–638, 2007.

TATAGIBA, Sandro Dan. **Crescimento Inicial, Trocas Gasosas E Status Hídrico de Clones de Eucalipto sob Diferentes Regimes de Irrigação**. 2006. 111 p. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Federal do Espírito Santo, Espírito Santo, 2006.

TENHUNEN, J. D.; PEARCY, R. W.; LARANCE, O. L. Diurnal variation in leaf conductance gas exchange in natural environments. In: ZEIGER, E, FARQUHAR, G. e COWAN, I. (Ed.). **Stomatal function**. Stanford: Stanford University Press, 1987. p. 323-351.

VALLADARES, F.; PEARCY, R.W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 25-36, 1997.

VALOIS, A. C. C. **Benefícios e Estratégias de Utilização Sustentável da Amazônia**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2003.

VEIGA JUNIOR, V. F. *et al.* Phytochemical and anti-oedematogenic studies of commercial copaíba oils available in Brazil. **Phytother. Res**, v. 15, p. 476-480, 2001.

VEIGA JUNIOR, V. F., PINTO, A. C. O gênero *Copaifera* L. **Quim. Nova**, v. 25, p. 273-286, 2002.

VELLINI, A. L. T. *et al.* Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. **R. Árvore**, Viçosa-MG, v. 32, n. 4, p. 651-663, 2008.

WILLIS, J. C.; **A Dictionary of flowering plants and ferns**. 8th ed. Cambridge Press: Great Britain, 1973.

WISE, R. R. *et al.* Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. **Plant, Cell and Environment**, v.27, p.717-724, 2004.

WOJCIECHOWSKI, M. F. Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21st century perspective. In: KLITGAARD, B. B.; BRUNEAU, A. (Ed.). **Advances in legume systematics** 10. Kew : Royal Botanic Gardens, 2003. p.5-35.

WRIGHT, I. J. *et al.* Leaf trait relationships in Australian plant species. **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 551-558, 2004.

ZHANG, S.; KEPING, M.; LINGZHI, C. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. **Environ. Exp. Bot.**, v. 49, p. 121-133, 2003.

ZHANG, S. P. *et al.* Flexible and reversible responses to different irradiance levels during photosynthetic acclimation of *Ciprypedium guttatum*. **Journal of Plant Physiology**, Amsterdam, v. 164, p. 611-620, 2007.

Análise de crescimento de *Annona muricata* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. e *Copaifera langsdorffii* Desf. sob diferentes condições de luminosidade

Helton Luis Nina LAMEIRA¹, Patricia Chaves de OLIVEIRA²

RESUMO

O objetivo do trabalho foi avaliar a influência do sombreamento no crescimento em altura e área foliar das espécies *Annona muricata* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. e *Copaifera langsdorffii* Desf. As variáveis observadas foram TCA (Taxa de Crescimento Absoluto) e TCR (Taxa de Crescimento Relativo) em Altura (126 dias) e Área foliar (graviola-124, cumaru-60 e copaíba-130 dias) de plantas jovens, submetidas à restrição de Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR) por 4 meses (50% de luz) e pleno sol em condições de viveiro. A Análise Multivariada de forma conjunta por meio do Teste de Hotelling para comparação da TCA em altura e área foliar e TCR em área foliar de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba sob dois níveis luminosos mostrou que houve diferenças significativas ($p < 0,0001$) e TCR em altura ($p = 0,0382$). No entanto, o Teste de Hotelling específico a cada espécie, mostrou que Graviola apresentou melhores taxas de crescimento em altura e área foliar a 50% de luz ($p = 0,0039$), o contrário foi observado para cumaru ($p = 0,0166$). Para Copaíba, as taxas de crescimento em altura foram melhores a 100% de luz e área foliar a 50% de luz ($p = 0,0005$). O Teste de Bartlett mostrou coeficiente de semelhança ($\phi = 68,01\%$) quando as espécies estavam a pleno sol e dissemelhança ($\phi = 21,49\%$) a restrição de 50% de luz. A Análise de Regressão não mostrou um único padrão de crescimento nos diferentes níveis de sombreamento, uma vez que as espécies vegetais adquirem estratégias diferenciadas no seu comportamento morfofisiológico quando submetidas a estresses.

Palavras-chave: Espécies vegetais. taxa de crescimento absoluto. taxa de crescimento relativo. nível de sombreamento. comportamento morfofisiológico.

¹ Mestrando em Recursos Naturais da Amazônia, Bolsista CAPES do Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará, heltonina@yahoo.com.br

² Docente-orientadora, Instituto de Biodiversidade e Florestas, Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará, pchaves@ufpa.br

Growth analysis of *Annona muricata* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. and *Copaifera langsdorffii* Desf. under different luminosity conditions

Helton Luis Nina LAMEIRA¹, Patricia Chaves de OLIVEIRA²

ABSTRACT

The objective of this study was to evaluate the influence of shading on growth in height and leaf area of species *Annona muricata* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. and *Copaifera langsdorffii* Desf. The variables were TCA (Absolute Growth Rate) and TCR (Relative Growth Rate) in height (126 days) and leaf area (soursop-124, tonka bean- 60 and copaiba- 130 days) of young plants, subject to the restriction of photosynthetically active radiation (PAR) for 4 months (50% light) and full sun in nursery conditions. Multivariate analysis jointly by the Hotelling test for comparison of TCA in height and leaf area and TCR of leaf area in young plants of Graviola, Cumaru and Copaiba under two light levels showed significant differences ($p < 0,0001$) and TCR in height ($p = 0,0382$). However, the Hotelling test specific to each species, showed that Graviola presented better growth rates in height and leaf area to 50% of light ($p = 0.0039$), the opposite was observed for Cumaru ($p = 0,0166$). For Copaiba, rates of height growth were better to 100% of light and leaf area to 50% light ($p = 0,0005$). The Bartlett test showed similarity coefficient ($\phi = 68,01\%$) when the species were in full sun and dissimilarity ($\phi = 21,49\%$) the restriction of 50% of light. Regression analysis did not show a unique pattern of growth in different levels of shading, since the species plants have different strategies in their morphophysiological behavior when subjected to stress.

Keywords: Plant species. absolute growth rate. relative growth rate. level of shading. morphophysiological behavior.

¹ Mestrando em Recursos Naturais da Amazônia, Bolsista CAPES do Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará, heltonina@yahoo.com.br

² Docente-orientadora, Instituto de Biodiversidade e Florestas, Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará, pchaves@ufpa.br

INTRODUÇÃO

A compreensão de aspectos morfofisiológicos de determinadas espécies de interesse comercial, como as espécies *Annona muricata*, *Dipteryx odorata* e *Copaifera langsdorffii* são interessantes para serem implantadas em agroecossistemas amazônicos. Um maior conhecimento sobre crescimento e desenvolvimento de indivíduos jovens é importante e podem resultar em recursos florestais e frutíferos bastante valiosos.

Dentre as espécies com alto potencial econômico destaca-se o Cumaru (*Dipteryx odorata*) pertencente à família fabaceae. No Brasil, o cumaru ocorre na Região Amazônica, desde o Estado do Acre até o Maranhão, na floresta pluvial de terra firme e de várzea; além do estado do Mato Grosso (Lorenzi, 1998; Carvalho, 2009). O potencial econômico está nas sementes que produzem o óleo de cumarina com propriedades medicinais (EMBRAPA, 2004). Sua madeira é utilizada para construção civil, naval e fabricação de móveis (Lorenzi, 1998).

A copaíba (*Copaifera langsdorffii*) pertencente à família fabaceae. É uma árvore tropical de ampla distribuição no Brasil, ocorre em todos os estados do sudeste, centro-oeste, alguns estados da região norte e nordeste (Carvalho, 2003); além do estado do Paraná (Lorenzi, 2008). Seu potencial econômico está na madeira utilizada na construção civil, fabricação de móveis e peças torneadas; além disso, fornece um bálsamo ou óleo de copaíba com propriedades farmacológicas; potencial de uso do óleo na indústria de tintas, vernizes e perfumaria em geral (Sampaio, 2000).

A graviola (*Annona muricata*) é uma frutífera tropical amplamente cultivada no Brasil principalmente nas regiões norte, nordeste, centro-oeste e sudeste (Junqueira *et al.* 1996). Nos frutos está o maior potencial econômico, tanto pela utilização na forma natural como para produção de sucos, sorvetes, geléias e doces, destacando-se entre os frutos tropicais de maior interesse comercial (Gramacho *et al.* 2001). Suas folhas são também utilizadas na medicina popular no preparo de chás para disfunções hepáticas (Branch *et al.* 1983).

A luz pode ser um fator do ambiente que influencia no desenvolvimento vegetal e a exposição inadequada pode reduzir o vigor da planta e limitar o seu desenvolvimento por ser fonte primária de energia (Lima Júnior *et al.* 2006). Estudos relacionando a intensidade luminosa à produção de plantas jovens de espécies arbóreas de boa qualidade são de extrema importância para o desenvolvimento da atividade florestal, da fruticultura e para programas de conservação e reflorestamento (Monteiro e Ramos, 1997).

De acordo com Magalhães (1986), a análise de crescimento pode levar a compreensão das condições morfofisiológicas da planta em diferentes intervalos de tempo, permitindo

acompanhar a dinâmica da produtividade, avaliada por meio de índices fisiológicos. É um método utilizado na investigação dos efeitos ambientais sobre o crescimento e desenvolvimento, como a adaptabilidade das espécies em ecossistemas diversos, efeitos de competição, diferenças genotípicas da capacidade produtiva além da influência das práticas agronômicas. Afirma, ainda, que a determinação da área foliar é importante, pois as folhas são as responsáveis pela captação de energia solar e produção de matéria orgânica, através da fotossíntese.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o crescimento em altura e de área foliar nas espécies *Annona muricata* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. e *Copaifera langsdorffii* Desf. em diferentes níveis de sombreamento.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado no período de fevereiro a maio de 2011, no Viveiro da Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, cujas coordenadas são “2° 25’ 04,71” S e “54° 44’ 26,61” W no Município de Santarém-PA. De acordo com IBAMA (2004), o clima da região é do tipo Ami segundo a classificação de Köppen. Santarém apresenta uma pequena variabilidade anual de temperatura com médias oscilando entre 25,4 °C a 27,1 °C. Os valores de umidade relativa do ar são elevados durante o ano todo, sendo a média de 86,7% e a precipitação pluvial com médias anuais oscilando em torno de 1920 mm (INMET, 2011).

As plantas jovens foram adquiridas do Viveiro Tapajós, Belterra-PA. Foram utilizados 20 indivíduos de cada espécie, com seis meses de idade cultivadas, sob sombrite 50% (malha de 3 cm). As plantas estavam em saco preto de polietileno, contendo aproximadamente 1,5 kg de substrato orgânico. A identificação das mesmas foi feita pelo Laboratório de Botânica-Herbário da Empresa Brasileira de Pesquisa e Agropecuária da Amazônia Oriental.

A composição química do substrato utilizado para o desenvolvimento das plantas jovens foi: granulometria: areia grossa – 153 g.kg⁻¹, areia fina – 85 g.kg⁻¹, silte – 483 g.kg⁻¹ e argila total – 280 g.kg⁻¹; pH (H₂O) – 5.3 e Fertilidade: Nitrogênio total – 1,12%, fósforo – 150 mg.dm⁻³, potássio – 108 mg.dm⁻³, cálcio – 9,2 cmol_c.dm⁻³, cálcio + magnésio – 12,6 cmol_c.dm⁻³ e alumínio – 0,1 cmol_c.dm⁻³ (EMBRAPA, 2011).

Os tratamentos foram em número de dois, representados por dois níveis de sombreamento (0% e 50%), com medidas feitas no final da tarde (17 h). O sombreamento foi determinado com tela plástica preta (sombrite) para a restrição de Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR).

Em ambos os tratamentos, os indivíduos foram dispostos em número de 10 por espécie e distantes 30 cm uma das outras e sob uma armação de madeira revestida de plástico transparente; no tratamento em que foi aplicado o sombreamento, a estrutura foi revestida com sombrite tanto na parte superior como nas laterais. Cada armação foi dimensionada em 1 m de largura x 3 m de comprimento na base e 2 m de altura. As armações foram colocadas em uma área aberta do viveiro para garantir que o sombreamento fosse determinado somente pelo sombrite e que também não haveria a passagem de água das chuvas, por isso as plantas eram irrigadas todos os dias com 240 ml de água; medida esta, que atingia a capacidade de campo do substrato.

Para a análise de área foliar, as medidas foram feitas a cada 7 dias e os tratamentos constituídos de 7 repetições no sentido de padronizar as quantidades de folhas jovens de cada espécie no momento do início do experimento, cada repetição correspondia a uma folha de cada planta jovem. As folhas foram destacadas com barbante vermelho na inserção do pecíolo com o caule e medições com a ajuda de uma régua milimétrica para a retirada do comprimento e da largura. O comprimento foi definido como a distância entre o ponto de inserção do pecíolo, no limbo foliar, e a extremidade oposta da folha e a largura como a maior dimensão perpendicular ao eixo do comprimento.

Para a correção da área aparente foram utilizados 10 folíolos (novos, intermediários e maduros), que foram medidos comprimento e largura e posteriormente digitalizados para obtenção de área real que corresponde àquela medida. A Área real digitalizada foi medida com o auxílio do Determinador Digital de Áreas – Programa DDA, versão 2.0 (Ferreira *et al.* 2008). A correção da área foliar foi realizada por regressão linear entre área foliar medida e a área real (AR) obtida no programa, gerando uma equação de ajuste com fator de correção $AR = C \times L \times Fc$ ($AR/C \times L$).

Para a análise em altura, as medidas foram feitas a cada 7 dias e os tratamentos constituídos de 10 repetições, cada repetição correspondia a uma planta jovem de cada espécie. A altura da planta, obtida por meio da medida do comprimento do caule, utilizou-se uma trena e mediu-se o comprimento do caule desde o colo (marcado com caneta permanente) até o seu ápice (meristema apical).

As variáveis observadas foram TCA (Taxa de Crescimento Absoluto) e TCR (Taxa de Crescimento Relativo) em altura (126 dias para todas as espécies) e área foliar (Graviola -124 dias; Cumaru -60 dias e Copaíba -130 dias) em plantas com 11 meses de idade, sob condições de viveiro.

Os índices fisiológicos foram calculados de acordo com as seguintes fórmulas: $TCA = (H_2 - H_1)/t$; $TCR = (\ln H_2 - \ln H_1)/t$; $TCA = (Af_2 - Af_1)/t$; $TCR = (\ln Af_2 - \ln Af_1)/t$, onde H = altura, Af = área foliar e \ln = logaritmo neperiano. A tabulação dos dados e as variáveis TCA, TCR de área foliar e caule foram calculadas, e suas médias retiradas através do Programa Excel 2007. As análises estatísticas foram determinadas pelo programa BioEstat. versão 5.0, através das Análises de Estatística Descritiva, Análises Multivariadas através do Teste de Hotelling e Bartlett (AYRES *et al.* 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Plantas jovens de *D. odorata* e *C. langsdorffii* expostas ao tratamento de 50% tiveram reduções nas taxas de crescimento absoluto e relativo em altura quando comparadas com plantas a pleno sol. Porém, nas plantas de *A. muricata*, as maiores taxas de crescimento absoluto e relativo em altura foram observadas sob sombreamento de 50% de luz, aos 126 dias de observação, em condições de viveiro (Figura 1A e 1B). Tais resultados indicam que o sombreamento, seja ele, através de uma estrutura de plástico preta (sombrite) ou por competição com outras espécies vegetais em campo, pode influenciar ou beneficiar o crescimento de plantas jovens que sejam de interesse econômico ao pequeno agricultor.

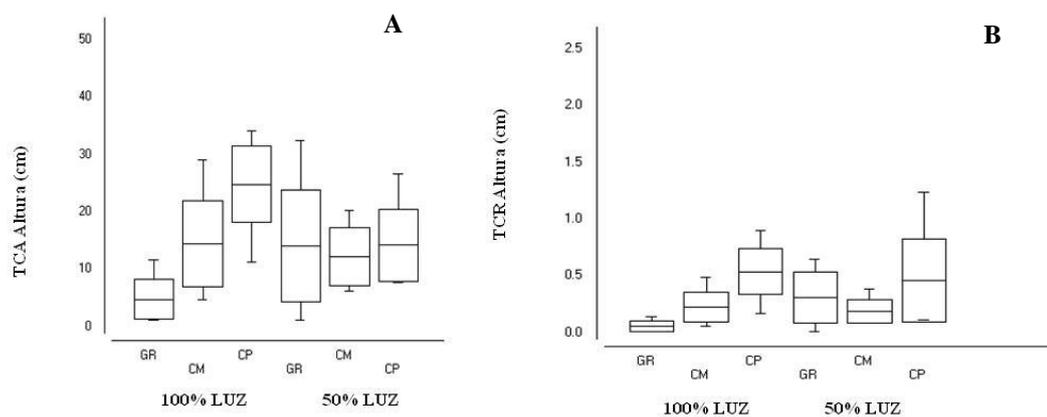


Figura 1. Taxa de Crescimento Absoluto (TCA) – **A** e Taxa de Crescimento Relativo (TCR) – **B** em altura de plantas jovens de Graviola (GR), Cumaru (CM) e Copaíba (CP) em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).

A Análise Multivariada a partir da aplicação do Teste de Hotelling (Tabelas 1 e 2) revelou diferenças significativas através da análise conjunta das variáveis estudadas (TCA e TCR em altura) nas três espécies estudadas (*D. odorata*, *C. langsdorffii* e *A. muricata*)

submetidas a duas condições luminosas (100% e 50% de luz). Plantas jovens de Cumaru e Copaíba cultivadas em ambientes a 100% de luminosidade apresentaram melhor crescimento em altura do que plantas de graviola de acordo com as taxas de crescimento absoluto e relativo. A intensidade luminosa favoreceu o crescimento de Cumaru e Copaíba, que sob maior disponibilidade de luz, tendem a aumentar a fotossíntese, aumentando o teor de carboidratos nas folhas e proporcionando maior crescimento nas plantas (Siebeneichler *et al.* 2008).

Por outro lado, a espécie Graviola apresentou estratégia diferenciada de Cumaru e Copaíba, que sob restrição de 50% de luz aumentou suas taxas de crescimento absoluto e relativo em altura. Osunkoya e Ash (1991) e King (1994) relataram que um maior crescimento em altura de plantas em ambientes sombreados é bastante comum, podendo ser atribuída a um maior investimento no alongamento celular, visando uma busca maior por luz.

Tabela 1. Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação da Taxa de Crescimento Absoluto (TCA - cm.dias^{-1}) em Altura de plantas jovens de Graviola, Cumaru, Copaíba em condições de viveiro, sob duas condições de luminosidade (100% e 50% de Luz).

Espécie	Graviola	Cumaru	Copaíba
Amostra 1: (100% Luz) média =	4,78	15,38	25,22
tamanho =	9	9	9
Amostra 2: (50% Luz) média =	14,11	12,13	14,18
tamanho =	10	10	10
(p) =	< 0,0001	---	---

Tabela 2. Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação da Taxa de Crescimento Relativo ($\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em Altura de plantas jovens de Graviola, Cumaru, Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).

	Graviola	Cumaru	Copaíba
Amostra 1: (100% Luz) média =	0,06	0,24	0,56
tamanho =	9	9	9
Amostra 2: (50% Luz) média =	0,31	0,19	0,46
tamanho =	10	10	10
(p) =	0,0382	---	---

Com relação ao crescimento de área foliar, os resultados mostraram que as espécies tiveram um comportamento diferenciado quanto a sua ontogênese foliar (*A. muricata* foi de 124 dias, *D. odorata* de 60 dias e *C. langsdorffii* de 130 dias). No entanto, a taxa de crescimento absoluto e relativo de área foliar para Graviola e Copaíba foram maiores num nível de sombreamento a 50% de luz, o inverso foi observado para Cumaru, demonstrando que as espécies adquirem estratégias diferenciadas para ajustarem seus tecidos foliares sob um ambiente pleno (100% de luz) e de restrição (50% de luz) de luz (Figura 2A e 2B).

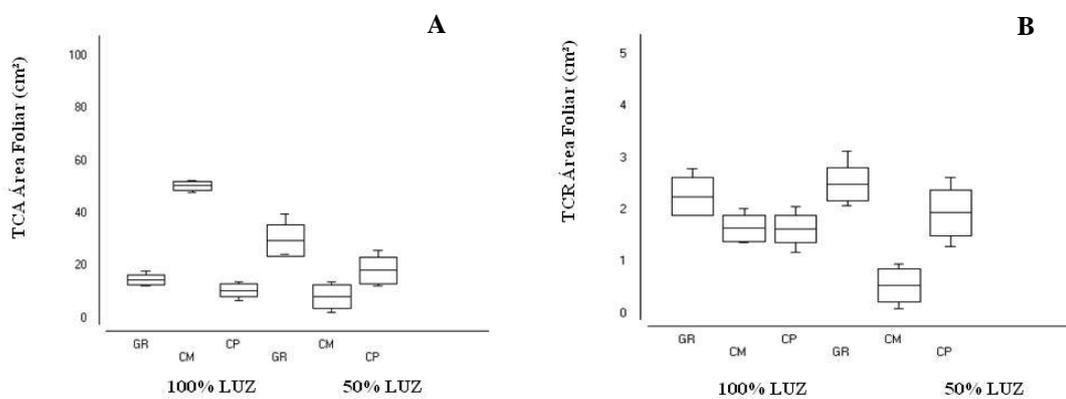


Figura 2. Taxa de Crescimento Absoluto (TCA) – **A** e Taxa de Crescimento Relativo (TCR) – **B** em Área Foliar de plantas jovens de Graviola (GR), Cumaru (CM) e Copaíba (CP) em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).

A Análise Multivariada a partir da aplicação do Teste de Hotelling demonstrou que TCA e TCR de área foliar de *Dipteryx odorata*, *Copaifera langsdorffii* e *Annona muricata*, diferiram significativamente quando submetidas a dois níveis de sombreamento (100% e 50% de luz), mostrando que a espécie *Dipteryx odorata* apresentou crescimento de área foliar maior a 100% de luz quando comparado com *Annona muricata* e *Copaifera langsdorffii* que tiveram melhor área foliar a 50% de luz. Sugerindo que, sob restrição de luz Graviola e Copaíba apresentaram um comportamento foliar diferenciado em relação a Cumaru, uma vez que, necessitam expandir suas superfícies foliares no sentido de maximizar a alocação de fotossimilados sob um ambiente experimental com redução de luz (Tabelas 3 e 4).

Tabela 3. Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação da Taxa de Crescimento Absoluto (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$) em Área Foliar de plantas jovens de Graviola, Cumaru, Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).

Espécies	Graviola	Cumaru	Copaíba
Amostra 1: (100% Luz) média =	14,60	43,34	10,68
tamanho =	7	7	7
Amostra 2: (50% Luz) média =	29,54	8,29	18,20
tamanho =	7	7	7
(p) =	< 0,0001	---	---

Tabela 4. Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação da Taxa de Crescimento Relativo (TCR - $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em Área Foliar de plantas jovens de Graviola, Cumaru, Copaíba em condições de viveiro, sob dois tratamentos luminosos (100% e 50% de Luz).

Espécies	Graviola	Cumaru	Copaíba
Amostra 1: (100% Luz) média =	2,26	1,64	1,63
tamanho =	7	7	7
Amostra 2: (50% Luz) média =	2,50	0,54	1,95
tamanho =	7	7	7
(p) =	< 0,0001	---	---

A Análise Multivariada a partir da aplicação do Teste de Bartlett mostrou que sob 100% de luz, as espécies em conjunto, apresentam um comportamento fisiológico muito semelhante quando se leva em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA e TCR de altura e área foliar) com coeficiente máximo de verossimilhança ($\Phi = 68.01\%$). Enquanto que sob 50% de luz apresentaram dissemelhança com ($\Phi = 21.49\%$) (Tabelas 5 e 6).

Em razão de estratégias similares ocorridas no comportamento em altura entre as espécies *D. odorata* e *C. langsdorffii*, do ponto de vista operacional, plantas na condição a pleno sol, podem ser mais viáveis economicamente, devido à redução de custos com instalações, principalmente de viveiros para produção de mudas. Uma vez que, Cumaru é uma

espécie clímax de crescimento rápido e demandante de luz, ao contrário de Copaíba que possui crescimento secundário, porém com rápido crescimento inicial e posteriores reduções nos índices de estabelecimento, necessitando expandir suas superfícies foliares na captação por fotoassimilados (Ferraz *et al.* 2004; Duboc, 2005).

Embora a Graviola seja uma frutífera tropical de crescimento rápido, as melhores taxas de crescimento se deram a 50% de Luz, mostrando que a espécie pode sofrer fotoinibição quando submetida a altas irradiâncias e diferenças morfofisiológicas em relação às espécies Cumaru e Copaíba. A condição de 50% de sombreamento proporcionou em plantas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum., melhor desempenho em altura, diâmetro, número de folhas e alocação de massa (Silva *et al.* 2007).

Tabela 5. Análise Multivariada por meio do Teste de Bartlett para comparação de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba, levando em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA (cm.dias⁻¹) e TCR (cm.cm⁻¹.dias⁻¹) em altura; TCA (cm².dias⁻¹) e TCR (cm².cm⁻².dias⁻¹) em área foliar, em condições de viveiro sob 100% de luz.

	VARIÁVEIS			
	TCA Altura (cm.dias ⁻¹)	TCR Altura (cm.cm ⁻¹ .dias ⁻¹)	TCA Área Foliar (cm ² .dias ⁻¹)	TCR Área Foliar (cm ² .cm ⁻² .dias ⁻¹)
Matriz T	2941,4920	65,1428	523,3516	-38,7932
	65,1428	1,6582	-2,4813	-0,5566
	523,3516	-2,4813	10057,5213	248,0962
	-38,7932	-0,5566	248,0962	24,8502
Matriz W	1244,8460	22,7151	972,3271	-0,1261
	22,7151	0,5799	17,1399	0,3297
	972,3271	17,1399	5876,8400	276,8906
	-0,1261	0,3297	276,8906	23,5940
Phi =	68,01	---	---	---
(p) =	< 0,0001	---	---	---

Tabela 6. Análise Multivariada por meio do Teste de Bartlett para comparação de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba, levando em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA (cm.dias⁻¹) e TCR (cm.cm⁻¹.dias⁻¹) em altura; TCA (cm².dias⁻¹) e TCR (cm².cm⁻².dias⁻¹) em área foliar, em condições de viveiro sob 50% de luz.

	VARIÁVEIS			
	TCA Altura (cm.dias ⁻¹)	TCR Altura (cm.cm ⁻¹ .dias ⁻¹)	TCA Área Foliar (cm ² .dias ⁻¹)	TCR Área Foliar (cm ² .cm ⁻² .dias ⁻¹)
Matriz T	1472,3787	42,5133	1017,3451	108,3617
	42,5133	2,1415	36,2910	4,2033
	1017,3451	36,2910	4268,6386	349,3564
	108,3617	4,2033	349,3564	34,0139
Matriz W	1445,2860	39,7946	873,6393	92,7324
	39,7946	1,7678	27,7738	2,9372
	873,6393	27,7738	3160,9379	248,7682
	92,7324	2,9372	248,7682	24,0921
Phi =	21,49	---	---	---
(p) =	0,0060	---	---	---

A Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling mostrou haver diferenças significativas ($p=0,0039$) para comparação de plantas jovens de Graviola, levando em consideração quatro variáveis (TCA e TCR em altura e área foliar), sob duas condições luminosas (100% e 50% de luz). A espécie apresentou melhores taxas de crescimento absoluto e relativo em altura e área foliar a 50% de luz (Tabela 7), demonstrando ser uma espécie que sob restrição de PAR apresenta importante mecanismo de adaptação, voltada ao crescimento rápido quando sombreada para escapar às condições de baixa intensidade luminosa (Moraes Neto *et al.* 2000); além de expandir o limbo foliar para maior captação de luz. Para Lima *et al.* (2010), a maior média para altura de plantas de *Hymenaea courbaril* (Jatobá) foi obtida com nível de sombreamento de 50%. Siebeneichler *et al.* (2008) trabalhando com *Tabebuia heptaphylla* observaram que plantas cultivadas em ambiente de 50% de luminosidade apresentam melhor crescimento em altura e que há uma tendência de que a área foliar seja maior também sob a mesma condição.

Tabela 7. Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação de plantas jovens de Graviola, levando em consideração quatro variáveis (TCA - cm.dias^{-1} e TCR $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em altura; (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$ e TCR - $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em área foliar, sob duas condições luminosas (100% e 50% de luz).

Tratamentos	VARIÁVEIS			
	TCA Altura (cm.dias^{-1})	TCR Altura ($\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$)	TCA Área Foliar ($\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$)	TCR Área Foliar ($\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$)
100% Luz	6,47	0,08	10,22	1,58
tamanho =	10	10	10	10
50% Luz	14,11	0,31	20,67	1,75
tamanho =	10	10	10	10
(p) =	0,0039	---	---	---

Para a espécie Cumaru, o Teste de Hotelling também mostrou diferenças significativas ($p=0,0166$) para comparação de plantas jovens sob duas condições luminosas (100% e 50% de luz) e levando em consideração quatro variáveis (TCA e TCR de altura e área foliar) (Tabela 8). A espécie *Dipteryx odorata*, tendem a aumentar a fotossíntese sob maior disponibilidade de luz, ocorrendo um aumento no teor de carboidratos nas folhas via estômatos, que influenciou na elevação da superfície foliar e que também contribuiu com um melhor crescimento em altura. Uchida e Campos (2000) descobriram que mudas de Cumaru apresentam melhor vigor e crescimento a pleno sol e que o excesso de sombra prejudicou o crescimento. Lima *et al.* (2008) descobriram que plantas jovens de *Caesalpinia ferrea* cultivadas a pleno sol propicia melhores condições de crescimento e desenvolvimento.

Tabela 8. Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação de plantas jovens de Cumaru, levando em consideração o conjunto de quatro variáveis (TCA - cm.dias^{-1} e TCR - $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em altura; (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$ e TCR - $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em área foliar, sob duas condições luminosas (100% e 50% de luz).

Tratamentos	VARIÁVEIS			
	TCA Altura (cm.dias^{-1})	TCR Altura ($\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$)	TCA Área Foliar ($\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$)	TCR Área Foliar ($\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$)
100% Luz	14,47	0,23	33,78	1,15
tamanho =	10	10	10	10
50% Luz	12,13	0,19	5,80	0,38
média =	10	10	10	10
tamanho =	10	10	10	10
(p) =	0,0166	---	---	---

O Teste de Hotelling demonstrou haver diferenças significativas ($p=0,0005$) para comparação entre plantas jovens de *Copaíba* submetidas a duas condições luminosas (100% e 50% de luz), levando em consideração quatro variáveis (TCA e TCR de altura e área foliar). A TCA e TCR em altura foram melhores a 100% de luz e que a TCA e TCR de área foliar foram mais expressivas a 50% de Luz (Tabela 9). Assim como, a espécie *D. odorata*, *C. langsdorffii* obteve melhores taxas de crescimento em altura a pleno sol. Demonstrando ser uma espécie que reduz seu crescimento sob restrição lumínica; No entanto, nesta condição de menor luminosidade aumentam a área foliar assim como a espécie *A. muricata* disponibilizando maior quantidade de fotoassimilados para o seu crescimento.

Para Ronquim *et al.* (2009), a área foliar de *Copaifera langsdorffii* apresentou maiores valores sob irradiância plena (100% de luminosidade). As folhas são o principal órgão fotossintético (Taiz e Zeiger, 2002). Dessa forma, com acréscimo no nível de sombreamento, as folhas sofrem alterações morfológicas e fisiológicas para aumentar a absorção de luz e maximizar o ganho total de carbono (Osunkoya *et al.* 1994). Como por exemplo, aumenta a área foliar (folhas mais finas e maiores), quantidade de folhas e alocação de biomassa (Poorter, 1999).

Tabela 9. Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação de plantas jovens de Copaíba, levando em consideração quatro variáveis (TCA - cm.dias^{-1} e TCR - $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$) em altura; (TCA - $\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$ e TCR - $\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$) em área foliar, sob duas condições luminosas (100% e 50% de luz).

Tratamentos	VARIÁVEIS			
	TCA Altura (cm.dias^{-1})	TCR Altura ($\text{cm.cm}^{-1}.\text{dias}^{-1}$)	TCA Área Foliar ($\text{cm}^2.\text{dias}^{-1}$)	TCR Área Foliar ($\text{cm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{dias}^{-1}$)
100% Luz	24,84	0,54	7,48	1,14
tamanho =	10	10	10	10
50% Luz	14,18	0,46	12,74	1,36
tamanho =	10	10	10	10
(p) =	0,0005	---	---	---

A análise de regressão para a determinação da melhor curva de crescimento para altura de plantas jovens de Graviola mostrou que a TCA sob tratamento de 100% de luz foi exponencial, ou seja, um crescimento lento nos primeiros dias e mais acentuado nos últimos dias de observação (Figura 3A). No entanto, sob o tratamento de 50% de luz, o modelo de crescimento foi logarítmico, no nível de significância 10%, ou seja, o crescimento das plantas jovens de Graviola foi bastante pronunciado nos primeiros dias, se tornando mais estável nos últimos dias (Figura 3B). Para a TCR sob tratamento de 100% de luz, não houve um padrão de curva de crescimento, porém, sob tratamento de 50% de luz, o modelo foi sigmoidal, acentuado nos primeiros dias e diminuindo no final do período observado (Figura 3C). Dessa forma, não houve um único padrão de crescimento em altura para a espécie Graviola, sugerindo que cada indivíduo desenvolve estratégias diferenciadas quanto à oferta de luz.

Quanto ao modelo da curva de crescimento foliar de plantas jovens de Graviola, a TCA sob tratamento de 100% de luz foi sigmoidal, ou seja, um crescimento mais acentuado nos primeiros dias de expansão e mais estável nos últimos dias, conforme (Figura 4A). Para o tratamento com 50% de luz, não foi possível determinar um modelo de curva de crescimento. Em relação à TCR sob os tratamentos de 100% e 50% de luz, o modelo de crescimento foi exponencial, mostrando maior expansão das folhas nos primeiros dias e redução acentuada nos últimos dias de ontogênese foliar (Figuras 4B e 4C). Assim, para a TCR houve um único padrão de crescimento foliar, mesmo sob diferentes condições de luminosidade.

Estresses ambientais causados por diversos fatores, entre eles a disponibilidade de luz, podem acarretar num desenvolvimento anormal de organismos. Por outro lado, sistemas biológicos possuem uma tendência inerente de buscar a manutenção de sua estabilidade,

entendida como a capacidade do sistema manter sua organização e individualidade apesar das alterações morfofisiológicas estimuladas pelas variações ambientais (Souza e Oliveira, 2004).

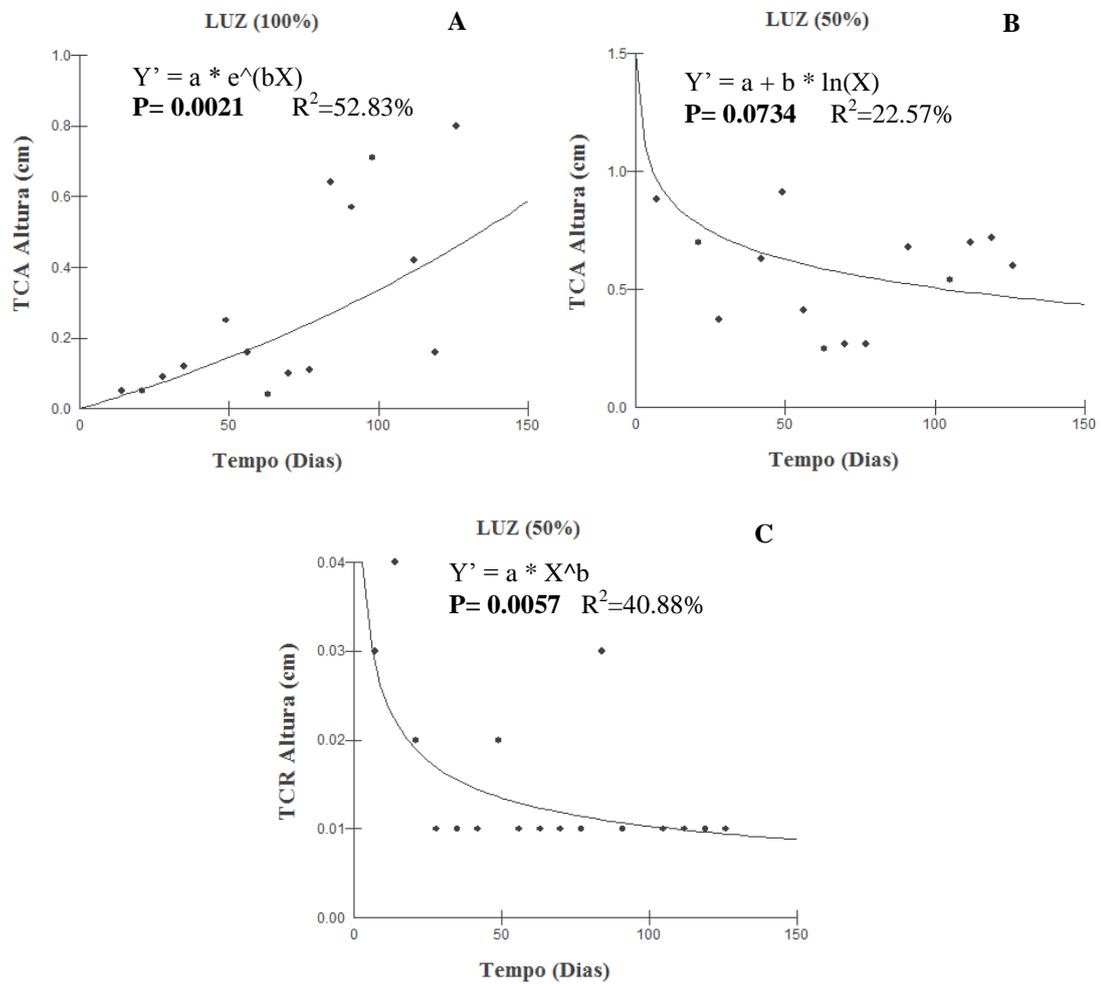


Figura 3. Crescimento em altura de plantas jovens de graviola através da TCA (A e B) e TCR (C) sob dois tratamentos luminosos (100 e 50% de luz), ao longo de 126 dias de observação.

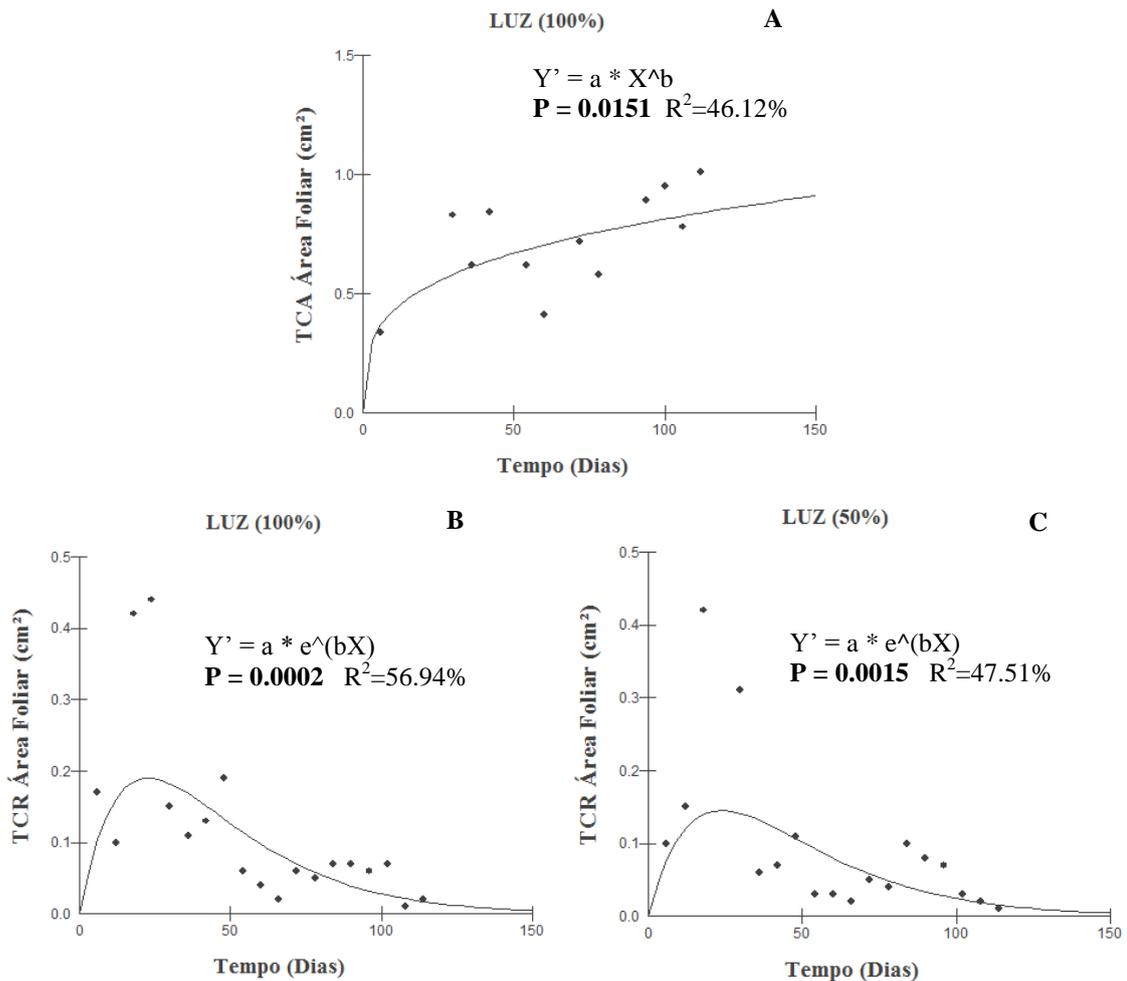


Figura 4. Crescimento em área foliar de plantas jovens de graviola através da TCA (A) e TCR (B e C) sob dois tratamentos luminosos (100 e 50% de luz), ao longo de 124 dias de observação.

Para a espécie Cumaru, a TCA em altura a 50% de luz mostrou um crescimento logarítmico, ou seja, acentuado nos primeiros dias e lento nos últimos dias de observação (Figura 5). O sombreamento de 50% influenciou no padrão de crescimento em altura de plantas jovens de cumaru.

Para a velocidade de crescimento foliar, através da TCA e TCR sob os dois tratamentos luminosos não houve um padrão de crescimento. De forma geral, os resultados relacionados à utilização de luz e a forma de crescimento das plantas nos dois ambientes evidenciaram diferentes estratégias de desenvolvimento, demonstrando a capacidade da espécie *D. odorata* em se aclimatar à ambientes luminosos contrastantes. Isto indica o potencial de plasticidade fenotípica desta espécie, entendida aqui como a capacidade de um

dado genótipo produzir diferentes fenótipos sob diferentes condições ambientais (Bradshaw, 1965; Valladares *et al.* 2007).

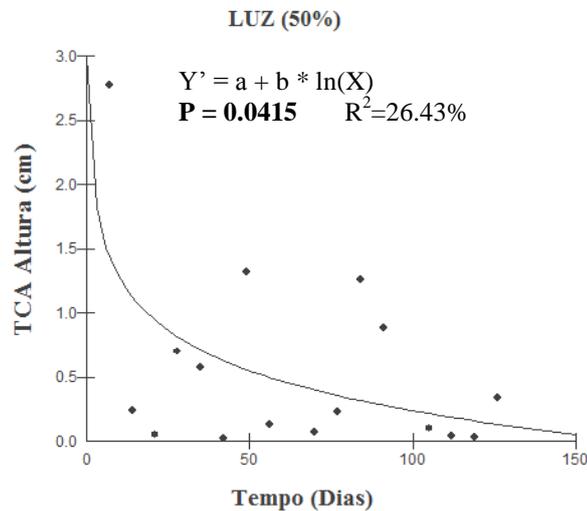


Figura 5. Crescimento em altura de plantas jovens de cumaru através da TCA sob restrição de luz (50% de luz), ao longo de 126 dias de observação.

Já para a espécie Copaíba, o único padrão de crescimento observado foi em relação à TCA em altura sob um tratamento a 100% de luz. O mesmo teve um comportamento exponencial, ou seja, um crescimento lento nos primeiros dias e bastante pronunciado ao final do período de observação (Figura 6), para as demais taxas de crescimento nos diferentes tratamentos não houve um padrão de crescimento. Podemos sugerir que no início do desenvolvimento, as plantas jovens ainda estão com seu sistema radicular em formação, porém com o passar do tempo este sistema se torna mais eficiente na captação de minerais e nutrientes para planta bem como a emergência das folhas que passam a fotossintetizar melhor e assim se traduz num rápido crescimento (Ferri, 1985).

O modelo de desenvolvimento foliar para espécie copaíba foi geométrico, levando em consideração a TCA sob um tratamento a 100% de luz, demonstrando ter um crescimento ascendente por quase todo período de ontogênese foliar e reduzindo ao final do período de observação (Figura 7A). Assim, a espécie responde de maneira particular quanto à oferta de luz total e isso se reflete sob o crescimento em altura, pois quanto maior a quantidade de órgãos fotossintetizantes (folhas) maior será o crescimento da planta. A TCR em área foliar a 50% de luz mostrou um padrão geométrico de crescimento, ou seja, bastante acentuado nos

primeiros dias e reduzindo ao final do período de desenvolvimento (Figura 7B). Outros padrões de crescimento foliar não foram observados nas demais taxas de crescimento.

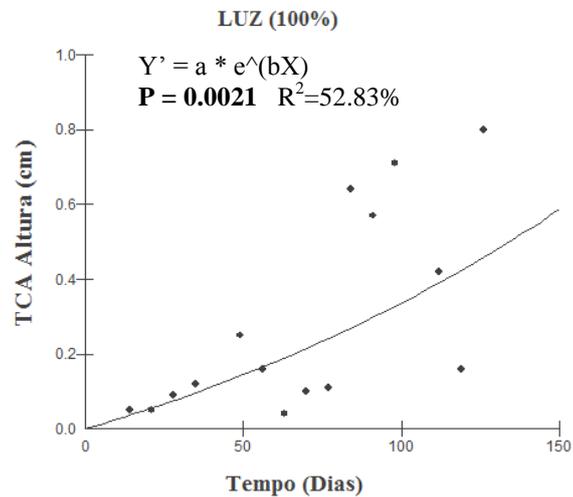


Figura 6. Crescimento em altura de plantas jovens de copaíba através da TCA a pleno sol (100% de luz), ao longo de 126 dias de observação.

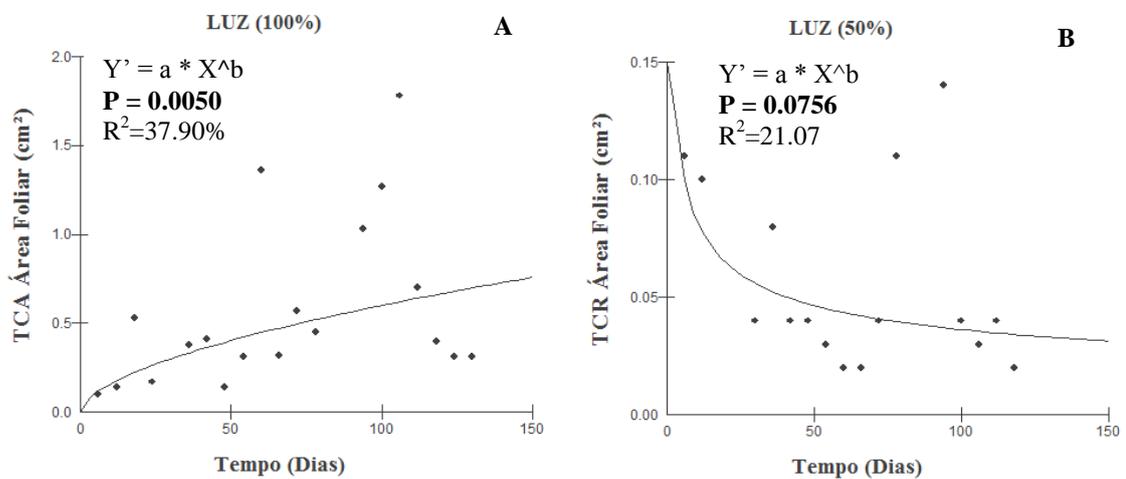


Figura 7. Velocidade de crescimento em área foliar de plantas jovens de copaíba através da TCA (A) e TCR (B) sob dois tratamentos luminosos (100 e 50% de luz), respectivamente, ao longo de 130 dias de observação.

CONCLUSÃO

O Cultivo sob pleno sol favoreceu a formação de plantas jovens mais vigorosas em altura de *Dipteryx odorata* e *Copaifera langsdorffii*. Enquanto que *Annona muricata* cresce mais em ambientes sombreados, com restrição de luz.

As espécies *Copaifera langsdorffii* e *Annona muricata* sob restrição de 50% de luz apresentaram maiores crescimentos de áreas foliares.

As taxas de crescimento absoluto e relativo em altura e área foliar não apresentaram um único padrão de crescimento para as espécies sob diferentes condições luminosas (100% e 50% de luz).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ayres, M. *et al.* 2007. *Biostat 5.0: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biológicas e Médicas*. Belém, PA. 364p.
- Branch, L.C.; Silva, I.M.F. 1983. "Folk Medicine of Alter do Chão, Pará, Brazil." *Acta Amazônica*, 13: 737–797.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13: 115-155.
- Carvalho, P.E.R. 2003. *Espécies arbóreas brasileiras*. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.
- Carvalho, P.E.R. 2009. *Cumaru-ferro (Dipteryx odorata)*. Colombo-PR: Embrapa Informação Tecnológica.
- Duboc, E. 2005. *Desenvolvimento inicial e nutrição de espécies arbóreas nativas sob fertilização, em plantios de recuperação de cerrado degradado*. Tese de doutorado, Faculdades de ciências agrônômicas/Universidade Estadual Paulista. Botucatu, São Paulo. 173pp.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária da Amazônia Oriental (EMBRAPA). 2004. *Espécies Arbóreas da Amazônia nº 7: Cumaru, Dipteryx odorata*.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária da Amazônia Oriental (EMBRAPA). 2011. *Resultados de análise de solos*. Embrapa Amazônia Oriental: Laboratório de Solos.
- Ferraz, I.D.K. *et al.* 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazônica*, 34(4): 621 – 633.
- Ferreira, O.G.L.; Rossi, F.D.; Andrighetto, C. 2008. *DDA: Determinador Digital de Áreas – Software para determinação de área foliar, índice de área foliar e área de olho de lombo*. Versão 2.0. Santo Augusto: IFFarroupilha.

- Ferri, Mário Guimarães *et al.* 1985. *Fisiologia Vegetal 1*. São Paulo: EPU. 362p.
- Gramacho, K.P.; Bezerra, L.; Junqueira, N.T.V. *Phytophthora* sp. em espécies da família anonácea. Pp. 91-99. In: Luz, E.D.M.N.; Santos, A.F.; Matsuoka, K. e Bezerra, J.L. 2001. *Doenças causadas por Phytophthora no Brasil*. Campinas: Livraria Rural.
- Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). *Dados Climatológicos da Cidade de Santarém-PA no ano de 2011: Estações Meteorológicas Automáticas*. Brasília, DF: INMET, 2011.
- Junqueira, N.T.V. *et al.* 1996. *Graviola para exportação: aspectos fitossanitários*. Brasília: EMBRAPA, SPI. 67p. (Série Publicações Técnicas FRUPEX, 22).
- King, D. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of samplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany*, 81(8): 948-957.
- Lima, A.L.S.; Zanella, F.; Castro, L.D.M. 2010. Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. *Acta Amazônica*, 40(1): 43-48.
- Lima, J.R. *et al.* 2008. Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Acta Amazônica*, 38(1): 5-10.
- Lima Júnior, E.C. *et al.* 2006. Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*, 30: 33-41.
- Lorenzi, H. 1998. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. 1 ed. Editora Nova Odessa. São Paulo: Instituto Plantarum. 2v.
- Lorenzi, H. 2008. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. 5 ed. Editora Nova Odessa. São Paulo: Instituto Plantarum. 1v.
- Magalhães, A.C.N. 1986. Análise quantitativa de crescimento. In: FERRI, M.G. *Fisiologia vegetal*. São Paulo: EDUSP. 1v. 331-350 p.
- Monteiro, P.P.M.; Ramos, F. A. 1997. Beneficiamento e quebra de dormência de sementes em cinco espécies florestais do cerrado. *Revista Árvore*, 21: 169-174.
- Moraes Neto, S.P. *et al.* 2000. Crescimento de mudas de algumas espécies arbóreas que ocorrem na Mata Atlântica, em função do nível de luminosidade. *Revista Árvore*, 24: 35-45.
- Muroya, K.; Varela, V.P.; Campos, M.A.A. 1997. Análise de crescimento de Jacareúba (*Calophyllum angulare* A. C. Smith - Guttiferae) cultivadas em condições de viveiro. *Acta Amazônica*, 27(3): 197-212.
- Osunkoya, O.A.; ASH, J.E. 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Botany*, 39: 591-605.
- Osunkoya, O.O.; Ash, J. E.; Hopkins, M.S.; Graham, A.W. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance in northern Queensland. *Journal of Ecology*, 82: 149-163.

- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient : the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13: 396-410.
- Ronquim, C.C.; Prado, C.H.B.A.; Souza, J.P. 2009. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) under contrasting irradiances. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 21(3): 197-208.
- Sampaio, P.T.B. 2000. Copaíba. In: *Biodiversidade amazônica: exemplos e estratégias de utilização* (W. Clay, P.T. Sampaio & C.R. Clement, (Eds.)). Manaus: INPA. 207-215 p.
- Siebeneichler, S.C. *et al.* 2008. Características morfofisiológicas em plantas de *Tabebuia heptaphylla* (vell.) tol. em condições de luminosidade. *Acta Amazônica*, 38(3): 467 – 472.
- Silva, R.R. *et al.* 2007. Desenvolvimento inicial de plântulas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum. sob influência de sombreamento. *Acta Amazônica*, 37(3): 365-370.
- Souza, G.M. e Oliveira R.F. 2004. Estabilidade e complexidade em sistemas biológicos. Pp. 123-134. In: G.M. Souza; I.M.L. D'Ottaviano & M.E.Q. Gonzales (orgs.). *Auto-Organização: estudos interdisciplinares*. Coleção CLE, v.38. Campinas.
- Taiz, L.; Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA. 690pp.
- Uchida, T.; Campos, M.A.A. 2000. Influência do sombreamento no crescimento de mudas de cumaru (*Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. - Fabaceae), cultivadas em viveiro. *Acta Amazônica*, 30(1): 107-114.
- Valladares, F.; Gianoli, E. e Gómez, J.M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176: 749-763.

Comportamento fisiológico das espécies *Annona muricata* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. e *Copaifera langsdorffii* Desf. sob estresse hídrico e luminoso

Helton Luis Nina LAMEIRA¹, Patricia Chaves de OLIVEIRA²

RESUMO

Espécies vegetais têm evoluído e adaptado sua fisiologia a constantes estresses ambientais. Recentemente, tem havido um crescente interesse na compreensão dos mecanismos de adaptação das plantas aos seus ecossistemas adversos. O objetivo deste estudo foi analisar o comportamento fisiológico das espécies *A. muricata*, *D. odorata* e *C. langsdorffii* em resposta a diferentes níveis hídricos e de luminosidade. As variáveis observadas foram fotossíntese ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), condutância estomática ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxas transpiratórias ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) em tecidos foliares de plantas submetidas a 4 tratamentos: T1: condições normais de luz (100% de luz) e água (240 ml.dia⁻¹); T2: condições normais de luz (100% de luz) e estresse hídrico (sem H₂O.semana⁻¹); T3: Condições normais de água (240 ml.dia⁻¹) e estresse luminoso (80% de sombreamento) e T4: Estresse hídrico (sem H₂O.semana⁻¹) e luminoso (80% de sombreamento). As medidas foram feitas com um Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) das 8h às 10h. Os resultados da análise fatorial mostraram diferenças significativas ($p=0,0389$) nas taxas fotossintéticas das espécies quando submetidas à interação do estresse hídrico e luminoso, no entanto diferenças não foram observadas para Gs, E e Tf. A análise por meio do Teste Tukey mostrou diferenças ($p<0,01$ e $p<0,05$) para as taxas fotossintéticas e transpiratórias, condutância estomática e temperatura foliar das espécies na maioria dos diferentes tratamentos. Em relação à análise multivariada através do teste de hotelling mostrou que houve diferenças ($p<0,0001$) entre os tratamentos T1 e T4. Dada a importância das espécies, maior atenção é exigida sobre as mesmas em cenários futuros de intensas mudanças climáticas.

Palavras-chave: Respostas fisiológicas. níveis hídricos. níveis de luminosidade.

¹ Mestrando em Recursos Naturais da Amazônia, Bolsista CAPES do Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará, heltonina@yahoo.com.br

² Docente-orientadora, Instituto de Biodiversidade e Florestas, Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará, pchaves@ufpa.br

Physiological behavior of the species *Annona muricata* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. and *Copaifera langsdorffii* Desf. under water stress and luminous

Helton Luis Nina LAMEIRA¹, Patricia Chaves de OLIVEIRA²

ABSTRACT

Plant species have evolved and adapted their physiology to constant environmental stresses. Recently there has been a growing interest in understanding the mechanisms of adaptation of plants to their adverses ecosystems. The objective of this study was to analyze the physiological behavior of the species *A. muricata*, *D. odorata* and *C. langsdorffii* in response to different levels of water and light. The variables were photosynthetic ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), stomatal conductance ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), transpiratórias rates ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) and leaf temperature ($^{\circ}\text{C}$) in leaf tissues of plants subjected to four treatments: T1: normal conditions of light (100% light) and water (240 ml.dia^{-1}), T2: normal light conditions (100% light) and water stress (no $\text{H}_2\text{O.semana}^{-1}$), T3: Normal condition of water (240 ml.dia^{-1}) and light stress (80% shading) and T4: Water stress (without $\text{H}_2\text{O.semana}^{-1}$) and luminous (80% shading). Measurements were made with an infrared gas analyzer (IRGA) from 8 am to 10 am. The results of factor analysis showed significant differences ($p = 0,0389$) in the photosynthetic rates of the species when subjected to the interaction of water stress and luminous, but the differences were not observed for G_s , E and T_f . The analysis by the Tukey test showed significant differences ($p < 0,01$ and $p < 0,05$) for transpiratórias and photosynthetic rates, stomatal conductance and leaf temperature of the species in most of the different treatments. Regarding the multivariate analysis using the Hotelling test showed that there were differences ($p < 0,0001$) between T1 and T4. Given the importance of plant species, greater attention is required about the same in future scenarios of intense climate change.

Keywords: Physiological responses. water levels. light levels.

¹ Mestrando em Recursos Naturais da Amazônia, Bolsista CAPES do Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará, heltonina@yahoo.com.br

² Docente-orientadora, Instituto de Biodiversidade e Florestas, Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do Oeste do Pará, pchaves@ufpa.br

INTRODUÇÃO

Espécies vegetais têm evoluído e adaptado sua fisiologia a constantes estresses ambientais. Recentemente, tem havido um crescente interesse na compreensão dos mecanismos de adaptação das plantas aos seus ecossistemas adversos (Marchese *et al.*, 2010).

Vários fatores controlam as interações entre o sistema solo-planta-atmosfera, dentre os quais se destacam os fatores fisiológicos e as condições ambientais. As principais variáveis ambientais que controlam as trocas gasosas entre a vegetação e a atmosfera são: radiação solar, disponibilizando energia para o processo de evaporação e transpiração; temperatura do ar, controlando o déficit de pressão de vapor entre os estômatos e a atmosfera; disponibilidade de água no solo, que regula a abertura estomática e conseqüentemente, o processo de difusão do vapor de água (transpiração) entre a cavidade estomatal e a atmosfera, que pode afetar a produtividade (Souza, 2006).

A escolha de caracteres fisiológicos adequados visando à seleção pode beneficiar o melhoramento genético com o objetivo de se obter variedades tolerantes a condições de seca e sombreamento para a implantação em áreas degradadas e de reflorestamento. Vários parâmetros têm sido estudados para avaliar a resposta das espécies vegetais ao estresse hídrico e luminoso, destacando-se a atividade fotossintética, a condutância estomática, a transpiração e a temperatura foliar (Nogueira *et al.*, 2001).

Contudo, pouco se sabe sobre o comportamento fisiológico de plantas arbóreas tropicais jovens, quando submetidas a diferentes intensidades luminosas (Gonçalves *et al.* 2010) e curtos períodos de seca, principalmente espécies de interesse econômico como Cumaru (*Dipteryx odorata*) e Copaíba (*Copaifera langsdorffii*) que são espécies de alto valor econômico, podendo ser utilizadas em plantios para reflorestamentos e produção florestal (Clay *et al.* 2000; Tonini *et al.* 2008); além da Graviola (*Annona muricata*), que apresenta-se como uma das espécies de grande importância econômica para a fruticultura regional (Batista *et al.* 2003). Portanto, conhecer o comportamento das plantas representará importante ganho, para que na prática, seja feita a seleção de espécies/indivíduos para áreas de plantios, seja na agricultura familiar ou em programas de reflorestamento de áreas degradadas na Amazônia (Gonçalves *et al.* 2010). Diante do exposto, o objetivo deste estudo foi analisar o comportamento fisiológico das espécies *A. muricata*, *D. odorata* e *C. langsdorffii* em resposta a diferentes níveis hídricos e de luminosidades.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado no mês de junho de 2011, no Viveiro da Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, cujas coordenadas são “2° 25’ 04,71” S e “54° 44’ 26,61” W no Município de Santarém-PA. De acordo com IBAMA (2004), o clima da região é do tipo Ami segundo a classificação de Köppen. Santarém apresenta uma pequena variabilidade anual de temperatura com médias oscilando entre 25,4 °C a 27,1 °C. Os valores de umidade relativa do ar são elevados durante o ano todo, sendo a média de 86,7% e a precipitação pluvial com médias anuais oscilando em torno de 1920 mm (INMET, 2011).

As plantas jovens foram adquiridas do Viveiro Tapajós, Belterra-PA. Foram utilizados 20 indivíduos de cada espécie, com seis meses de idade cultivadas, sob sombrite 50% (malha de 3 cm). As plantas estavam em saco preto de polietileno, contendo aproximadamente 1,5 kg de substrato orgânico. A identificação das mesmas foi feita pelo Laboratório de Botânica-Herbário da Empresa Brasileira de Pesquisa e Agropecuária da Amazônia Oriental.

A composição química do substrato utilizado para o desenvolvimento das plantas jovens foi: granulometria: areia grossa – 153 g.kg⁻¹, areia fina – 85 g.kg⁻¹, silte – 483 g.kg⁻¹ e argila total – 280 g.kg⁻¹; pH (H₂O) – 5.3 e Fertilidade: Nitrogênio total – 1,12%, fósforo – 150 mg.dm⁻³, potássio – 108 mg.dm⁻³, cálcio – 9,2 cmol_c.dm⁻³, cálcio + magnésio – 12,6 cmol_c.dm⁻³ e alumínio – 0,1 cmol_c.dm⁻³ (EMBRAPA, 2011).

Os tratamentos foram em número de quatro como segue: T1: condições normais de luz (100% de luz) e água (240 ml.dia⁻¹); T2: condições normais de luz (100% de luz) e estresse hídrico (sem H₂O); T3: Condições normais de água (240 ml.dia⁻¹) e estresse luminoso (80% de sombreamento) e T4: Estresse hídrico (sem H₂O) e luminoso (80% de sombreamento). O sombreamento foi determinado com tela plástica preta conhecida como sombrite para restrição de Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR) por sete dias, assim como, a irrigação foi suspensa das plantas. Em ambos os tratamentos, as plantas foram dispostas em número de cinco por espécie e distantes 30 cm uma das outras e sob uma armação de madeira revestida de plástico transparente.

No tratamento em que foi aplicado o sombreamento, a estrutura foi revestida com sombrite tanto na parte superior como nas laterais. Cada armação foi dimensionada em 1 m de largura x 3 m de comprimento na base e 2 m de altura. As armações foram colocadas em uma área aberta do viveiro para garantir que o sombreamento fosse determinado somente pelo sombrite e que também não haveria a passagem de água das chuvas, por isso as plantas que foram submetidas em condições normais de água, recebiam 240 ml de água todos os dias, medida esta, que atingia a capacidade de campo do substrato.

As coletas dos dados foram feitas em dois dias consecutivos de junho de 2011. As variáveis medidas nas folhas maduras completamente expandidas, intactas, não destacadas e assintomáticas com relação a aspectos fitossanitários ou deficiências nutricionais e plantas com 1 ano de vida foram: 1- temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$), 2- taxa fotossintética ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), 3- condutância estomática ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e 4- taxas transpiratórias ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). A medida em cada folha do substrato superior (2 repetições por planta) tiveram a duração de 4 minutos.

As medições foram determinadas por meio de um sistema aberto, portátil, IRGA (*Infrared Gas Analyzer*), modelo LCPRO + ADC, e realizadas entre 08:30 - 10:30 horas sob a seguinte condição: radiação ambiente em torno dos tecidos foliares $840 \text{ W.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e radiação nas folhas dentro do sombrite em torno de $80 \text{ W.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; pressão atmosférica de 1.012 mBar, radiação fotossinteticamente ativa (PAR) de $1.500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (constantes do aparelho) e carbono de referência em torno de 406 ppm.

As análises estatísticas foram determinadas pelo programa BioEstat. versão 5.0, através das Análises de Estatística Descritiva, Análise Multivariadas através do Teste de Hotelling, Análise de Variância ANOVA (Teste Tukey) e fatorial (a x b x c) (Ayres *et al.* 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados demonstraram que para a espécie Graviola, as taxas fotossintéticas, condutância estomática, taxas transpiratórias e temperatura foliar, tiveram uma tendência de redução nos tratamentos (T2, T3 e T4) em relação ao (T1) (Figuras 1, 2, 3 e 4). Tais resultados indicam que os déficits hídricos e luminosos são limitantes aos processos de trocas gasosas entre a planta e a atmosfera, pois reduziu variáveis fisiológicas importantes necessárias ao crescimento, manutenção e desenvolvimento vegetal, sobretudo, em função da baixa oferta de água e luz por curto período de tempo.

Para a espécie Cumaru, as taxas fotossintéticas entre os tratamentos (T1, T2 e T3) tiveram uma tendência de serem próximas, no entanto, o T4 teve grande redução (Figura 1). A condutância estomática e as taxas transpiratórias para os T1 e T2 tiveram valores próximos, porém houve uma redução considerável para os tratamentos T3 e T4 (Figuras 2 e 3). Já para Tf, o tratamento T2 teve redução acentuada quando comparada com os tratamentos (T1, T3 e T4), os quais tiveram médias próximas (Figura 4).

Os resultados mostraram que a interação do estresse hídrico e luminoso influenciou na fotossíntese, condutância estomática e transpiração de plantas jovens de Cumaru e que o estresse luminoso também pode prejudicar o comportamento da espécie por influenciar na Gs,

E e Tf. Assim o fator luz é decisivo sob a fisiologia da espécie que se mostrou bastante sensível quando submetida à restrição luminosa, resultando em menor vigor para as plantas durante as fases iniciais de desenvolvimento.

Copaíba teve uma tendência de que as taxas fotossintéticas e condutância estomática entre os tratamentos (T1 e T3) fossem próximas (Figuras 1 e 2). Porém os tratamentos (T2 e T4) para as variáveis A e Tf tiveram reduções quando comparadas com outros tratamentos (Figuras 1 e 4). Para transpiração houve reduções consideráveis nos tratamentos (T2 e T4) quando comparadas com o T1 (Figura 3). Enquanto que a temperatura foliar teve reduções nos tratamentos (T3 e T4) (Figura 4). Os resultados mostram que de uma maneira geral houve relação entre a A, Gs e E, observado sob estresse hídrico (T2) e estresse hídrico e luminoso (T4), assim o estresse pela falta de oferta de água pode ter provocado aumento na temperatura foliar, devido ao fechamento dos estômatos diminuindo a transpiração de vapor de água, necessário ao resfriamento da superfície foliar resultando em menor assimilação de CO₂.

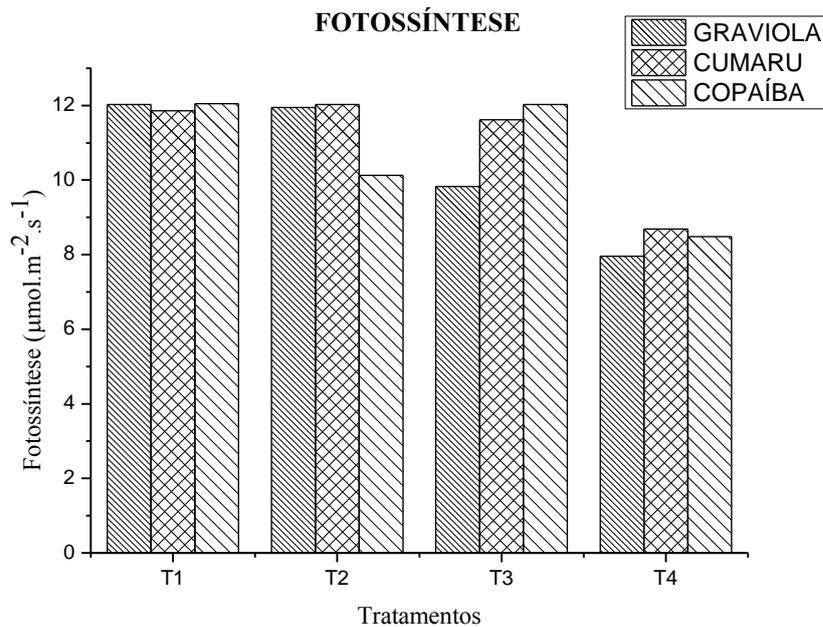


Figura 1. Estatística descritiva para as taxas fotossintéticas de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas a quatro tratamentos (T1: condições normais de luz (100% de luz) e água (240 ml.dia⁻¹); T2: condições normais de luz (100% de luz) e estresse hídrico (sem H₂O); T3: condições normais de água (240 ml.dia⁻¹) e estresse luminoso (80% de sombreamento) e T4: Estresse hídrico (sem H₂O) e luminoso (80% de sombreamento).

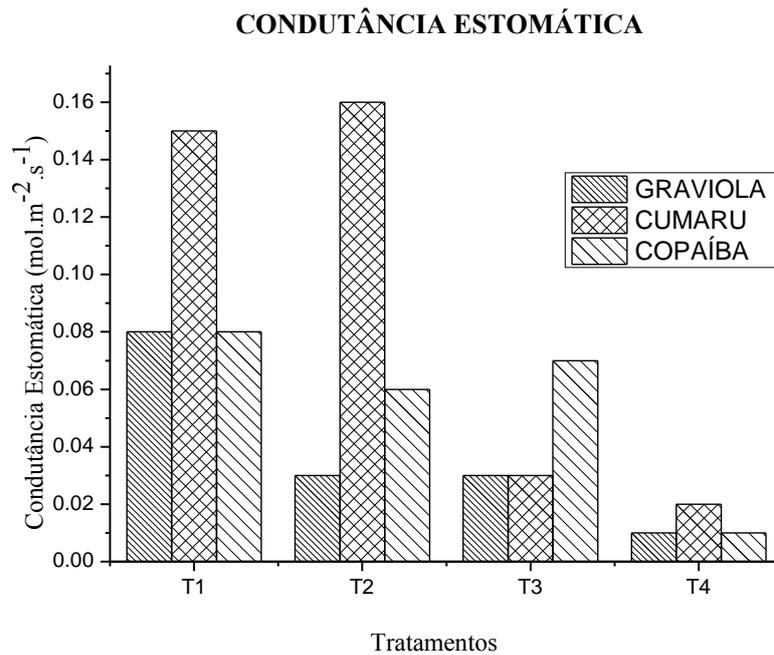


Figura 2. Estatística descritiva para condutância estomática de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas a quatro tratamentos (T1: condições normais de luz (100% de luz) e água (240 ml.dia⁻¹); T2: condições normais de luz (100% de luz) e estresse hídrico (sem H₂O); T3: condições normais de água (240 ml.dia⁻¹) e estresse luminoso (80% de sombreamento) e T4: Estresse hídrico (sem H₂O) e luminoso (80% de sombreamento).

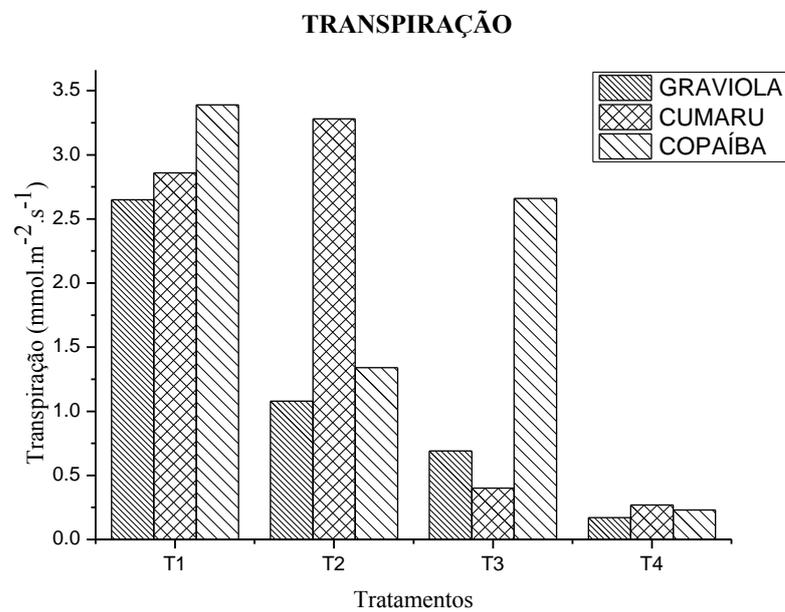


Figura 3. Estatística descritiva para as taxas transpiratórias de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas a quatro tratamentos (T1: condições normais de luz (100% de luz) e água (240 ml.dia⁻¹); T2: condições normais de luz (100% de luz) e estresse hídrico (sem H₂O); T3: condições normais de água (240 ml.dia⁻¹) e estresse luminoso (80% de sombreamento) e T4: Estresse hídrico (sem H₂O) e luminoso (80% de sombreamento).

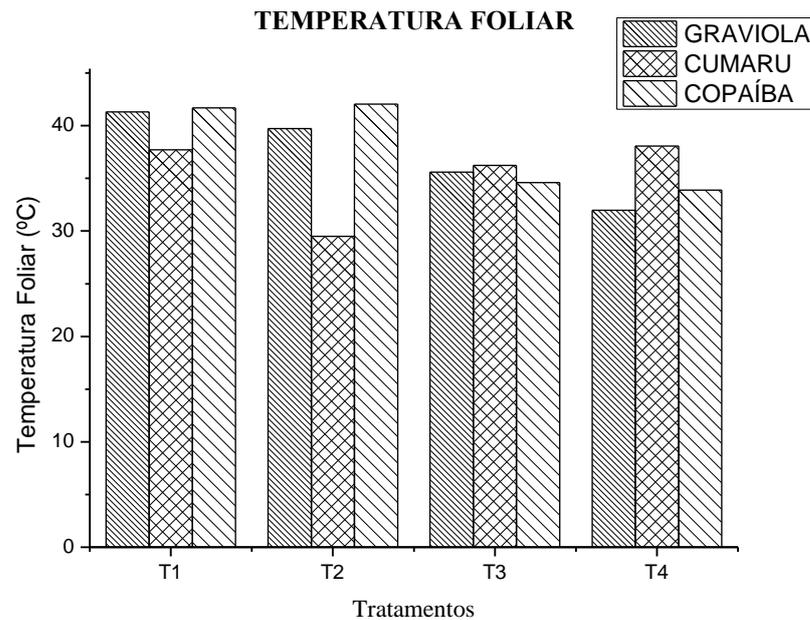


Figura 4. Estatística descritiva para as temperaturas foliares de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas a quatro tratamentos (T1: condições normais de luz (100% de luz) e água (240 ml.dia⁻¹); T2: condições normais de luz (100% de luz) e estresse hídrico (sem H₂O); T3: condições normais de água (240 ml.dia⁻¹) e estresse luminoso (80% de sombreamento) e T4: Estresse hídrico (sem H₂O) e luminoso (80% de sombreamento).

Os resultados da comparação das taxas fotossintéticas de plantas jovens de Graviola, Cumaru e Copaíba ao longo de uma semana submetidas a quatro tratamentos indicaram haver diferença significativa ($p= 0,0389$) entre a fotossíntese das espécies submetidas a condições de estresse hídrico e luminoso conforme Análise Fatorial (Tabela 1). Tais resultados acabam diferindo as respostas fotossintéticas das espécies ao longo de uma semana e assim, demonstrando que sob condições desfavoráveis as espécies utilizam estratégias diferentes em relação à assimilação de CO₂, resultando em crescimento diferenciado que em campo pode determinar o sucesso de uma e a extinção de outra espécie.

A intensidade luminosa e a umidade do solo são fatores que afetam a atividade fotossintética dos vegetais (Marenco e Lopes, 2005). O processo de abertura e fechamento dos estômatos está relacionado principalmente com a intensidade de luz e o estado de hidratação da folha. Dessa forma, o funcionamento dos estômatos e a área foliar influenciam a produtividade do vegetal. O primeiro fator porque controla a absorção de CO₂ e o segundo porque determina a interceptação de luz. Variações no potencial hídrico da folha podem afetar a assimilação do carbono da planta (Hsiao, 1973). Isto porque, se a planta perde água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte o potencial hídrico da folha diminui, levando ao fechamento dos estômatos e redução da fotossíntese (Oren *et al.* 1999).

Segundo Kozlowski (1962), o aumento do sombreamento diminui a fotossíntese e, conseqüentemente, a produção de fotoassimilados e reguladores de crescimento, causando redução no diâmetro do caule. O autor considera ainda que a fotossíntese, aparentemente, guarda uma relação mais direta com o crescimento em diâmetro do que com a altura da planta.

Tabela 1. Análise de Variância (fatorial a x b x c) para comparação das taxas fotossintéticas ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba sob 4 tratamentos (T1: 100% de luz e 240 ml $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$; T2: 100% de luz e sem $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$; T3: 80% de sombreamento e 240 ml $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$ e T4: 80% de sombreamento e sem $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$), em condições de viveiro.

Fontes de Variação	GL	SQ	QM	F	(p)
Fator A= Espécies	2	0,7526	0,3763	---	---
Fator B= Luz	1	10,9061	10,9061	---	---
Fator C= Água	1	8,5683	8,5683	---	---
Interação A x B	2	2,5742	1,2871	8,1458	0,1102
Interação A x C	2	1,6930	0,8465	5,3572	0,1585
Interação B x C	1	3,5208	3,5208	22,2826	0,0389

No entanto, os resultados para (Gs, E e Tf) ao longo de uma semana de experimento (Tabelas 2, 3 e 4) indicaram não haver diferença significativa para as variáveis fisiológicas quando se comparou os tratamentos hídricos e luminosos. Tais resultados acabam uniformizando as respostas fisiológicas para as variáveis em questão e, por conseguinte, da assimilação de CO_2 e transpiração de vapor de H_2O para atmosfera sob diferentes condições. Desse modo, não é surpreendente encontrar uma baixa correlação entre A e Gs em condições naturais e estresses de luminosidade e umidade do ar. Além disso, uma pobre correlação entre fotossíntese e condutância estomática pode indicar ausência de uniformidade na abertura dos estômatos na superfície da folha (manchas estomáticas), conforme mostrado por (Marenco *et al.* 2006). A causa pode ser atribuída ainda, a Gs, E e Tf que se mostraram semelhantes nos tratamentos aos quais as espécies foram impostas. O aumento ou a redução da densidade de estômatos pode ocorrer com o aumento ou a diminuição de irradiância e é uma resposta encontrada em plantas jovens de muitas espécies (Holmes e Cowling, 1993),

No entanto, outros autores encontraram resultados onde as condições de estresse influenciaram nas variáveis fisiológicas analisadas. Gonçalves *et al.* (2005), ao submeter plantas jovens de *Aniba rosaeodora* a diferentes intensidades luminosas, observaram reduções nas taxas transpiratórias e condutância estomática. Nogueira *et al.* (2001), estudando relações

entre aceroleiras submetidas ao déficit hídrico constaram que os períodos crescentes de estresse hídrico causaram decréscimos na transpiração das plantas e que fechamento total ou parcial dos estômatos também ocorreu por causa do prolongamento de tal estresse, bem como a temperatura foliar, além da perda do calor latente por transpiração.

Tabela 2. Análise de Variância (fatorial a x b x c) para comparação da condutância estomática ($\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba sob 4 tratamentos (T1: 100% de luz e 240 ml $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$; T2: 100% de luz e sem $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$; T3: 80% de sombreamento e 240 ml $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$ e T4: 80% de sombreamento e sem $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$), em condições de viveiro.

Fontes de Variação	GL	SQ	QM	F	(p)
Fator A= Espécies	2	0,0053	0,0026	---	---
Fator B= Luz	1	0,0127	0,0127	---	---
Fator C= Água	1	0,0019	0,0019	---	---
Interação A x B	2	0,0074	0,0037	8,5385	0,1057
Interação A x C	2	0,0006	0,0003	0,6923	0,5910
Interação B x C	1	0,0002	0,0002	0,4808	0,5599

Tabela 3. Análise de Variância (fatorial a x b x c) para comparação das taxas transpiratórias ($\text{mmolCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba sob 4 tratamentos (T1: 100% de luz e 240 ml $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$; T2: 100% de luz e sem $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$; T3: 80% de sombreamento e 240 ml $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$ e T4: 80% de sombreamento e sem $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$), em condições de viveiro.

Fontes de Variação	GL	SQ	QM	F	(p)
Fator A= Espécies	2	1,2217	0,6109	---	---
Fator B= Luz	1	8,6360	8,6360	---	---
Fator C= Água	1	3,2865	3,2865	---	---
Interação A x B	2	1,7421	0,8711	4,5010	0,1828
Interação A x C	2	2,8203	1,4102	7,2867	0,1217
Interação B x C	1	0,0012	0,0012	0,0062	0,9432

Tabela 4. Análise de Variância (fatorial a x b x c) para comparação da temperatura foliar (°C) de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba sob 4 tratamentos (T1: 100% de luz e 240 ml H₂O.semana⁻¹; T2: 100% de luz e sem H₂O.semana⁻¹; T3: 80% de sombreamento e 240 ml H₂O.semana⁻¹ e T4: 80% de sombreamento e sem H₂O.semana⁻¹), em condições de viveiro.

Fontes de Variação	GL	SQ	QM	F	(p)
Fator A= Espécies	2	14,9115	7,4558	---	---
Fator B= Luz	1	125,3240	125,3240	---	---
Fator C= Água	1	11,9600	11,9600	---	---
Interação A x B	2	3,4948	1,7474	0,6643	0,6010
Interação A x C	2	5,1547	2,5774	0,9799	0,5050
Interação B x C	1	8,6021	8,6021	3,2704	0,2132

Ao longo de sete dias de observação do comportamento fisiológico da espécie Graviola, nos diferentes tratamentos, foi identificado por meio da Análise de Variância pelo Teste Tukey haver diferenças significativas ($p < 0,01$) para a variável fotossíntese entre os tratamentos (T1 e T4; T2 e T4). Já para a variável condutância estomática houve diferenças entre os tratamentos (T1 e T2; T1 e T3; T1 e T4). A transpiração também mostrou diferenças entre os mesmos tratamentos para a condutância estomática e mais entre os tratamentos (T2 e T4) e Temperatura foliar houve diferenças entre todos os tratamentos impostos (Tabela 5).

Tabela 5. Análise de Variância através da aplicação do teste de Tukey para comparação das taxas fotossintéticas ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), condutâncias estomáticas ($\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxas transpiratórias ($\text{mmol H}_2\text{O}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e temperaturas foliares ($^{\circ}\text{C}$) de plantas jovens de graviola sob 4 tratamentos (T1: 100% de luz e 240 ml $\text{H}_2\text{O}.\text{semana}^{-1}$; T2: 100% de luz e sem $\text{H}_2\text{O}.\text{semana}^{-1}$; T3: 80% de sombreamento e 240 ml $\text{H}_2\text{O}.\text{semana}^{-1}$ e T4: 80% de sombreamento e sem $\text{H}_2\text{O}.\text{semana}^{-1}$), em condições de viveiro.

FOTOSSÍNTESE			
Tukey:	Diferença	Q	(p)
Médias (1 a 2) =	0,0770	0,1240	ns
Médias (1 a 3) =	2,2010	3,5448	ns
Médias (1 a 4) =	4,0630	6,5436	< 0,01
Médias (2 a 3) =	2,1240	3,4208	ns
Médias (2 a 4) =	3,9860	6,4196	< 0,01
Médias (3 a 4) =	1,8620	2,9988	ns
CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA			
Médias (1 a 2) =	0,0510	5,6183	< 0,01
Médias (1 a 3) =	0,0490	5,3980	< 0,01
Médias (1 a 4) =	0,0690	7,6013	< 0,01
Médias (2 a 3) =	0,0020	0,2203	ns
Médias (2 a 4) =	0,0180	1,9829	ns
Médias (3 a 4) =	0,0200	2,2033	ns
TRANSPIRAÇÃO			
Médias (1 a 2) =	1,5680	8,7838	< 0,01
Médias (1 a 3) =	1,9610	10,9853	< 0,01
Médias (1 a 4) =	2,4820	13,9039	< 0,01
Médias (2 a 3) =	0,3930	2,2015	ns
Médias (2 a 4) =	0,9140	5,1201	< 0,01
Médias (3 a 4) =	0,5210	2,9186	ns
TEMPERATURA FOLIAR			
Médias (1 a 2) =	1,6000	9,3411	< 0,01
Médias (1 a 3) =	5,7300	33,4528	< 0,01
Médias (1 a 4) =	9,3500	54,5871	< 0,01
Médias (2 a 3) =	4,1300	24,1117	< 0,01
Médias (2 a 4) =	7,7500	45,2460	< 0,01
Médias (3 a 4) =	3,6200	21,1342	< 0,01

Para a espécie Cumaru houve diferenças ($p < 0,01$) na fotossíntese entre os tratamentos (T1 e T4; T2 e T4; T3 e T4), condutância estomática e taxas transpiratórias (T1 e T3; T1 e T4; T2 e T3; T2 e T4) e temperatura foliar ($p < 0,01$) para maioria dos tratamentos com exceção entre (T1 e T2) (Tabela 6).

Tabela 6. Análise de Variância através da aplicação do teste de Tukey para comparação das taxas fotossintéticas ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), condutâncias estomáticas ($\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), taxas transpiratórias ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) e temperaturas foliares ($^{\circ}\text{C}$) de plantas jovens de cumaru sob 4 tratamentos (T1: 100% de luz e 240 ml $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$; T2: 100% de luz e sem $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$; T3: 80% de sombreamento e 240 ml $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$ e T4: 80% de sombreamento e sem $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{semana}^{-1}$), em condições de viveiro.

FOTOSSÍNTESE			
Tukey:	Diferença	Q	(p)
Médias (1 a 2) =	0,1660	0,4366	ns
Médias (1 a 3) =	0,2420	0,6365	ns
Médias (1 a 4) =	3,1710	8,3403	< 0,01
Médias (2 a 3) =	0,4080	1,0731	ns
Médias (2 a 4) =	3,3370	8,7769	< 0,01
Médias (3 a 4) =	2,9290	7,7038	< 0,01
CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA			
Médias (1 a 2) =	0,0070	0,4327	ns
Médias (1 a 3) =	0,1190	7,3561	< 0,01
Médias (1 a 4) =	0,1350	8,3451	< 0,01
Médias (2 a 3) =	0,1260	7,7888	< 0,01
Médias (2 a 4) =	0,1420	8,7778	< 0,01
Médias (3 a 4) =	0,0160	0,9890	ns
TRANSPIRAÇÃO			
Médias (1 a 2) =	0,4190	2,1055	ns
Médias (1 a 3) =	2,4550	12,3367	< 0,01
Médias (1 a 4) =	2,5900	13,0151	< 0,01
Médias (2 a 3) =	2,8740	14,4422	< 0,01
Médias (2 a 4) =	3,0090	15,1206	< 0,01
Médias (3 a 4) =	0,1350	0,6784	ns
TEMPERATURA FOLIAR			
Médias (1 a 2) =	0,3400	2,7831	ns
Médias (1 a 3) =	1,4800	12,1145	< 0,01
Médias (1 a 4) =	8,2300	67,3663	< 0,01
Médias (2 a 3) =	1,8200	14,8975	< 0,01
Médias (2 a 4) =	8,5700	70,1494	< 0,01
Médias (3 a 4) =	6,7500	55,2518	< 0,01

Para espécie Copaíba houve diferenças ($p < 0,01$) na fotossíntese entre os tratamentos (T1 e T4; T3 e T4) e ($p < 0,05$) entre os tratamentos (T1 e T2; T2 e T3). Para condutância estomática ($p < 0,01$) entre os tratamentos (T1 e T4; T2 e T4; T3 e T4), na transpiração houve diferença ($p < 0,01$) para maioria dos tratamentos com exceção entre (T1 e T2; T1 e T4; T2 e T3; T3 e T4) e ($p < 0,05$) entre (T2 e T4) e sem diferenças entre (T1 e T3) (Tabela 7).

Tabela 7. Análise de Variância através da aplicação do teste de Tukey para comparação das taxas fotossintéticas ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), condutâncias estomáticas ($\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), taxas transpiratórias ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) e temperaturas foliares ($^{\circ}\text{C}$) de plantas jovens de copaíba sob 4 tratamentos (T1: 100% de luz e 240 ml $\text{H}_2\text{O}\cdot\text{semana}^{-1}$; T2: 100% de luz e sem $\text{H}_2\text{O}\cdot\text{semana}^{-1}$; T3: 80% de sombreamento e 240 ml $\text{H}_2\text{O}\cdot\text{semana}^{-1}$ e T4: 80% de sombreamento e sem $\text{H}_2\text{O}\cdot\text{semana}^{-1}$), em condições de viveiro.

FOTOSSÍNTESE			
Tukey:	Diferença	Q	(p)
Médias (1 a 2) =	1,9170	4,0178	< 0,05
Médias (1 a 3) =	0,0210	0,0440	ns
Médias (1 a 4) =	3,5660	7,4738	< 0,01
Médias (2 a 3) =	1,8960	3,9737	< 0,05
Médias (2 a 4) =	1,6490	3,4561	ns
Médias (3 a 4) =	3,5450	7,4298	< 0,01
CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA			
Médias (1 a 2) =	0,0180	2,0771	ns
Médias (1 a 3) =	0,0030	0,3462	ns
Médias (1 a 4) =	0,0650	7,5006	< 0,01
Médias (2 a 3) =	0,0150	1,7309	ns
Médias (2 a 4) =	0,0470	5,4235	< 0,01
Médias (3 a 4) =	0,0620	7,1544	< 0,01
TRANSPIRAÇÃO			
Médias (1 a 2) =	2,0480	7,9424	< 0,01
Médias (1 a 3) =	0,7300	2,8310	ns
Médias (1 a 4) =	3,1570	12,2432	< 0,01
Médias (2 a 3) =	1,3180	5,1114	< 0,01
Médias (2 a 4) =	1,1090	4,3008	< 0,05
Médias (3 a 4) =	2,4270	9,4122	< 0,01
TEMPERATURA FOLIAR			
Médias (1 a 2) =	0,3500	3,5471	ns
Médias (1 a 3) =	7,1000	71,9558	< 0,01
Médias (1 a 4) =	7,8000	79,0500	< 0,01
Médias (2 a 3) =	7,4500	75,5029	< 0,01
Médias (2 a 4) =	8,1500	82,5972	< 0,01
Médias (3 a 4) =	0,7000	7,0942	< 0,01

Inúmeros processos fisiológicos das plantas têm sido correlacionados a estresses hídricos, entre estes a transpiração e a temperatura foliar. Em condições normais, a taxa de transpiração nas folhas é determinada especialmente pela radiação e pela condutância estomática (Santos Filho, 1984). O fechamento estomático, o qual torna mais lento a perda do vapor d'água, reduz a absorção de CO₂ e, conseqüentemente, a fotossíntese (Nogueira, 1997). A temperatura foliar varia de acordo com o comportamento estomático e a perda de calor latente, através da transpiração. A folha que está recebendo luz e/ou que está transpirando é afetada pelos diferenciais de temperatura causados pela absorção diferenciada de radiação (Sheriff e Muchow, 1984).

Souza *et al.* (2001) observaram oscilações às nove horas, nas curvas de fotossíntese, condutância estomática e transpiração em mudas de videira, e que estas mudanças acompanham as variações da radiação e déficit de pressão de vapor. A partir do sétimo dia sem rega foram observados reduções de 50% nas taxas fotossintéticas e valores próximos a zero, a partir desse período para taxas transpiratórias e condutância estomática.

Carneiro *et al* (2008) determinando a condutância estomática e transpiração em plantios de Eucalipto irrigados e não irrigados durante o início do período seco, mostrou que plantas de ambos os tratamentos reduziram suas variáveis com aumento da radiação solar e conseqüentemente da temperatura evitando a desidratação e diminuindo a assimilação de CO₂.

A Análise Multivariada através do Teste de Hotelling (Tabela 8) para comparação dos tratamentos (T1 e T4) para Graviola, Cumaru e Copaíba mostraram diferenças significativas ($p < 0,0001$) no comportamento fisiológico. O déficit hídrico (sem H₂O.semana⁻¹) e o sombreamento excessivo (80%) podem limitar a produtividade das plantas, principalmente porque reduzem variáveis importantes na assimilação do gás carbônico necessária ao crescimento, desenvolvimento e manutenção das plantas nos primeiros meses de vida. Períodos secos de curta duração são freqüentes durante a estação chuvosa na região e podem ser prejudiciais para a sobrevivência de plantas jovens, cujo sistema radicular ainda não está plenamente desenvolvido e os efeitos do sombreamento se tornam especialmente críticos em ambientes florestais (Kanegae *et al.* 2000) ou agroecossistemas de consórcio devido à competição natural entre as espécies.

Lima *et al.* (2008), estudando o crescimento de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinioideae), verificaram que essa espécie apresentou limitações nas condições de luminosidade impostas (50 e 70% de sombreamento), reduzindo variáveis biométricas que condicionam melhor crescimento e desenvolvimento a planta. No entanto, Siebeneichler *et al.* (2008) descobriram que o crescimento de *Hymenaeae courbaril* e *E.*

contortisiliquum sob nível de sombreamento de 80% assim como 30, 50% favorece a formação de mudas mais vigorosas.

Costa e Marengo (2007) constataram uma baixa correlação entre A e Gs e entre Gs e Ψ , confirmando que tanto a fotossíntese como a condutância estomática são parâmetros da planta que respondem simultaneamente a um conjunto de fatores que interagem de forma coordenada, mas altamente complexa. Enquanto, a baixa concentração de CO₂ e a alta irradiância estimulam diretamente a abertura dos estômatos, a baixa umidade e a transpiração excessiva causam diminuição no potencial hídrico foliar, o que pode levar ao fechamento dos estômatos (Hsiao, 1973; Marengo *et al.*, 2006).

Medina *et al.* (1999), estudando fotossíntese, condutância estomática e transpiração em Laranjeira Valência sob estresse hídrico observaram que a fotossíntese aumentou ao redor das 9:00 h, quando atingiu um máximo de 7-8 mmol de CO₂.m⁻².s⁻¹, decrescendo em seguida e mantendo-se praticamente estável até as 16:00 h. A condutância estomática também decresceu após as 9:00 h com médias que foram de 0,08 mol CO₂.m⁻².s⁻¹ até valores próximos a zero e a transpiração às 8:00 h ficaram próximas de zero e ao longo do dia aumentou chegando até 6 mmolH₂O.m⁻².s⁻¹.

Ronquim *et al.* (2009), estudando o crescimento, fotossíntese e potencial em folhas de plantas jovens de *C. langsdorffii*, sob diferentes irradiâncias, encontraram fotoinibição nas folhas durante o período de seca e na sombra, associados com déficit hídrico nas folhas, onde as maiores médias de fotossíntese foram em torno de 1 a 5 μ mol CO₂.m⁻².s⁻¹ até por volta do meio dia, decrescendo com aumento de radiação.

Tabela 8. Análise Multivariada por meio do Teste de Hotelling para comparação do comportamento fisiológico de plantas jovens de graviola, cumaru e copaíba submetidas ao (T1: 100% de luz e 240 ml H₂O.semana⁻¹) e (T4: 80% de sombreamento e sem 240 ml H₂O.semana⁻¹), levando em consideração um conjunto de 4 variáveis (Temperatura foliar-Tf (°C), Taxa Fotossintética-A (μmol CO₂.m⁻².s⁻¹), Condutância Estomática-Gs (mol CO₂.m⁻².s⁻¹) e Transpiração foliar-E (mmol H₂O.m⁻².s⁻¹).

Espécie	GRAVIOLA			
Variáveis	A	Gs	E	Tf
Amostra 1: T1 média =	12,03	0,08	2,65	41,32
tamanho =	10	10	10	10
Amostra 2: T4 média =	7,96	0,01	0,17	31,97
(p) =	< 0,0001	---	---	---
Espécie	CUMARU			
Variáveis	A	Gs	E	Tf
Amostra 1: T1 média =	11,86	0,15	2,86	37,72
tamanho =	10	10	10	10
Amostra 2: T4 média =	8,69	0,02	0,27	29,49
(p) =	< 0,0001	---	---	---
Espécie	COPAÍBA			
Variáveis	A	Gs	E	Tf
Amostra 1: T1 média =	12,05	0,08	3,39	41,70
tamanho =	10	10	10	10
Amostra 2: T4 média =	8,48	0,01	0,23	33,90
(p) =	< 0,0001	---	---	---

Portanto, a absorção de carbono é feita pelas folhas enquanto a de água e nutrientes minerais é feita pelas raízes, implicando no favorecimento da alocação de biomassa nas folhas quando houver limitação de luz e no favorecimento das raízes quando nutrientes minerais se tornarem limitantes para o crescimento (Shipley e Meziane, 2002).

O crescimento e a produtividade primária dos ecossistemas são dependentes principalmente do processo de fotossíntese, que se inicia com a utilização da luz solar para a oxidação de moléculas de água. A energia química armazenada na reação de oxidação é processada pela cadeia de transporte de elétrons nos tilacóides dos cloroplastos por uma série de carregadores a fim de produzir poder redutor (NADPH) e moléculas de alta energia (ATP),

que serão utilizados nas reações de redução de carbono (Melis, 1999). A luz é capturada pelos complexos coletores de luz que afunilam a energia luminosa para os centros de reação fotoquímica nos fotossistemas I e II (Cruz *et al.* 2004).

A absorção de fótons pelas clorofilas, a transferência de energia para os centros de reação e o início da cadeia de transporte de elétrons devem ser bem regulados para prevenir a super-excitação dos fotossistemas, que favorece a formação de espécies altamente reativas e a fotoinibição da maquinaria fotossintética. A regulação está relacionada com os fluxos de ATP e NADPH (Cruz *et al.* 2004).

O CO₂ é difundido da atmosfera até os sítios de carboxilação a partir dos estômatos. Uma vez dentro dos cloroplastos, o CO₂ passa por uma série de reações redutoras conhecida como Ciclo de Calvin (Geiger e Servaites, 1994). O carbono é acumulado inicialmente na forma de carboidratos (amido, polissacarídeos de parede celular, frutanos e sacarose, dependendo da espécie e do compartimento da planta), e posteriormente na forma de ácidos orgânicos, compostos fenólicos solúveis, taninos hidrolizáveis ou lipídeos. O acúmulo de carbono pode acontecer sob condições de estresse (alta intensidade luminosa e baixa disponibilidade de nutrientes, por exemplo) e as reservas de carbono podem sustentar o crescimento quando esse estresse for aliviado (Martin e Smith, 1995).

Uma medida de sucesso durante a regulação diurna da fotossíntese é a habilidade da planta em manter um balanço interno positivo em relação aos diversos processos envolvidos (componentes físico, fotoquímico e bioquímico) enquanto respondem às condições ambientais (Geiger e Servaites, 1994).

CONCLUSÃO

A interação do estresse hídrico e luminoso pode influenciar no desenvolvimento das espécies *A. muricata*, *D. odorata* e *C. langsdorffii* durante os estágios iniciais, principalmente na capacidade fotossintética e transpiratória, condutância estomática e temperatura foliar das plantas.

O estresse luminoso parece afetar muito mais *D. odorata*, por se tratar de uma espécie demandante de luz e rápido crescimento. Enquanto que o estresse hídrico a espécie *C. langsdorffii*, embora seja resistente a deficiência hídrica em cerrado.

Dada a importância econômica das espécies vegetais para populações amazônicas, maior atenção é exigida sobre as mesmas em cenários futuros de intensas mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ayres, M. *et al.* 2007. *Biostat 5.0: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biológicas e Médicas*. Belém-PA.

Batista, M.M.F. *et al.* 2003. Efeito da omissão de macronutrientes no crescimento, nos sintomas de deficiências nutricionais e na composição mineral em gravioleiras (*Annona muricata*). *Revista Brasileira de Fruticultura*, Jaboticabal, 25(2): 315-318.

Carneiro, R.L.C. *et al.* 2008. Consumo de água em plantios de eucalipto: parte 1: determinação da condutância estomática em tratamentos irrigado e não-irrigado. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, 32(1): 1-10.

Clay, J.W.; Sampaio, P.T.B.; Clement, C.R. 2000. *Biodiversidade amazônica: exemplos e estratégias de utilização*. Programa de Desenvolvimento Empresarial e Tecnológico, Manaus-AM. 409 pp.

Costa, G.F.; Marengo, R.A. 2007. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta Amazônica*, 37(2): 229-234.

Cruz, J.A. *et al.* 2004. Plasticity in light reactions of photosynthesis for energy production and photoprotection. *Journal of Experimental Botany*, 56: 395-406.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária da Amazônia Oriental (EMBRAPA). *Resultados de análise de solos*. Embrapa Amazônia Oriental: Laboratório de Solos. 2011.

Geiger, D.R.; Servaites, J.C. 1994. Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C3 plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 45: 235-256.

Gonçalves, J.F.C. *et al.* 2005. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 17: 325-334.

Gonçalves, J.F.C. *et al.* 2010. Análise dos transientes da fluorescência da clorofila a de plantas jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. *Acta Amazônica*, 40(1): 89-98.

Holmes, P.M.; Cowling, R.M. 1993. Effects of shade on seedlings growth, morphology and leaf photosynthesis in six subtropical thicket species from eastern Cape, South Africa. *Forest Ecology Management*, 61:199-220.

Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 24: 519-570.

Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA). 2004. *Floresta Nacional do Tapajós: Plano de Manejo*. Belterra, Pará: IBAMA. 373pp.

Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). 2011. *Dados Climatológicos da Cidade de Santarém-PA no ano de 2011: Estações Meteorológicas Automáticas*. Brasília, DF: INMET.

Kanegae, M.f.; Braz, V.S.; Franco, A.C. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, 23(4): 459-468.

Kozlowski, T.T. 1962. *Tree growth*. The Ronald Press, New York, p.149-170.

Lima, JR. *et al.* 2008. Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Acta Amazônica*, 38(1): 5-10.

Marchese, J.A. *et al.* 2010. Water deficit effect on the accumulation of biomass and artemisinin in annual wormwood (*Artemisia annua* L., Asteraceae). *Braz. J. Plant Physiol.*, 22(1): 1-9.

Marenco, R.A. *et al.* 2006. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. *Functional Plant Biology*, 33(12): 1103-1113.

Martin, C. e Smith, A. M. 1995. Starch biosynthesis. *The Plant cell*, 7: 971-985.

Melis, A. 1999. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage in vivo?. *Trends in Plant Science*, 4(4): 130-135.

Medina, C.L.; Machado, E.C.; Gomes, M.M.A. 1999. Condutância estomática, Transpiração e Fotossíntese em laranjeira 'valência' sob Deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 11(1): 29-34.

Nogueira, R.J.M.C. 1997. *Expressões fisiológicas da aceroleira (Malpighia emarginata D. C.)*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 205p.

Nogueira, R.J.M.C. *et al.* 2001. Alterações na resistência à difusão de vapor das folhas e relações hídricas em aceroleiras submetidas a déficit de água. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13(1): 75-87.

Oren, R. 1999. Survey and synthesis of intra and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, 22(12): 1515-1526.

Ronquim, C.C.; Prado, C.H.B.A.; Souza, J.P. 2009. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) under contrasting irradiances. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 21(3): 197-208.

Santos Filho, B.G. 1984. *Parâmetros biofísicos e fisiológicos associados à economia da água em plantas de cana-de-açúcar (Saccharum spp.) submetidas ao estresse hídrico*. Tese de Doutorado. Universidade de Campinas, Campinas. 158p.

Scheriff, D.W.; Muchow, R.C. 1984. The water relations of crops. Pp. 39-83. In: P. R. Goldsworthy & N.M. Fisher (Eds.), *The Physiology of Tropical Field Crops*. John Wiley & Sons, New York.

Shipley, B.; Meziane, D. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 16(3): 326-331.

Siebeneichler, S.C. *et al.* 2008. Características morfofisiológicas em plantas de *Tabebuia heptaphylla* (vell.) tol. em condições de luminosidade. *Acta Amazônica*, 38(3): 467-472.

Souza, C.R.; Soares, A.M.; Regina, M.A. 2001. Trocas gasosas de mudas de videira, obtidas por dois porta-enxertos, submetidas à deficiência hídrica, *Pesquisa agropecuária brasileira*, Brasília, 36(10): 1221-1230.

Souza, M.H. *et al.* 2006. Disponibilidade hídrica do solo e produtividade do eucalipto em três regiões da bacia do Rio Doce. *Revista Árvore*, 30(3): 399-410.

Tonini, H.; Oliveira Jr., M.M.C.; Schwengber, D. 2008. Crescimento de espécies nativas da Amazônia submetidas ao plantio no estado de Roraima. *Ciência Florestal*, 18: 151-158.