

ANA MARIA BARONI

**Caracterização do sistema fotossintético em folhas
de plantas jovens de *Caesalpinia echinata* Lam.
(pau-brasil)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

São Paulo

2005

ANA MARIA BARONI

**Caracterização do sistema fotossintético em folhas
de plantas jovens de *Caesalpinia echinata* Lam.
(pau-brasil)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

ORIENTADOR: DR. MARCOS SILVEIRA BUCKERIDGE

CO-ORIENTADOR: DR. MARCOS PEREIRA MARINHO AIDAR

“É melhor tentar, que preocupar-se e ver a vida passar.

É melhor tentar, ainda que em vão, que sentar-se fazendo nada até o final.

Prefiro na chuva caminhar que dias tristes em casa me esconder.

Prefiro ser feliz embora louco, que em conformidade viver”

Martin Luther King

Agradecimentos

À Seção de Plantas Ornamentais do Instituto de Botânica (IBt) por ter disponibilizado o espaço físico para montagem dos sombrites e colocação das mudas e aos seus funcionários pela ajuda durante a manutenção do experimento.

A dona Helena e ao Sr. Luís da Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas do IBt por terem me acompanhado durante a montagem e manutenção do experimento.

A Dr. Rita de Cássia Leone Figueiredo Ribeiro pelo recurso financeiro obtido através do Projeto Pau-Brasil para a aquisição de vigas para a montagem os sombrites.

Ao Dr. Carlos A. Joly pelo empréstimo do fluorômetro.

Ao pessoal da secretaria da Pós-Graduação do Instituto de Botânica, principalmente à Márcia que sempre teve paciência e grande atenção comigo.

A todos os amigos de fora do IBt, Tia Lívia, Cidona, Pati e João que agüentaram minha neurose e alterações de humor, especialmente a dona Yoli por ter muita paciência.

As minhas amigas da seção: Márcia Débora, Denise, Josimara, Vanessa, por terem me incentivado e sempre estar dispostas a ajudar. Especialmente para Josimara pela companhia na redação noturna da tese e pelos “xxxiiiiiiiiuuussss”!!!! Que me proporcionavam grandes risadas (nem a coruja escapou!).

A minha grande amiga (praticamente banana gêmea ou “filipinhas”) que me acompanhou durante todo o meu trabalho sempre dando grandes conselhos. Companheira das horas mais difíceis que sempre terminavam em enormes câimbras abdominais de risadas. Agradeço por toda a ajuda na confecção e revisão dos detalhes (que ela adora fazer...). Enfim, por ter acreditado em mim.

Ao Dr. Marcos S. Buckeridge pela oportunidade.

Agradeço aos meus queridos pais e irmãos, pois sem eles nada disso poderia ter sido feito.

Índice

1. Introdução	1
2. Objetivo	10
3. Material e Métodos	11
3.1 - Descrição da espécie	11
3.2 - Preparação das plantas e obtenção de dados preliminares	12
3.3 - Medida de massa fresca e seca	14
3.4 - Análises de crescimento	15
3.5 - Ciclo diurno de assimilação de CO ₂	15
3.6 - Fluorescência da clorofila	17
3.7 - Plasticidade	17
3.8 - Respiração no escuro (Re), Ponto de Compensação de luz (PCL) e Assimilação Máxima (Amax)	19
3.9 - Análise Estatística	20
4. Resultados	21
4.1 - Análises de Crescimento	21
4.2 - Assimilação de CO ₂	27
5. Discussão	40
5.1- Influência da luminosidade no crescimento de plantas de pau-brasil	40
5.2 - Plasticidade, Aclimação da fotossíntese e respiração em plantas de pau-brasil	44
6. Conclusão	51
7. Literatura Citada	53
8. Resumo	64
9. Abstract	66

1. Introdução

A espécie *Caesalpinia echinata* Lam., conhecida pelos indígenas por ibirapitanga (madeira vermelha), recebeu dos portugueses os nomes de pau-de-tinta, pau-brasil e pau-pernambuco, e começou a ser explorado comercialmente desde o início do século XVI até 1875 (Souza 1984), quando verificaram que as matas das novas terras do domínio português eram ricas em corantes de origem vegetal, de cor vermelha e que poderia significar lucro para a Coroa Portuguesa.

Desde o século XI, o corante era valorizado e utilizado. Com a Revolução Industrial, aumentou a procura por novos corantes, principalmente àqueles que tingiam tecidos delicados de púrpura para então se tornarem um símbolo de nobreza (Coelho 1970).

Por causa de sua exploração e importância econômica, o pau-brasil acabou inspirando o nome do território que tinha sido chamado de Ilha ou Terra de Santa Cruz e Terra de Vera Cruz. Assim, o termo que inicialmente designava apenas aqueles que trabalhavam com a extração do pau-brasil, passou a ser usado para aqueles que aqui viviam e nasciam (brasileiros) e assim, a colônia, passou a ser chamada de Brasil (Prado Júnior 1989).

O território brasileiro começou a ser ocupado pela Costa Atlântica, na zona de matas ou região denominada como Costa do Pau-brasil, que era a referência geográfica utilizada pelos mercadores do século XVI, que abrangia parte do litoral brasileiro entre Cabo Frio - RJ e Cabo São Roque - RN (Souza 1939). Nesta região, a espécie *Caesalpinia echinata* Lam., foi intensamente explorada devido ao seu corante.

Sendo encontrada quase que imediatamente pelos descobridores (Neiva 1941), o pau-brasil é uma espécie mais litorânea que sertaneja, ocorrendo em uma faixa ao longo do litoral, nas proximidades de Natal (Rio Grande do Norte) até o Rio de Janeiro (Rizzini 1971).

Originalmente, a distribuição geográfica do pau-brasil parece ter sido muito mais ampla do que se admite na atualidade, possivelmente ocorrendo do Estado do Rio de Janeiro até o Ceará (Coimbra Filho & Câmara 1996), porém, atualmente é difícil estabelecer a distribuição geográfica

do pau-brasil de forma precisa por causa da fragmentação do complexo da Floresta Pluvial Atlântica (Cardoso et al. 1998).

A exploração do pau-brasil caracterizou o primeiro ciclo econômico de uma série de outros, baseados na utilização de espécies vegetais nativas dos biomas brasileiros (Prado Júnior 1989), sendo registrado como uma das primeiras interferências responsáveis pelo desmatamento e fragmentação do bioma da Mata Atlântica ao longo de toda a faixa litorânea (Hueck 1972, Mello Filho 1991/1992, Almeida 2000). A exploração do pau-brasil foi acentuada no período de colonização do território brasileiro, sendo intensamente retirada das florestas nativas e transportada na forma de madeira para Portugal. Supondo-se que a espécie ocorria nas baixas altitudes da costa brasileira, com densidade de quatro árvores por hectare, cada uma com um diâmetro ideal de corte de aproximadamente meio metro, calcula-se que foram devastados cerca de seis mil quilômetros quadrados de Floresta Pluvial Atlântica no primeiro século de exploração (Warren 1996). Outra estimativa para o mesmo período é de dois milhões de árvores derrubadas (Pinto 1999), muitas delas com um metro de diâmetro e dez a 15 metros de altura (Prado Júnior 1965).

Mesmo com o surgimento do ciclo econômico da cana-de-açúcar (Ribeiro 1977), o pau-brasil ainda continuou a ser explorada, porém de forma menos intensa, até 1875 (Souza 1939), de maneira que sua distribuição original foi reduzida a pequenos remanescentes na atualidade. O pau-brasil foi considerado extinto durante cerca de 100 anos e sua história pode ser dividida em três períodos: de 1500 a 1875 o período econômico; de 1876 a 1972 os de extinção; e de 1973 em diante os de recuperação, com o início da Campanha do pau-brasil pela Universidade Federal Rural de Pernambuco.

O pau-brasil é apenas uma das espécies que compõe o complexo sistema vegetacional denominado Mata Atlântica que engloba um mosaico diversificado de ecossistemas, incluindo manguesais, florestas de restinga e florestas pluviais (Joly et al. 1999). A estrutura e a composição florística deste bioma são bastante distintas, sendo determinadas por vários fatores, incluindo a elevada diversidade de solos, relevos e climas (Mello Filho 1991/1992).

Na atualidade, a Mata Atlântica também tem sido fortemente pressionada por intensa ocupação humana (cerca de 80 milhões de habitantes aglomerados em grandes metrópoles) e por pólos industriais, o que tem contribuído de forma decisiva para a sua degradação e devastação (Mello Filho 1991/1992). Em função disso, a Mata Atlântica é um dos biomas brasileiros mais ricos em espécies, com alta incidência de endemismo (Peixoto 1991/1992). Devido à alta diversidade florística, este bioma está incluído entre os cinco maiores ecossistemas do mundo, em número de espécies, sendo considerado um "hot spot" de importância para a conservação da biodiversidade do planeta (WCMC 1992, Myers et al. 2000). No entanto, pouco se conhece sobre o ciclo de vida das inúmeras espécies e, conseqüentemente, sobre sua importância para a manutenção desse complexo mosaico de ecossistemas.

Sua destruição para fins diversos, ainda registrados nos dias atuais, precisa ser revertida para que a diversidade possa ser conservada (Joly et al. 1999) e um dos motivos de destruição da Mata Atlântica está ligado à produção de energia proveniente da biomassa, além prática da agricultura e criação de pastos (Brito 1990).

A biomassa vegetal é resultado da incorporação de carbono através da fotossíntese que é o único processo de importância biológica que pode armazenar energia. Dessa forma, grande parte dos recursos energéticos do planeta resulta da atividade fotossintética (Taiz & Zeiger 1998). O termo fotossíntese significa literalmente "síntese usando a luz". Os organismos fotossintéticos utilizam a energia solar para sintetizar componentes orgânicos que não podem ser formados sem a entrada de luz. A energia armazenada nestas moléculas pode ser usada mais tarde em processos celulares do vegetal (Taiz & Zeiger 1998).

Antes mesmo da germinação, as reservas das sementes (biomassa) possuem grande importância no estabelecimento do indivíduo no ambiente e seu sucesso, pois, sua mobilização sustentará a plântula nos estádios iniciais de seu desenvolvimento. Isto é de grande importância, pois nesta fase heterotrófica, onde ocorre a germinação da semente e o estabelecimento da plântula, envolvendo o desenvolvimento rápido de um sistema radicular eficiente, o sistema fotossintético

ainda está completando o seu desenvolvimento, que logo permitirá uma assimilação de carbono maior do que a perda por respiração, levando a planta a uma condição autotrófica (Buckeridge et al. 2000).

Sendo assim, o estabelecimento inicial do sistema fotossintético em plântulas recém-germinadas parece estar relacionado ao metabolismo das reservas da semente (Einig et al. 1999). Em leguminosas, as reservas estão presentes no endosperma ou nos cotilédones e é após a mobilização destas reservas que a plântula passa a ser dependente da fixação de carbono através da fotossíntese (Buckeridge et al. 2000). Observações preliminares em um bosque homogêneo experimental sugerem que o pau-brasil seja uma espécie formadora de banco de plântulas e que as reservas de suas sementes sejam rapidamente metabolizadas. Além disso, banco de plântulas desta espécie também foi observado em locais de intenso impacto antrópico no Estado do Rio de Janeiro (Rodrigues 1998), sugerindo uma grande inter-relação entre atividade fotossintética e intensidade luminosa para atingir o estágio adulto. Esses fatos sugerem que a estratégia de estabelecimento do pau-brasil seja a de iniciar rapidamente o estabelecimento de um sistema fotossintético eficiente para servir como fonte de carbono e energia para seu crescimento inicial.

A condição prévia para o processo fotossintético ocorrer é a absorção de energia radiante pelos cloroplastos. Esta organela está envolvida por uma membrana dupla e seu estroma contém um sistema de membranas formando os tilacóides (com pigmentos fotossinteticamente ativos), local onde acontece a conversão da energia radiante em energia química (Larcher 2000). Quando os cloroplastos absorvem a radiação fotossinteticamente ativa, dois sistemas de pigmentos começam a trabalhar em série. Nos pigmentos - antena, (clorofila), os quanta de luz são absorvidos e a energia é passada para o centro de reação. O fotossistema I (PS I) é filogeneticamente o mais antigo e consiste em vários pigmentos ordenados, nos quais a clorofila é predominante. O fotossistema II (PS II) contém mais clorofila b e xantofila que o PSI. A xantofila tem papel importante no desvio da energia excedente (ciclo da xantofila). Somente uma parte da energia radiante absorvida é aproveitada no processo fotoquímico; o restante é convertido em radiação fluorescente e calor. O

registro da fluorescência em folhas intactas (fluorescência da clorofila *in vivo*), especialmente durante a fase de indução pela exposição à radiação após uma fase de escuro (efeito Kautsky), permite avaliar o estado do fotossistema para a síntese de ATP, ou seja, permite avaliar a adaptação à radiação e detecção das mudanças do aparato fotossintético durante o desenvolvimento da planta ou durante o estresse (Larcher 2000). Para tanto, calcula-se os valores de F_v/F_m (figura 1) através da fórmula: $F_m - F_0/F_m$, para verificar o rendimento do fotossistema depois da adaptação ao escuro e apresenta valores reduzidos quando há fotoinibição, indicando maior perda da energia absorvida pela fluorescência da clorofila (Luttge 1997).

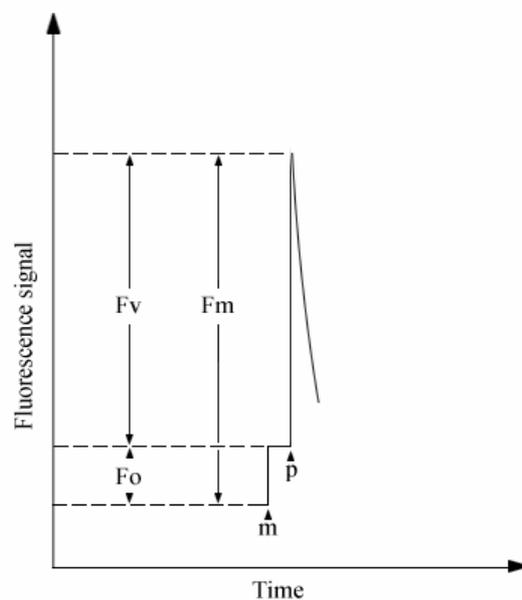


Figura 1. Desenho esquemático do efeito Kautsky. Curva de análise de fluorescência da clorofila, onde p = pulso de saturação de luz actínica; m = luz de medida (basal); F_0 = fluorescência mínima; F_v = fluorescência máxima variável; F_m = Fluorescência máxima.

Os processos do desenvolvimento vegetal estão intimamente relacionados à luz (Salisbury & Ross 1992), tanto por sua importância na produção de fotossintatos como por representarem um sinal seguro de mudança de estação, garantindo à planta preparar-se para condições adversas

(Vince-Prue 1975). Por isso, a luz é um dos fatores ambientais mais críticos na determinação do êxito de alguns indivíduos de certas espécies em relação a outras, sendo a competição por luminosidade de fundamental importância para o crescimento e a sobrevivência das espécies (Gomez-Pompa & Vázquez-Yanez 1976).

A estrutura das florestas tropicais permite que pequena quantidade de luz alcance o nível do solo (menos de 1% da radiação fotossinteticamente ativa - PAR) (Chazdon & Fetcher 1984, Januário et al. 1992). Dessa forma, o crescimento de muitas plântulas em florestas fica limitado à disponibilidade de luz que varia com as horas do dia, com as estações do ano, com a movimentação das folhas do dossel ou à queda de outros indivíduos ao redor (Osunkoya & Ash 1991, Lee et al. 1997, Pearcy 1997), criando clareiras e levando à plântula a ficar exposta a repetidos episódios de alta luminosidade. Neste caso, a luz aumenta normalmente por um período de meses ou anos, mas decai gradualmente com o restabelecimento da vegetação. Muitas plântulas desenvolvem estratégias para crescer e se estabelecer neste ambiente de pouca luminosidade (OsunKoya et al. 1994, Claussen 1996). Dentro do próprio dossel, o crescimento de folhas novas sombreia as mais antigas, causando uma grande redução do PAR. Folhas do dossel experimentam grandes mudanças diurnas no PAR, enquanto aquelas na sombra podem experimentar breves episódios de “sunflecks”, que pode aumentar o PFD (Photon Flux Density) de 50 a 700 em segundos (Souza & Buckeridge 2004).

Em baixas condições de luminosidade, a parte aérea retém maior quantidade de fotossintatos provocando um aumento da área foliar para aumentar a superfície fotossintética, assegurando maior rendimento em baixa intensidade luminosa, e conseqüentemente, compensar as baixas taxas fotossintéticas por área foliar, uma característica de folhas sombreadas (Jones & McLeod 1990). Assim, diminui a quantidade de carbono para o crescimento das raízes. A área foliar é normalmente um fator usado na avaliação da tolerância de espécies à sombra. Em condições de baixa quantidade de nutrientes e disponibilidade de água, as raízes retém maior quantidade de carbono para se desenvolver mais em busca destes recursos, deixando menos nutrientes para as folhas (Brouwer 1962). Conseqüentemente, o crescimento é limitado pela disponibilidade de nutrientes e água como

também, a baixa luminosidade é um fator limitante para o desenvolvimento das raízes. O excesso de fotossintatos é transportado para as partes da planta onde há necessidade de maior captação de um determinado recurso (Brouwer 1962).

As espécies arbóreas variam grandemente na sua capacidade de responder a alterações na disponibilidade de luz (Thompson et al. 1992). Quando plântulas experimentam uma mudança nas condições de luz, a maioria delas é capaz, em maior ou menor grau, de aclimatar-se à mudança ocorrida (Kitajima 1996). A aclimatação de plantas à quantidade de luz incidente ocorre no sentido de maximizar o ganho total de carbono que pode se dar através de dois caminhos: a) mudanças nas propriedades de assimilação de carbono pelas folhas, envolvendo ajustes fisiológicos e morfológicos e alterações nas características das folhas relacionadas à fotossíntese, como a razão clorofila a/b, espessura foliar resultando no aumento da relação massa foliar/área foliar (Lee et al. 1996), teor de nitrogênio; densidade estomática (Lee et al. 2000) e/ou; b) mudança no padrão de alocação de biomassa em favor de parte vegetativa mais severamente afetada pela mudança (Osunkoya et al. 1994) ocorrendo alterações na proporção de tecidos fotossintetizantes em relação aos não fotossintetizantes, influenciando no controle do acúmulo e modificação da distribuição de biomassa na planta (Popma & Bongers 1991, Osunkoya et al. 1994, Vilela & Ravetta 2000), variação na altura do caule (Poorter 1999), e orientação das folhas (Ishida et al. 1999). Espécies adaptadas plasticamente à radiação solar dependem do ajuste do aparato fotossintético, convertendo a energia radiante em carboidratos, e conseqüentemente, promovendo crescimento (Inoue & Torres 1989, Engel 1989, Villela & Ravetta 2000).

Freqüentemente as análises do crescimento de mudas são utilizadas para predizer o grau de tolerância das diferentes espécies ao sombreamento. Acredita-se que as espécies tolerantes apresentam um crescimento mais lento em relação às não tolerantes, devido suas taxas metabólicas mais baixas (Grime 1965, 1977). O rápido crescimento em altura quando sombreadas é um mecanismo de adaptação das plantas competitivas (Grime 1977) ou nômades (Tinoco & Vázquez-

Yanes 1985), como forma de escape ao déficit de luz, já que estas não são capazes de tolerar baixas intensidades luminosas através do reajuste de suas taxas metabólicas.

A capacidade de aclimação a mudanças na intensidade de luz é variável de espécie para espécie e pode depender do gradiente de luz que as espécies recebem (Poorter 1999) ou de seu estágio sucessional (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1994).

Tendo por base a resposta de crescimento das espécies vegetais à luz, costuma-se distinguir dois grupos sucessionais extremos: a) as de estágio inicial de sucessão (pioneiras), germinam, sobrevivem e crescem somente em clareiras, consideradas intolerantes à sombra e b) as de estágio final de sucessão (clímax), que germinam e sobrevivem em ambientes sombreados do subosque e, portanto tolerantes à sombra (Whitmore 1990). Entretanto entre estes dois estágios extremos, já se conhece um grande número de espécies, ocupando estágios intermediários na sucessão (Osunkya et al. 1994).

A capacidade das plantas em responder a luz com eficiência e flexibilidade é fundamental para a manutenção e permanência de uma determinada espécie no ecossistema. De fato observamos que em qualquer processo sucessional, as espécies estão presentes no ecossistema por períodos definidos. Em geral, as espécies são agrupadas em pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e climácicas (Gandolfi et al. 1995, Aidar et al. 2001).

Bazzaz & Pickett (1980) propuseram a idéia de que as espécies que se desenvolvem sob o dossel possuem um metabolismo que opera constantemente para manter o organismo continuamente adaptado aos baixos níveis de luz e recursos. Os autores sugerem que, por outro lado, as que dependem de clareiras possuem maior flexibilidade metabólica e por isso têm maior capacidade de responder às variações ambientais.

As mudanças no ambiente luminoso que ocorrem durante uma longa escala de tempo envolvem a aclimação do aparato fotossintético (Percy 1997). Mudanças curtas de alguns segundos ou até um dia, envolvem uma resposta regulatória do aparato fotossintético como a ativação das enzimas fotossintéticas pela luz, regulação estomática, o estímulo do mecanismo de

dissipação de energia excessiva pela luz e o movimento das folhas em algumas espécies que regulam a captura de luz pela superfície. Esta resposta permite manter um balanço entre o suprimento de energia dado pela luz e a capacidade dos componentes para processar essa energia. Normalmente, eles mantêm a alta eficiência do uso da luz, enquanto minimizam o potencial de dano fotoinibitório frente às grandes mudanças na entrada de luz (Pearcy 1997).

Resultados de vários estudos indicam que, essencialmente, todas as espécies têm um potencial considerável de aclimação. Porém, em ambientes com excesso de luminosidade só ocorre em algumas delas (Pearcy 1997).

As diferenças na capacidade fotossintética em relação às altas intensidades luminosas entre plântulas de espécies pioneiras e climáticas, ou entre espécies maduras ou tardias, têm sido surpreendentemente pequenas (Riddoch et al. 1991). Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1991) sugeriram que a plasticidade e aclimação podem ser distinguidas da seguinte forma:

- Espécies climáticas transferidas de um local de baixa intensidade luminosa não aclimatam em alta intensidade luminosa (baixa aclimação), mas podem crescer bem se mantidas continuamente sob baixa ou alta luminosidade (alta plasticidade).
- Espécies pioneiras podem crescer em baixa ou alta luminosidade e mostrar considerável estimulação depois de transferidas de um local de baixa para alta luminosidade (alta plasticidade e alta aclimação).

Segundo Kamaluddin & Graece (1992a, b) e Turnbull et al. (1993), a aclimação pode ser estudada de várias formas. De forma mais simples, a resposta de folhas maduras é monitorada através de sinais de danos e cobertura em curto espaço de tempo (horas) usando-se técnicas de medição de fluorescência e medição da taxa fotossintética. Porém, as mudanças anatômicas, que levam ao aumento da taxa de assimilação, podem também ocorrer em folhas totalmente desenvolvidas que experimentam aumentos e quedas nos níveis de luminosidade. De outro modo, aclimação pode ser estudada através da comparação do desempenho da folha formada antes e depois da exposição a novas condições de luz (simulando a abertura de clareiras). Algumas

mudanças podem não ocorrer até muitas folhas novas serem formadas (Sims & Pearcy 1992), sendo que o tempo de aclimação depende da taxa de produção foliar.

Estudos comparando o desempenho da planta sob condições constantes de luz (plasticidade) podem superestimar a resposta da planta às mudanças de radiação (aclimação) por não medirem exatamente os efeitos alcançados bioquimicamente ou a distribuição da biomassa, que pode interferir na aclimação (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1991). A aclimação assim se refere à resposta de aumento no número de folhas existentes ou nas áreas de novas folhas após a troca de ambiente luminoso. É o processo que permite mudanças na forma de utilização da luz pelo aparato fotossintético, dependendo do regime luminoso sob o qual as folhas se desenvolvem (Chazdon et al. 1996). Por outro lado, plasticidade se refere à resposta fenotípica sob constantes e contrastantes condições ambientais (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1991, Chazdon et al. 1996).

O grau de plasticidade em relação à variação de luz inerente a cada espécie, pode ter papel fundamental na sobrevivência de plantas em ambientes contrastantes e variáveis, como o das florestas tropicais, e pode explicar diferenças na distribuição ecológica e geográfica das espécies (Petit et al. 1996).

2. Objetivo

Caracterizar a plasticidade fotossintética em plantas jovens de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil) submetidas a diferentes intensidades de luz.

3. Material e Métodos

3.1 - Descrição da espécie

Planta espinhenta que pode atingir de 8 a 12 m de altura com tronco de 40 a 70 cm de diâmetro. Possui folhas compostas bipinadas que variam de 10 a 15 cm de comprimento, com 5 a 6 pares de pinas de 8 a 14 cm de comprimento. Os folíolos são em número de 6 a 10 pares por pina, de 1 a 2 cm de comprimento (figura 1). Ocorre do Ceará ao Rio de Janeiro na Floresta Pluvial Atlântica, sendo particularmente freqüente no sul da Bahia (Lorenzi 1992).



Figura 1. Aspecto da espécie *Caesalpinia echinata* Lam. e detalhe da floração.

3.2 - Preparação das plantas e obtenção de dados preliminares

Plântulas de pau-brasil provenientes da Reserva Biológica Estação Experimental de Mogi Guaçu acondicionadas em tubetes chegaram ao Instituto de Botânica (IBt) em 17 de novembro de 2002. Após uma semana, as plântulas foram transplantadas para vasos contendo terra vegetal e casca de *Pinus* na proporção 2:1 em casa de vegetação. Depois de sete meses (22/07/03) nessas condições, foram feitas medidas de altura (colo até o ápice) (figura 2) e contado o número de folhas.

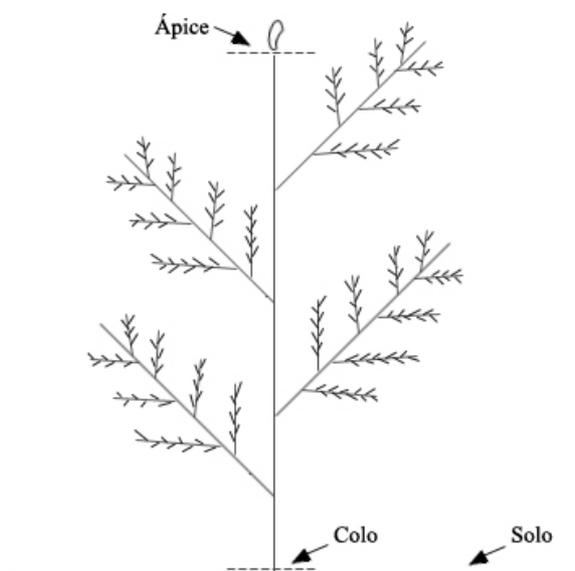


Figura 2. Desenho esquemático de uma plântula de *Caesalpinia echinata* (pau-brasil), indicando os limites para a medida de altura.

A partir dos dados de altura, foram selecionadas plantas homogêneas para serem transferidas para os sombrites com condições de 20%, 40% e 80% de luz solar total (LST) na Seção de Plantas Ornamentais do Instituto de Botânica. Os sombrites foram colocados a 2,5 m de altura, de forma que as laterais também fossem cobertas (figura 3). As plantas foram regularmente adubadas com Osmocot (adubo comercial).

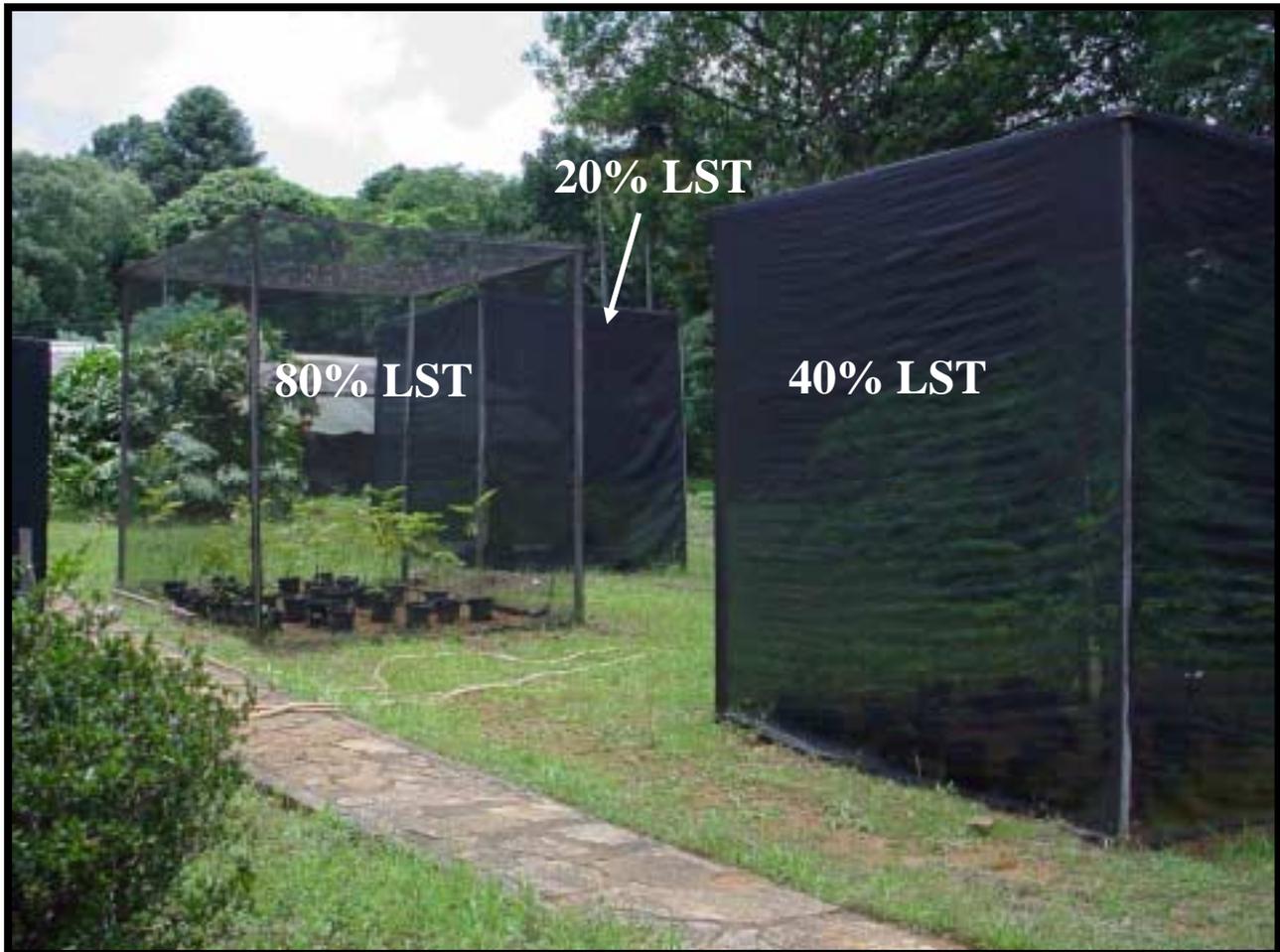


Figura 3. Foto das plantas de *Caesalpinia echinata* nos sobrites em condições de 20%, 40% e 80% de luz solar total (LST), na Seção de Plantas Ornamentais do Instituto de Botânica.

Em condições parcialmente controladas de luminosidade, foram realizadas durante todo o período de experimento, medidas de altura, área foliar (comprimento e largura), contagem do número de folhas, ciclos diários e curvas de resposta à luz com três repetições e em parcelas constituídas por quatro plântulas.

As medidas de altura, bem como as de área foliar foram obtidas através do uso de régua graduada. Para poder estimar a área foliar, folíolos de diferentes tamanhos e idades foram coletados e tiveram a largura e o comprimento medidos ($C \times L = \text{área foliar}$). Em seguida foi feita uma medida destrutiva (destaques das folhas) para a obtenção da área foliar no aparelho “Leaf Area and

Analyser” da Skye Instruments. Com estes dados, foi obtida a equação da reta ($y = 0,7107x$. $R^2 = 0,984$), a partir da qual os valores de comprimento e largura foram utilizados para o cálculo da área foliar estimada utilizando o fator de correção (figura 4).

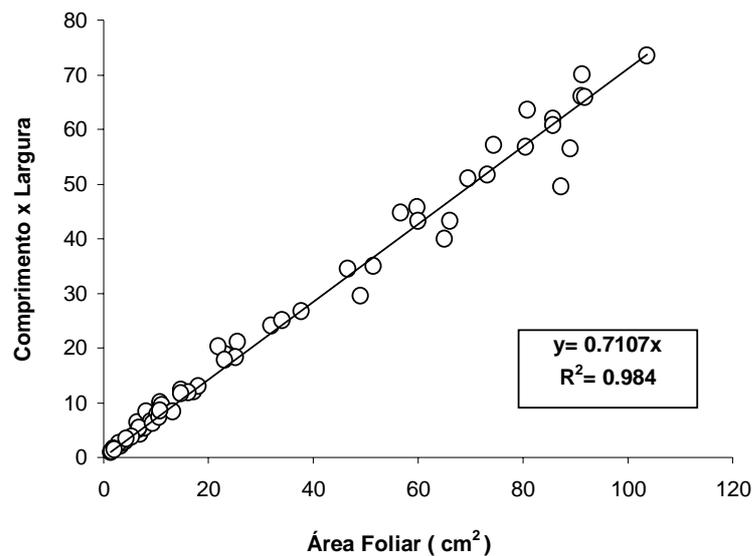


Figura 4. Correlação entre comprimento x largura das folhas e área foliar das mesmas para obtenção da equação da reta para cálculo da área foliar estimada.

3.3 - Medida de massa fresca e seca

Após a coleta dos últimos dados biométricos e de assimilação (01/05), as plântulas foram retiradas dos vasos, lavadas e separadas por partes: folhas, caule e raiz. As raízes foram lavadas em água corrente para retirar a terra. Em balança analítica de precisão com capacidade de até 100 mg, as partes foram pesadas separadamente. As partes das plântulas foram colocadas em sacos de papel devidamente identificadas e secas em estufa a 80°C, durante 48 horas (Nakazono et al. 2001).

3.4 - Análises de crescimento

No final do experimento, o crescimento foi avaliado através da utilização dos parâmetros de área foliar, número de folhas e massa de matéria seca, que foram empregados para o cálculo da Razão de Área Foliar ($RAF = \text{área foliar total} / \text{massa seca total}$); Área Foliar Específica ($AFE = \text{área foliar} / \text{massa foliar seca}$); Massa Foliar Específica ($MFE = \text{massa foliar seca} / \text{área foliar}$) que é o inverso da AFE e dá uma estimativa da espessura foliar; Razão de Massa Foliar ($RMF = \text{massa foliar seca} / \text{massa seca total}$); Razão Raiz Parte Aérea ($R:PA = \text{massa seca da raiz} / \text{massa seca da folha}$) (Hunt 1982).

3.5 - Ciclo diurno de Assimilação de CO₂

Para avaliar as variações das taxas fotossintéticas ao longo do dia (ciclo diário), foi utilizado o aparelho para medidas de troca de gases (IRGA 6400 - LICOR) com um tipo de câmara que registra dados do ambiente, como: radiação solar, umidade relativa do ar, temperatura do ambiente, da folha e CO₂ e tem como principal objetivo verificar o horário do dia onde ocorre a assimilação máxima, além de permitir relacionar a fotossíntese com as oscilações ambientais. Os ciclos diários foram baseados em medidas pontuais de fotossíntese e foram feitos com três repetições por tratamento com intervalo de uma hora entre as medidas. Para esta análise, bem como em curvas de luz, foi utilizada a segunda folha que estava expandida (figura 5) e com atividade fotossintética máxima (verificado em experimento piloto em 06/2001) (figura 6). O segundo ciclo foi realizado em setembro de 2003 (dois meses após a transferência para os sombrites) e outro em fevereiro de 2004 (sete meses após a transferência para os sombrites).

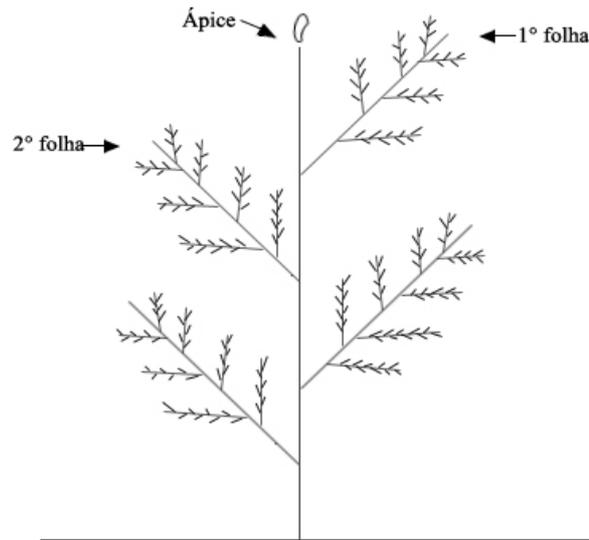


Figura 5. Desenho esquemático de uma plântula de *Caesalpinia echinata*, mostrando a segunda folha jovem e expandida utilizada para as medidas de assimilação de CO₂.

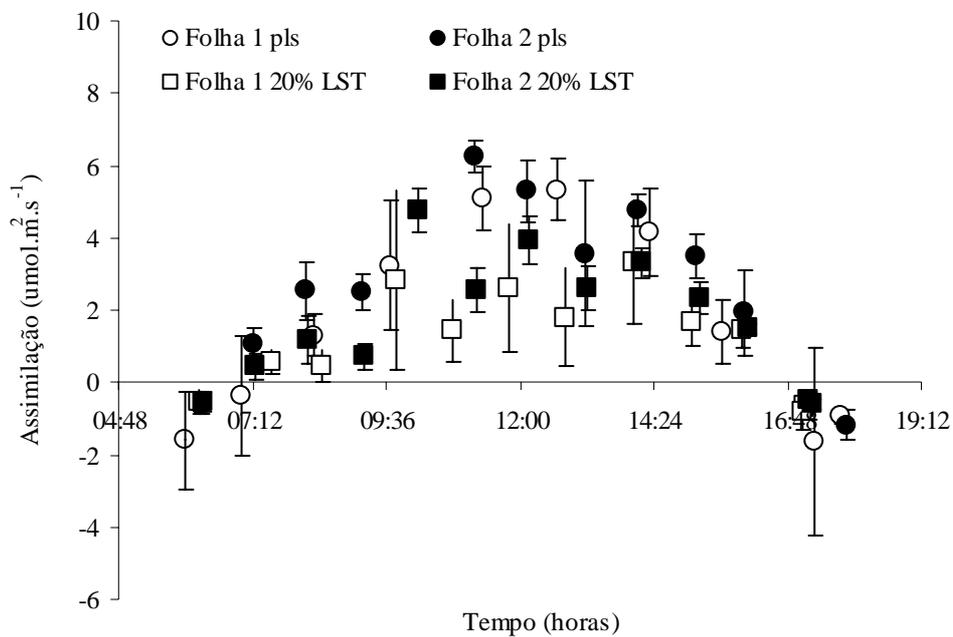


Figura 6. Ciclo diário de assimilação de CO₂ de plantas de *Caesalpinia echinata* em 2001. Foram analisadas as primeiras e segundas folhas em pleno sol (pls) e em 20% de luz solar total (LST).

Depois de estabelecidos o horário e a radiação onde a fotossíntese era máxima (figura 6), foi realizada a curva de resposta a diferentes intensidades luminosas (curvas de luz) com o mesmo aparelho (IRGA 6400 - LICOR), utilizando uma câmara especial que realiza automaticamente um incremento luminoso. A obtenção das curvas de luz tem como objetivo definir o ponto de compensação e saturação luminosa. As curvas de luz foram realizadas após um período de oito meses de permanência das plantas sob os sombrites de 20%, 40% e 80% de LST (de 07/2003 a 03/2004). Foram utilizadas três plantas por tratamento.

3.6 - Fluorescência da clorofila

Os valores de fluorescência da clorofila (F_v/F_m) foram coletados com auxílio do Fluorômetro Portátil PAM - 2000 (Portable Chlorophyll Fluorometer) nos meses de janeiro, março, abril e julho de 2004 e março de 2005, quando as plântulas já estavam há seis meses em condições controladas de luminosidade em sombrites de 20%, 40% e 80% de LST.

3.7 - Plasticidade

Após oito meses (276 dias) de crescimento em sombrites, foi feita a análise da capacidade de adaptação das plantas frente a mudanças de radiação (Plasticidade). As plantas foram transferidas das condições de luz que estavam inicialmente para condições cruzadas de ambiente luminoso (plasticidade) em abril de 2004. Dos três tratamentos de luminosidade, 20%, 40% e 80%, foram selecionadas 12 plantas para o experimento de plasticidade. A cada tratamento, um subgrupo composto por quatro plantas permaneceu como controle, e outros dois subgrupos de quatro plantas foram transferidos para os outros dois tratamentos luminosos (figura 7).

Assim, foram avaliadas as respostas às alterações do ambiente luminoso em todas as situações: de 80% para 40% e de 80 % para 20% de LST; de 40% para 80% e de 40% para 20% de LST; e de 20% para 40% e de 20% para 80% de LST. As medidas de fotossíntese neste caso foram realizadas em novembro de 2004 e em maio de 2005. Foram analisadas as folhas maduras em curto período (MCP) que já estavam expandidas antes da troca, analisada com dez dias em novas condições de luz, folhas maduras a longo período (MLP) que já estavam a sete meses em novas condições de luminosidade, as folhas jovens de curto período (JCP) que nasceram nas novas condições de luz cinco meses após a troca e folhas jovens de longo período (JLP) que nasceram nas novas condições de luz 11 meses após a troca de ambiente luminoso.

3.8 - Respiração no escuro (Re), Ponto de compensação de luz (PCL) e Assimilação máxima (Amax)

Os valores de respiração no escuro (Re) foram obtidos no final da curva de assimilação de CO₂, no momento de ausência de luz. Os valores deste parâmetro, portanto, são negativos e são maiores ou menores para a formação de ATP (energia) através do processo respiratório (figura 8).

O ponto de compensação de luz (PCL) é representado pela radiação, na qual a mesma taxa de CO₂ liberada pela respiração é fixada pela fotossíntese, refletindo balanço entre a fotossíntese e a respiração em função do fluxo de fótons (PFD - *photon flux density*) (Taiz & Zeiger 1998) (figura 8). A assimilação máxima (Amax) caracteriza o comportamento das espécies vegetais em relação à utilização do recurso. Essa medida é obtida através da exposição da planta a curvas de resposta a luz, onde a fotossíntese é medida em irradiâncias variáveis (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1996). Geralmente, quanto maior for o valor da assimilação máxima, maior será o ganho fotossintético (figura 8).

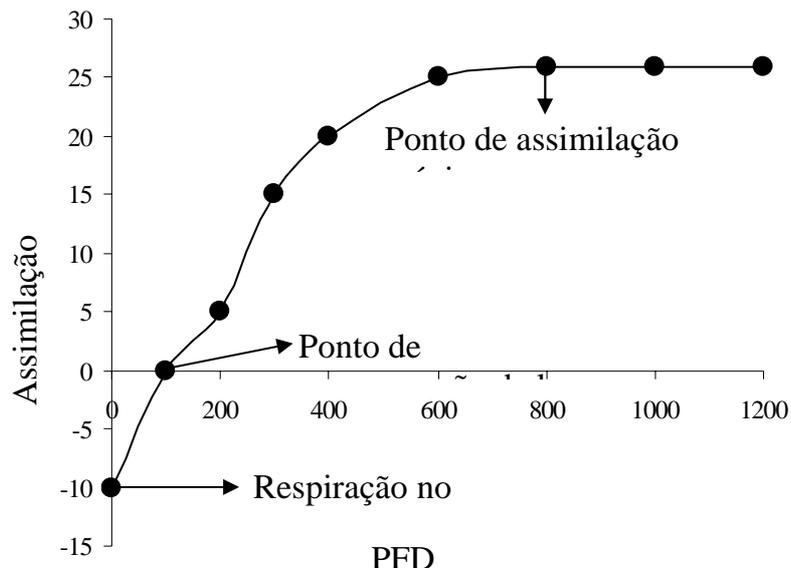


Figura 8. Esquema gráfico de uma curva de assimilação de CO₂ em função da luz (PFD - *photon flux density*). As setas indicam a respiração no escuro, o ponto de compensação de luz e o ponto de assimilação máxima.

3.9 - Análise estatística

Os dados foram submetidos à análise variância, utilizando-se o programa WinStat, versão 2001.1, com 0,05% de significância.

4. Resultados

4.1 - Análises de Crescimento

Plantas de *C. echinata* não apresentaram diferenças significativas em relação à altura quando transferidas das condições de luminosidades de 80% para 20% ou 40% de LST. Esse resultado se repete em tratamentos de 40% transferidos para 80% e 20% e em 20% transferidas para 80% e 40% de LST (tabela 1).

Tabela 1. Altura média de plantas de *Caesalpinia echinata* transferidas para novas condições de luminosidade. T₀ = primeira medida em agosto de 2004 e T₁₇₀ = segunda medida em janeiro de 2005 ou 170 dias após a transferência. Letras maiúsculas comparam os blocos de tratamentos em T₀ e em T₁₇₀, separadamente. Letras minúsculas comparam cada tratamento entre T₀ e T₁₇₀.

Tratamentos	T ₀	T ₁₇₀
Controle 80% LST	58,88 Aa	67,63 Aa
80-20%	71,88 Aa	85,28 Aa
80-40%	63,00 Aa	75,00 Aa
Controle 40% LST	77,38 Aa	93,00 Aa
40-80%	70,50 Aa	84,00 Aa
40-20%	64,25 Aa	80,75 Aa
Controle 20% LST	75,88 Aa	86,13 Aa
20-80%	59,25 Aa	70,13 Aa
20-40%	74,75 Aa	83,00 Aa

De acordo com a tabela 2, as plantas transferidas do tratamento 80% LST para condições de 40% e 20% de LST, bem como as do tratamento 40% transferidas para condições de 80% e 20% de LST, não apresentaram diferenças significativas em relação ao número médio de folhas após 170 dias em novas condições de luminosidade. Apenas as plantas crescidas em 20% de LST e transferidas para condição de 40% de LST, apresentaram aumento significativo no número médio

de folhas após 170 dias em novas condições de luminosidade e entre o controle de 20% de LST no mesmo período. Houve também uma tendência de aumento após a transferência de 20% para 80%, mas este foi menor do que de 20% para 40% de LST.

Tabela 2. Número médio de folhas de plantas de *Caesalpinia echinata* transferidas para novas condições de luminosidade. T₀ = primeira medida em agosto de 2004 e T₁₇₀ = segunda medida realizada em janeiro de 2005 ou 170 dias após a transferência. Letras maiúsculas comparam os blocos de tratamentos em T₀ e em T₁₇₀, separadamente. Letras minúsculas comparam cada tratamento entre T₀ e T₁₇₀.

Tratamentos	T ₀	T ₁₇₀
Controle 80% LST	4,50 Aa	4,50 Aa
80-20%	4,00 Aa	7,25 Aa
80-40%	4,00 Aa	4,50 Aa
Controle 40% LST	5,75 Aa	6,75 Aa
40-80%	3,75 Aa	7,50 Aa
40-20%	5,25 Aa	7,75 Aa
Controle 20% LST	4,00 Aa	5,50 Aa
20-80%	4,75 Ab	6,75 ABa
20-40%	5,75 Ab	8,50 Bb

Verificou-se uma diminuição da R:PA em plantas crescidas em 80% LST e transferidas para condições com menos luminosidade (40% e 20% LST) (tabela 3). Ainda, as plantas crescidas em 80% de LST apresentam R:PA significativamente maior (1,2) do que plantas crescidas em 40% (0,61) e 20% (0,67) de luz respectivamente. Já as plantas transferidas de 20% para condições de 80% e 40% LST, bem como as transferidas de 40% para 80% e 20% de LST, não apresentaram diferenças quando comparadas ao controle.

Tabela 3. Razão Raiz Parte Aérea - R:PA (g. g^{-1}) de plantas de *Caesalpinia echinata* crescidas sob condições luminosas de 80%, 40% e 20% de LST (controle) e de plantas transferidas para novas condições de luminosidade. Letras maiúsculas comparam apenas os tratamentos controle. Letras minúsculas comparam as plantas crescidas numa condição de luminosidade e transferidas para outra.

Tratamentos	R:PA
Controle 80% LST	1,2 Ba
80-20%	0,78 b
80-40%	0,83 b
Controle 40% LST	0,61 Aa
40-80%	0,82 a
40-20%	0,93 a
Controle 20% LST	0,67 Aab
20-80%	0,87 a
20-40%	0,61 b

Na tabela 4, verifica-se que há diminuição da área foliar específica (AFE) em plantas crescidas em 20% de LST e transferidas para condições de 80% e 40% de LST. Nos outros tratamentos não há alteração significativa da AFE, porém, nota-se uma tendência aumento da AFE quando plantas crescidas em 80% de LST são transferidas para condições de 40 e 20% LST e diminuição da AFE em plantas transferidas de 40% para 20% e 80% de LST. Já em relação à massa foliar específica (MFE), que estima a espessura da folha, isto é, o inverso da AFE, observa-se que as plantas crescidas em 20% de LST apresentam aumento na MFE quando transferidas para condições de maior luminosidade (40% e 80% de LST). Quando se comparam os controles, verifica-se a tendência de maior valor de MFE e menor da AFE em 80% de LST (tabela 4). Os outros tratamentos não mostraram alterações na MFE.

Tabela 4. Área Foliar Específica - AFE ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) e Massa Foliar Específica - MFE ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$) de plantas de *Caesalpinia echinata* crescidas sob condições luminosas de 80%, 40% e 20% de LST (controle) e de plantas transferidas para novas condições de luminosidade. Letras maiúsculas comparam apenas os tratamentos controle. Letras minúsculas comparam as plantas crescidas numa condição de luminosidade e transferidas para outra.

Tratamentos	AFE	MFE
Controle 80% LST	92,99 Aa	0,011 Aa
80-20%	109,83 a	0,009 a
80-40%	121,97 a	0,009 a
Controle 40% LST	131,04 Aa	0,009 Aa
40-80%	108,88 a	0,013 a
40-20%	73,62 a	0,014 a
Controle 20% LST	110,56 Ab	0,009 Ab
20-80%	75,98 a	0,014 a
20-40%	89,62 a	0,011 ab

Pode ser observado na tabela 5, que as plantas crescidas em 20% de LST apresentam aumento significativo na RMF quando transferidas para condições de maior luminosidade (40% e 80% de LST), sendo maior principalmente em plantas transferidas para 40% de LST quando comparadas ao controle. Nos outros tratamentos, não existe diferença significativa na RMF. Quando os controles são comparados, verifica-se maior valor de RMF em controle de 40% de LST. Ainda na tabela 5, em termos de razão de área foliar, observou-se que independente do tratamento analisado, não houve alteração na razão de área foliar.

Tabela 5. Razão de Massa Foliar - RMF (g. g^{-1}) e Razão de Área Foliar ($\text{cm}^2. \text{g}^{-1}$) de plantas de *Caesalpinia echinata* crescidas sob condições luminosas de 80%, 40% e 20% de LST (controle) e de plantas transferidas para novas condições de luminosidade. Letras maiúsculas comparam apenas os tratamentos controle. Letras minúsculas comparam as plantas crescidas numa condição de luminosidade e transferidas para outra.

Tratamentos	RMF	RAF
Controle 80% LST	0,12 Aa	2,76 Aa
80-20%	0,16 a	4,76 a
80-40%	0,15 a	4,54 a
Controle 40% LST	0,21 Ba	6,17 Aa
40-80%	0,16 a	3,79 a
40-20%	0,19 a	3,67 a
Controle 20% LST	0,14 Ab	3,62 Aa
20-80%	0,17 ab	3,00 a
20-40%	0,21 a	4,75 a

As plantas do tratamento de 80% de LST apresentam diminuição da fluorescência com aumento dos valores de F_v/F_m no decorrer dos meses, com valores médios de F_v/F_m em torno de 0,645 (tabela 6). Por outro lado, as plantas crescidas em 40% de LST apresentam valores médios de F_v/F_m (0,721) maiores nos meses, o mesmo acontecendo com as plantas crescidas em 20% LST (0,692), apesar de apresentarem valores menores do que os apresentados pelo tratamento de 40% LST. No mês de janeiro o tratamento 40% de LST apresentou o maior valor de F_v/F_m em relação aos outros dois tratamentos controle, apesar de haver uma tendência de maior valor de F_v/F_m no tratamento 40% ao longo dos meses, mas não verificado estatisticamente. O menor valor (0,563) foi medido em janeiro de 2004 no tratamento 80% de LST, condição de maior luminosidade e que apresenta, neste caso, maior fotoinibição do sistema fotossintético.

Tabela 6. Medidas de F_v/F_m de plantas de *Caesalpinia echinata* crescidas sob condições luminosas de 80%, 40% e 20% de LST. Letras maiúsculas comparam os tratamentos no mês. Letras minúsculas comparam cada tratamento entre os meses.

Controles	Jan-04	Mar-04	Abr-04	Jul-04	Mar-05	Média
80% LST	0,563 Aa	0,680 Ab	0,662 Ab	0,637 Aa	0,684 Ab	0,645
40% LST	0,707 Ba	0,705 Aa	0,705 Aa	0,741 Aa	0,748 Aa	0,721
20% LST	0,646 ABa	0,742 Ab	0,647 Aa	0,711 Aa	0,716 Aa	0,692

Quando as plantas são crescidas em condições de 40% LST e transferidas para 80% LST, apresentam um aumento significativo na fotoinibição no mês de abril ($F_v/F_m = 0,529$) (tabela 7). Este foi o mês da transferência (experimento da plasticidade), indicando que houve rápida resposta dos fotossistemas ao aumento drástico de luminosidade. Porém, nos meses seguintes de avaliação, verificou-se um aumento dos valores de F_v/F_m e por isso a diminuição da fotoinibição, sinal de que houve um ajuste contínuo dos fotossistemas dessas plantas. Plantas crescidas em 40% LST e transferidas para 20% LST não apresentam diferenças nos valores de F_v/F_m em relação ao controle nem mesmo no mês da transferência (abril). Ainda, verificou-se o maior valor de F_v/F_m no tratamento controle de 40% LST no mês de janeiro e 2004 quando comparado com os outros controles (tabela 7). Em plantas transferidas de 20% LST para 80% LST ou de 40% para 80% de LST foram encontrados valores baixos de F_v/F_m (0,591 e 0,529 respectivamente) em relação aos controles em abril logo após a mudança de condição de luminosidade, apresentando um aumento não significativo do valor de F_v/F_m 0,630 e 0,736 respectivamente nos meses seguintes. Por outro lado, quando plantas crescidas em 20% LST foram transferidas para 40% LST, estas apresentaram menor fotoinibição ($F_v/F_m = 0,760$) em abril, e alcançaram valores semelhantes aos controles nos meses seguintes de avaliação. Não houve diferença significativa quando foram comparados os tratamentos em cada um dos meses analisados (tabela 7).

Tabela 7. Medidas de F_v/F_m de plantas de *Caesalpinia echinata* crescidas sob condições luminosas de 80%, 40% e 20% de LST (controle) e de plantas transferidas para novas condições de luminosidade. Letras maiúsculas comparam os tratamentos no mês. Letras minúsculas comparam cada tratamento entre os meses.

Tratamentos LST	Jan-04	Mar-04	Abr-04	Jul-04	Mar-05	Médias
Controle 80%	0,563 A	0,680 Aa	0,662 Aa	0,671 Aa	0,684 Aa	0,645
80-20%	-	-	0,739 ABa	0,739 ABa	0,742 Aa	0,740
80-40%	-	-	0,778 Bb	0,817 Bb	0,728 Bb	0,774
Controle 40%	0,707 B	0,705 Aa	0,705 Aa	0,741 Aa	0,741Aa	0,721
40-80%	-	-	0,529 Ab	0,736 Aa	0,747 Aa	0,670
40-20%	-	-	0,719 Aa	0,755 Aa	0,747 Aa	0,740
Controle 20%	0,646 A	0,742 Aa	0,647 Aa	0,711 Aa	0,716 Aa	0,692
20-80%	-	-	0,591 Aa	0,630 Aa	0,634 Aa	0,618
20-40%	-	-	0,760 Ab	0,681 Aa	0,678 Aa	0,706
-não medido						

4.2 - Assimilação de CO₂

A figura 1A mostra o ciclo diário realizado no ano de 2003 nas segundas folhas (figura 3) já em condições de sombrites. Verifica-se que o horário onde a assimilação máxima ocorre é semelhante nos tratamentos (em torno das 11 horas da manhã). Não existe, neste caso, diferença na assimilação entre os tratamentos de luminosidade. Quando esse mesmo ciclo foi realizado em 2004, foi observado que a assimilação máxima ocorreu também ainda em torno de 11 horas da manhã, porém há diferença entre os valores e assimilação média entre os tratamentos, principalmente quando avaliado no período de máxima assimilação, onde os maiores valores são dos tratamentos 20% ($6,27 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$), 80% ($5,03 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) e 40% ($3,00 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$).

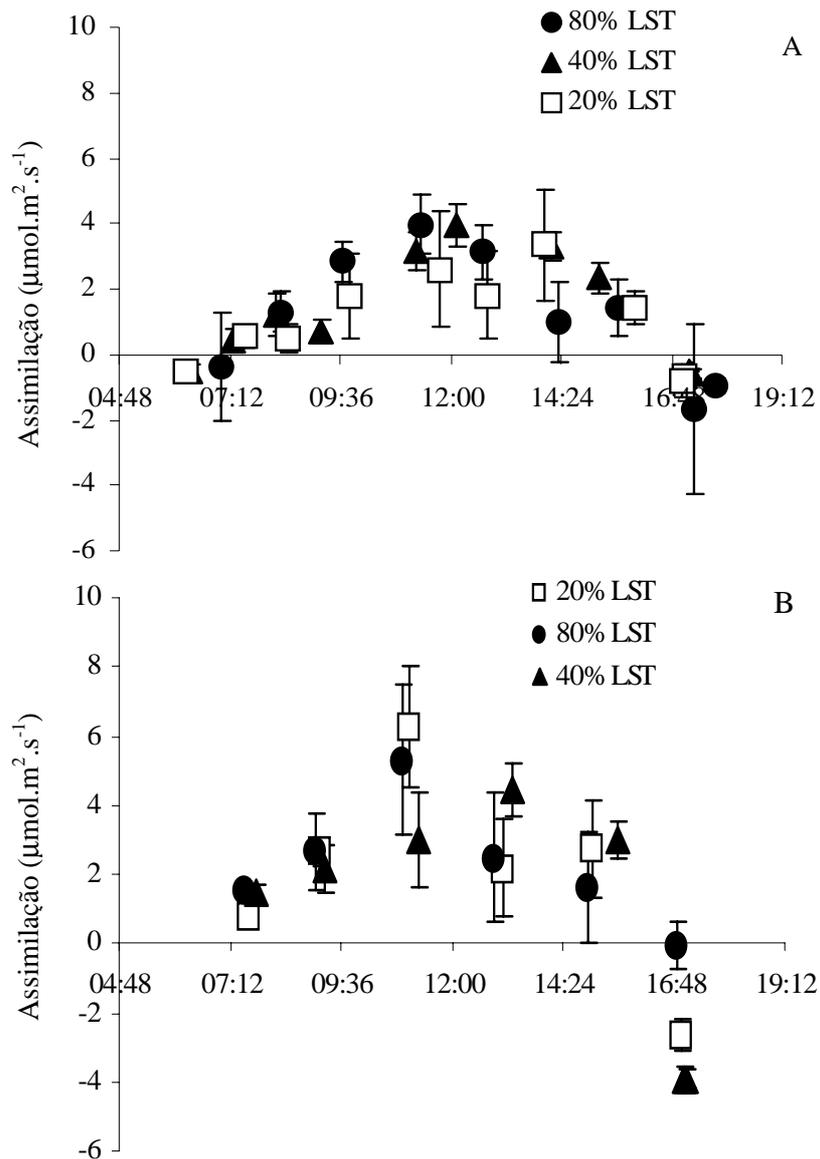


Figura 1. Ciclo diário de assimilação de CO₂ em plantas de *Caesalpinia echinata*. A. Ciclo diário realizado em 09/2003, dois meses após transferência para os sombrites de 80%, 40% e 20% de LST. B. Ciclo diário realizado em 02/2004, cinco meses após transferência para os sombrites de 80%, 40% e 20% de LST.

Na figura 2A, as curvas de assimilação não apresentam grandes diferenças no seu perfil. Através da tabela 8, porém, verificou-se que o tratamento 40% transferido para 20% de LST tem

maior respiração, maior ponto de compensação de luz e conseqüentemente a menor assimilação ($2,88 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) em relação ao controle ($6,02 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$). Maior ponto de compensação também é observado nos tratamentos 40% para 80% de LST. As plantas transferidas de 80% para 20% LST (figura 2C), tiveram valores de assimilação maiores ($5,47 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) do que o controle de 80% de LST ($4,24 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) sem mudança significativa na respiração e no ponto de compensação de luz (tabela 8). Os tratamentos de 20% transferidos para 80% e 40% não apresentaram mudança significativa nas curvas de assimilação de CO_2 . Ainda o tratamento 20% transferido para 80% de LST apresenta o menor ponto de compensação de luz.

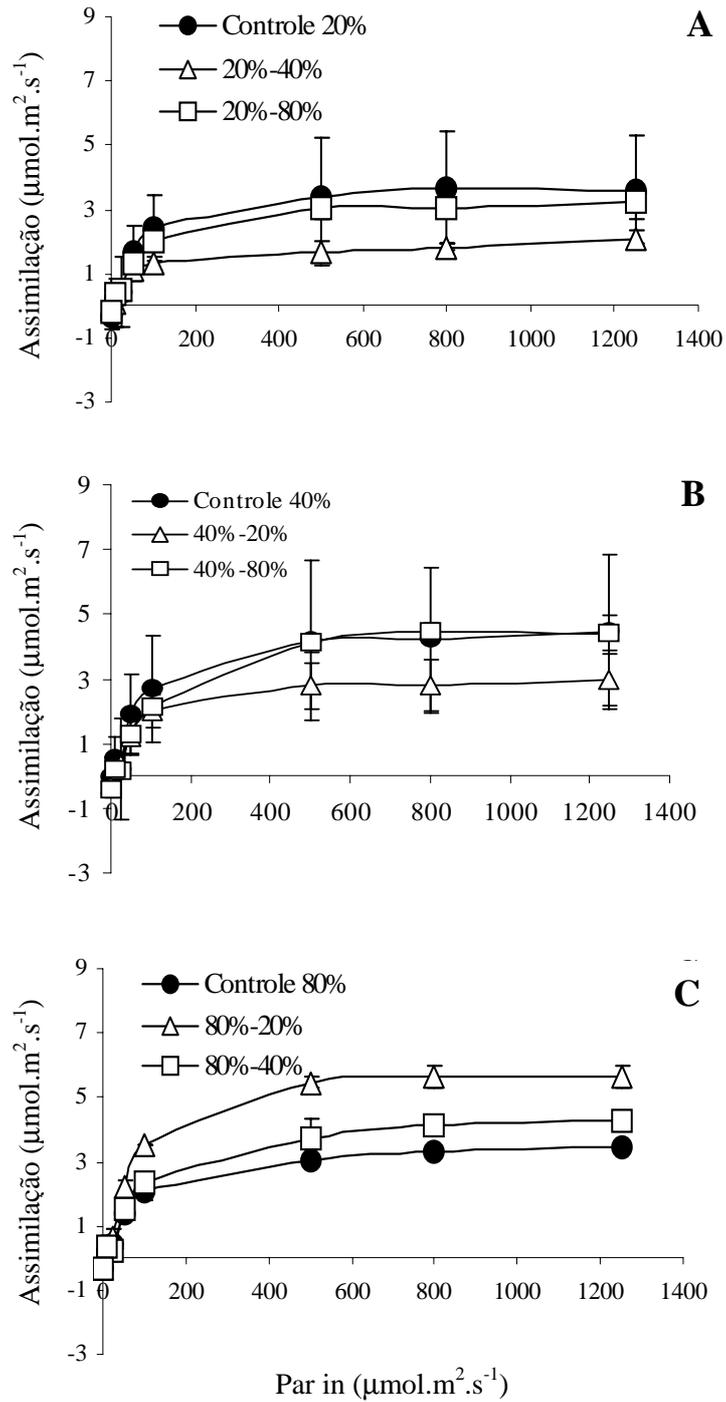


Figura 2. Curvas de resposta à luz realizada em 04/2004 (10 dias após a transferência) em plantas de *Caesalpinia echinata*. A. Controle de 20% de LST e plantas transferidas para 80% e 40% de LST. B. Controle de 40% de LST e plantas transferidas para 80% e 20% de LST. C. Controle 80% de LST e plantas transferidas para 40% e 20% de LST.

Tabela 8. Respiração no escuro ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) e Assimilação Máxima de CO_2 ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) de plantas de *Caesalpinia echinata*, realizada em 04/2004, crescidas sob condições luminosas de 80%, 40% e 20% de LST (controle) e de plantas transferidas para novas condições de luminosidade. Letras maiúsculas comparam apenas os tratamentos controle em cada parâmetro. Letras minúsculas comparam as plantas crescidas numa condição de luminosidade e transferidas para outra, em cada parâmetro.

Tratamentos	Re	Amax	PCL
Controle 80% LST	-0,1 Aa	4,2 Aa	5,45 Aa
80-40%	-0,3 a	3,5 a	3,82 a
80-20%	-0,3 a	5,5 b	3,98 a
Controle 40% LST	-0,4 Aa	6,0 Aa	0,71 Ba
40-80%	-0,1 a	4,4 a	5,85 b
40-20%	-0,3 a	2,9 b	4,83 b
Controle 20% LST	-0,3 Aa	3,3 Aa	4,96 Ab
20-80%	-0,1 a	2,2 a	2,98 a
20-40%	-0,4 a	2,0 a	5,66 b

Na figura 3A, as plantas transferidas de 20% para 80% de LST apresentaram assimilação máxima menor ($2,41 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) do que o controle de 20% de LST ($3,85 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) bem como maiores valores de respiração e ponto de compensação. A respiração e o ponto de compensação de luz, também foram menores nos tratamentos de 20% para 40% de LST (tabela 9). Plantas transferidas para 40% para 20% de LST apresentam maiores valores de assimilação e respiração, porém menor ponto de compensação de luz e as plantas do tratamento 40% para 80% apenas apresentam valores altos de respiração e ponto de compensação de luz e não apresenta diferenças significativas na assimilação máxima (tabela 9). As plantas transferidas de 80% para 20% de LST, diminuem a respiração bem como o ponto de compensação e passam a assimilar mais ($7,50 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$). Ao mesmo tempo, comparando-se a assimilação máxima entre os controles verificou-se que plantas mantidas em 80% de LST possuem maior respiração e ponto de compensação e as

plantas mantidas em 20% de LST apresentam a menor assimilação máxima entre os controles juntamente com o menor ponto de compensação de luz.

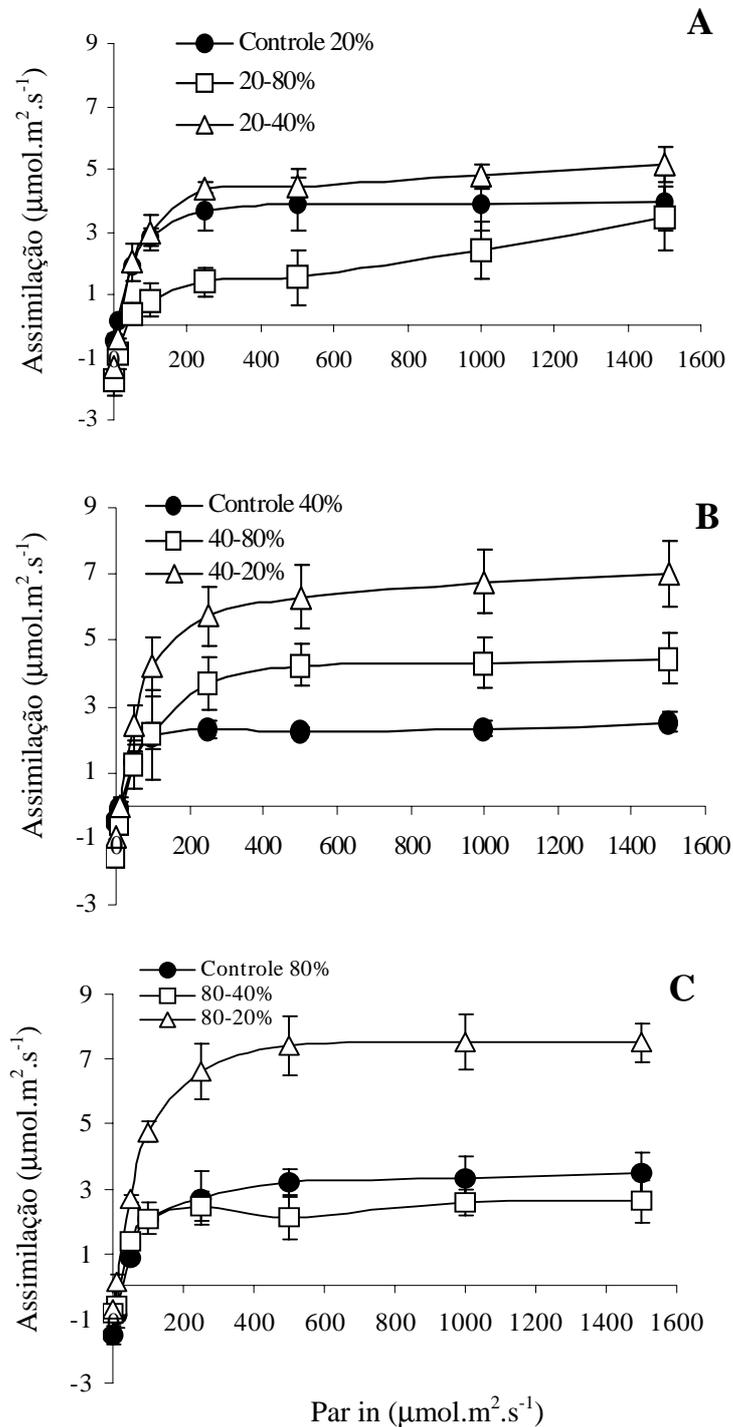


Figura 3. Curvas de resposta à luz realizada em 03/2005 (11 meses após a transferência) em plantas de *Caesalpinia echinata*. A. Controle de 20% de LST e plantas transferidas para 80% e 40% de LST. B. Controle de 40% de LST e plantas transferidas para 80% e 20% de LST. C. Controle 80% de LST e plantas transferidas para 40% e 20% de LST.

Tabela 9. Respiração no escuro ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) e Assimilação Máxima de CO_2 ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) de plantas de *Caesalpinia echinata*, realizada em 03/2005, crescidas sob condições luminosas de 80%, 40% e 20% de LST (controle) e de plantas transferidas para novas condições de luminosidade. Letras maiúsculas comparam apenas os tratamentos controle em cada parâmetro. Letras minúsculas comparam as plantas crescidas numa condição de luminosidade e transferidas para outra, em cada parâmetro.

Tratamentos	Re	Amax	PCL
Controle 80% LST	-1,5 Ba	3,3 Aa	28,3 Aa
80-40%	-0,9 b	2,6 a	21,1 a
80-20%	-0,7 b	7,5 b	8,5 b
Controle 40% LST	-0,5 Aa	2,3 Ba	12,9 Ba
40-80%	-1,5 b	4,3 a	20,6 a
40-20%	-1,0 b	6,8 b	8,5 b
Controle 20% LST	-0,4 Aa	3,8 Aa	6,5 Ca
20-80%	-1,7 b	2,4 b	34,8 c
20-40%	-1,3 b	4,8 a	15,9 b

Como mostrado na figura 4A, as folhas de curto período (MCP) de plantas transferidas de 80% para 20% LST mostraram menor assimilação máxima em relação ao controle, bem como respiração e ponto de compensação de luz. O mesmo aconteceu com as curvas das folhas jovens (JCP) do mesmo tratamento, porém estas se aproximaram mais do controle (tabela 10). Já na figura 4B, as folhas maduras (MLP) do tratamento 80% para 20% de LST, não apresentaram mudanças significativas na assimilação nem em respiração, porém verificou-se menor ponto de compensação de luz. Já as folhas jovens (JLP) do mesmo tratamento, apresentaram maior valor de assimilação apenas no mês de março 2005 ($7,70 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$), menor valor de respiração e de ponto de compensação de luz (tabela 10). As plantas transferidas de 80% para 40% de LST (figura 4C) mostraram o mesmo perfil das curvas obtidas na figura (figura 4A), com assimilação máxima de $6,76 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$ em folhas jovens (JCP) e maduras (MCP) além dos menores valores de respiração e ponto de compensação de luz. Na figura 4D, o mesmo tratamento reduz as diferenças em relação

ao controle. Quando se compara os tratamentos 80% para 40% e 20% de LST (figura 4B e 4D) não verifica-se alteração da assimilação de um modo geral em folhas jovens (JLP) e maduras (MLP) com exceção da assimilação da JLP em 80% para 20% de LST (tabela 10).

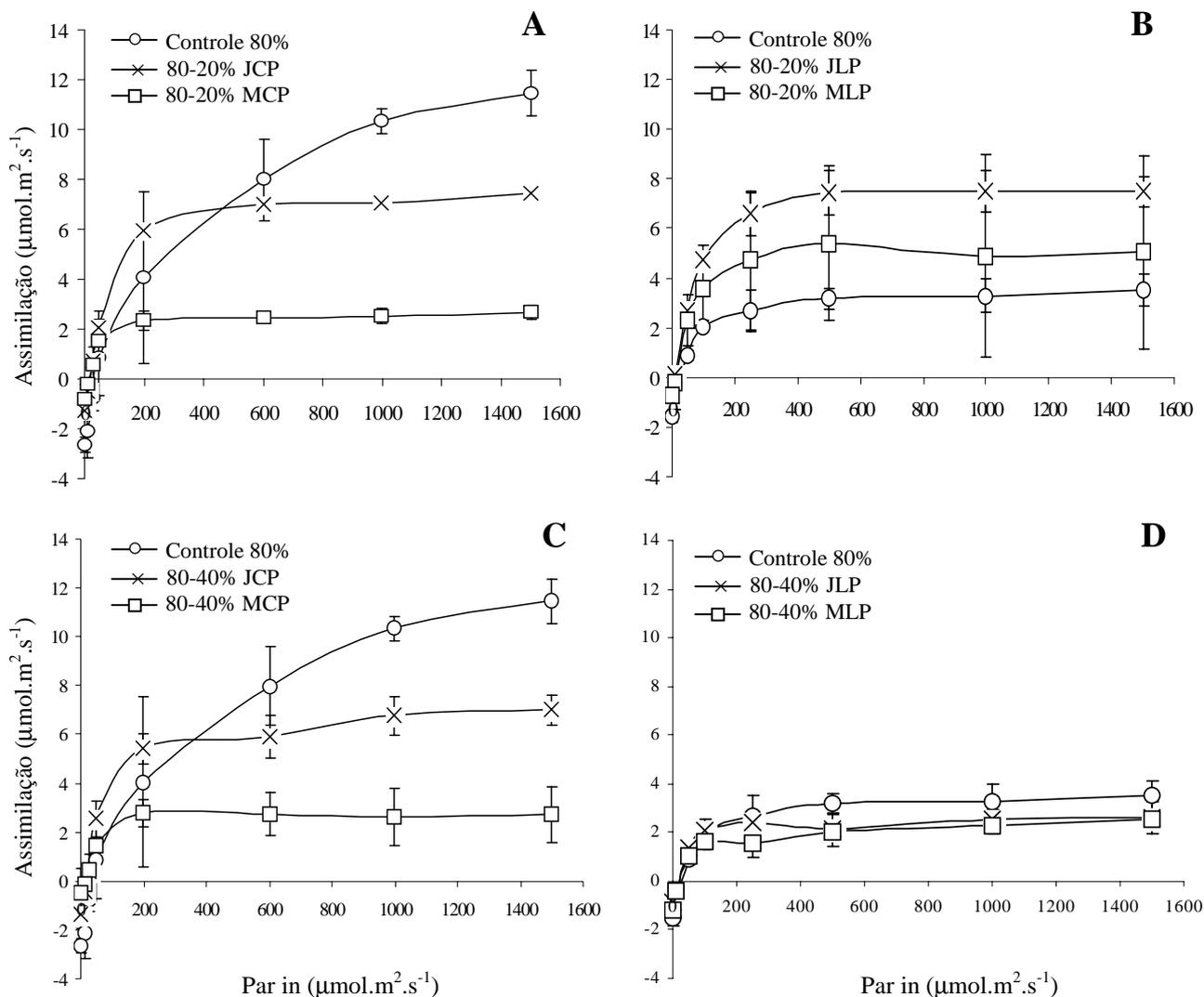


Figura 4. Curva de assimilação de CO_2 em plantas de *Caesalpinia echinata*. Controle de 80% de LST, folhas maduras de curto período (MCP) - expandidas antes da transferência e analisadas após 10 dias; maduras de longo período (MLP) - folhas a sete meses em nova condição de luz; e folha jovem de curto período (JCP) - brotou nas novas condições de luz cinco meses após a troca, folha jovem de longo período (JLP) - brotou nas novas condições de luz 11 meses após a troca. A. MCP e JCP de plantas transferidas de 80% para 20% de LST. B. MLP e JLP de plantas transferidas de 80% para 20% de LST. C. MCP e JCP de plantas transferidas de 80% para 40% de LST. D. MLP e JLP de plantas transferidas de 80% para 40% de LST.

Tabela 10. Respiração no escuro (Re) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$), Assimilação Máxima de CO_2 (Amax) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) e Ponto de Compensação de luz (PCL) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) de plantas de *Caesalpinia echinata* crescidas sob condições luminosas de 80% de LST (controle) e de plantas transferidas para 40% e 20% de LST. Folhas maduras de curto período (MCP) - expandidas antes da transferência e analisadas após 10 dias; maduras de longo período (MLP) - folhas a sete meses em nova condição de luz; e folha jovem de curto período (JCP) - brotou nas novas condições de luz cinco meses após a troca, folha jovem de longo período (JLP) - brotou nas novas condições de luz 11 meses após a troca. Letras maiúsculas comparam MCP, JCP, MLP e JLP em cada parâmetro. Letras minúsculas comparam MCP com JCP e MLP com JLP em cada parâmetro.

Tratamentos	Re		Amax		PCL	
	MCP	JCP	MCP	JCP	MCP	JCP
Controle 80% LST	-2,6 Aa	-2,6 Aa	10,3 Aa	10,3Aa	33,9 Aa	33,9 Aa
80-40%	-0,5 Bb	-1,3 Aa	2,6 Ba	6,8 Bb	19,8 Ba	14,7 Ba
80-20%	-0,9 Bb	-1,3 Ab	2,5 Ba	7,0 Bb	14,8 Ba	17,0 Ba
	MLP	JLP	MLP	JLP	MLP	JLP
Controle 80% LST	-1,5 Aa	-1,5 Aa	3,2 Aa	3,2 Aa	28,5 Aa	28,5 Aa
80-40%	-1,2 Aa	-0,6 Ba	2,3 Aa	2,7 Aa	19,6 Ba	21,0 Aa
80-20%	-0,8 Aa	-0,6 Ba	4,9 Aa	7,7 Ba	13,2 Ba	8,5 Bb

As folhas maduras (MCP) e jovens (JCP) de plantas crescidas em 20% e transferidas para 80% de LST possuem baixa assimilação máxima e com maior valor de respiração (figura 5A), porém menor ponto de compensação de luz em JCP (tabela 11). O mesmo acontece com as plantas transferidas de 20% para 40% de LST (figura 5C). Os tratamentos, 20% transferidos para 80% e 40% de LST (figuras 5A e C), mostram grande diminuição dessas diferenças juntamente com a redução dos valores de assimilação máxima nas figuras 5B e D e aumento do ponto de compensação de luz nos dois tratamentos em MLP e JLP e ainda maior quando se compara folhas JLP com MLP no tratamento 20% para 80% de LST (tabela 12).

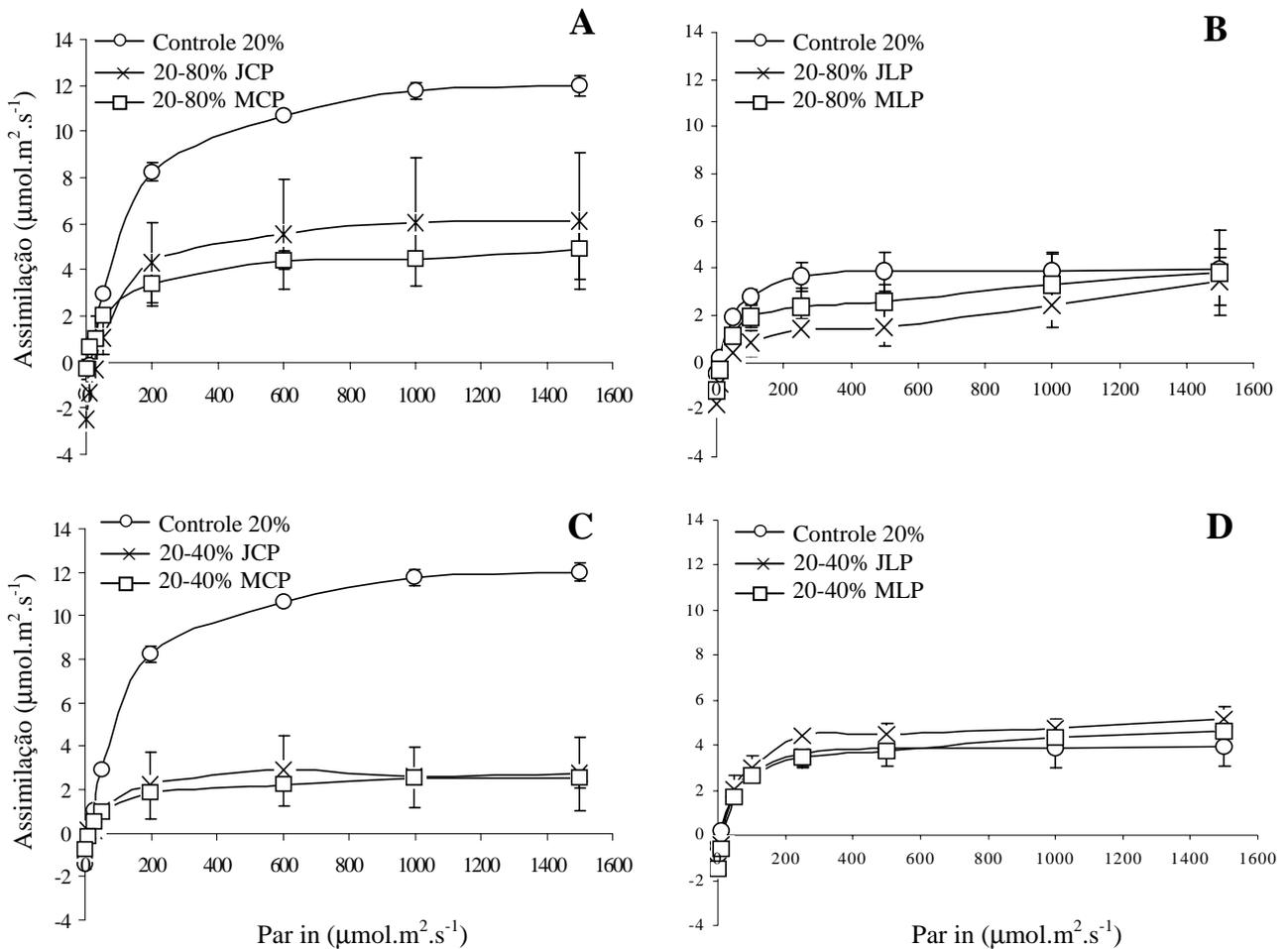


Figura 5. Curva de assimilação de CO₂ em plantas de *Caesalpinia echinata*. Controle de 20% de LST, folhas maduras de curto período (MCP) - expandidas antes da transferência e analisadas após 10 dias; maduras de longo período (MLP) - folhas a sete meses em nova condição de luz; e folha jovem de curto período (JCP) - brotou nas novas condições de luz cinco meses após a troca, folha jovem de longo período (JLP) - brotou nas novas condições de luz 11 meses após a troca. A. MCP e JCP de plantas transferidas de 20% para 80% de LST. B. MLP e JLP de plantas transferidas de 20% para 80% de LST. C. MCP e JCP de plantas transferidas de 20% para 40% de LST. D. MLP e JLP de plantas transferidas de 20% para 40% de LST.

Tabela 11. Respiração no escuro (Re) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$), Assimilação Máxima de CO_2 (Amax) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) e Ponto de Compensação de luz (PCL) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) de plantas de *Caesalpinia echinata* crescidas sob condições luminosas de 20% de LST (controle) e de plantas transferidas para 80% e 40% de LST. Folhas maduras de curto período (MCP) - expandidas antes da transferência e analisadas após 10 dias; maduras de longo período (MLP) - folhas a sete meses em nova condição de luz; e folha jovem de curto período (JCP) - brotou nas novas condições de luz cinco meses após a troca, folha jovem de longo período (JLP) - brotou nas novas condições de luz 11 meses após a troca. Letras maiúsculas comparam MCP, JCP, MLP e JLP em cada parâmetro. Letras minúsculas comparam MCP com JCP e MLP com JLP em cada parâmetro.

Tratamentos	Re		Amax		PCL	
	MCP	JCP	MCP	JCP	MCP	JCP
Controle 20% LST	-1,4 Aa	-1,4 Aa	11,7 Aa	11,7 Aa	12,7 Aa	12,7 Aa
20-80%	-0,3 Ab	-2,4 Bc	4,4 Bb	6,1 Ab	3,5 Ba	29,4 Bb
20-40%	-0,8 Aa	-0,8 Aa	2,5 Cb	2,6 Bb	9,0 Aa	14,6 Ab
	MLP	JLP	MLP	JLP	MLP	JLP
Controle 20% LST	-0,5 Aa	-0,5 Aa	3,6 Aa	3,6 Aa	6,5 Aa	6,5 Aa
20-80%	-1,1 Aa	-1,4 Aa	3,3 Aa	2,8 Aa	16,8 Ba	34,8 Bb
20-40%	-1,5 Aa	-1,2 Aa	4,4 Aa	4,8 Aa	19,3 Ba	16,0 Ba

Na figura 6A, as folhas maduras (MCP) e jovens (JCP) de plantas que foram transferidas do tratamento de 40% para 80% e 20% de LST (figura 6A e C), não apresentaram diferenças significativas na assimilação de CO_2 , em relação ao controle como também em relação a respiração, porém notou-se aumento no ponto de compensação de luz nos dois tratamentos em relação as folhas JCP (tabela 12). Na figura 6B e D, as folhas maduras (MLP) e jovens (JLP) diminuem suas diferenças em relação ao controle de 40% de LST aumentando ainda a assimilação nas folhas jovens (JLP) nos dois tratamentos (40% para 80% e 20% de LST), bem como aumentando o ponto de compensação de luz no tratamento 40% para 80% de LST em folhas MLP e JLP. Porém, não há diferenças estatísticas em relação à respiração (tabela 12).

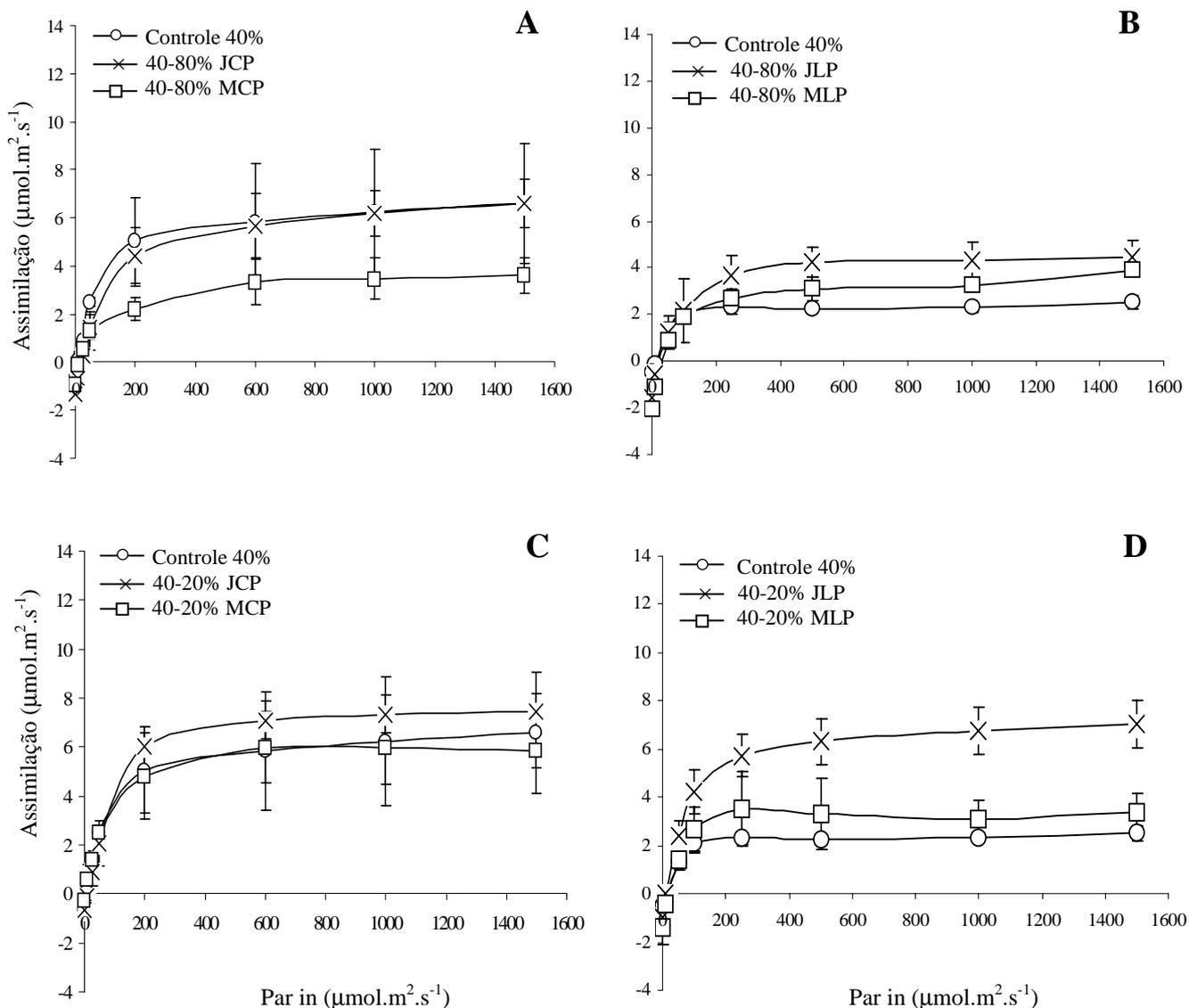


Figura 6. Curva de assimilação de CO₂ em plantas de *Caesalpinia echinata*. Controle de 40% de LST, folhas maduras de curto período (MCP) - expandidas antes da transferência e analisadas após 10 dias; maduras de longo período (MLP) - folhas a sete meses em nova condição de luz; e folha jovem de curto período (JCP) - brotou nas novas condições de luz cinco meses após a troca, folha jovem de longo período (JLP) - brotou nas novas condições de luz 11 meses após a troca. A. MCP e JCP de plantas transferidas de 40% para 80% de LST. B. MLP e JLP de plantas transferidas de 40% para 80% de LST. C. MCP e JCP de plantas transferidas de 40% para 20% de LST. D. MLP e JLP de plantas transferidas de 40% para 20% de LST.

Tabela 12. Respiração no escuro (Re) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$), Assimilação Máxima de CO_2 (Amax) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) e Ponto de Compensação de luz (PCL) ($\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) de plantas de *Caesalpinia echinata* crescidas sob condições luminosas de 40% de LST (controle) e de plantas transferidas para 80% e 20% de LST. Folhas maduras de curto período (MCP) - expandidas antes da transferência e analisadas após 10 dias; maduras de longo período (MLP) - folhas a sete meses em nova condição de luz; e folha jovem de curto período (JCP) - brotou nas novas condições de luz cinco meses após a troca, folha jovem de longo período (JLP) - brotou nas novas condições de luz 11 meses após a troca. Letras maiúsculas comparam os tratamentos em um único mês, para cada parâmetro. Letras minúsculas comparam os tratamentos entre os meses, para cada parâmetro.

Tratamentos	Re		Amax		PCL	
	MCP	JCP	MCP	JCP	MCP	JCP
Controle 40% LST	-0,7 Aa	-0,7 Aa	6,2 Aa	6,2 Aa	9,7 Aa	9,7 Aa
40-80%	-0,9 Aa	-1,3 Aa	3,5 Aa	6,2 Aa	13,0 Aa	21,8 Bb
40-20%	-0,3 Aa	-0,7 Aa	5,9 Aa	7,3 Aa	3,5 Ba	12,4 Ab
	MLP	JLP	MLP	JLP	MLP	JLP
Controle 40% LST	-0,5 Aa	-0,5 Aa	2,3 Aa	2,3 Aa	13,0 Aa	13,0 Aa
40-80%	-2,1 Ab	-1,3 Aa	3,3 Aa	4,7 Bb	29,9 Ba	20,5 Ba
40-20%	-1,4 Aa	-0,9 Aa	3,1 Aa	6,1 Bb	18,3 Aa	10,3 Aa

5. Discussão

Estudos comparativos têm mostrado que espécies pioneiras e clímax diferem entre si em diversos parâmetros de crescimento, incluindo taxa de crescimento relativo, altura, produção de folhas, alocação de biomassa, área foliar específica e taxa de área foliar (Ramakrishnan et al. 1982, Rao & Singh 1989, Chandrashekara & Ramakrishnan 1993, Walters et al. 1993, Kitajima 1994). Em geral, esses estudos têm mostrado que as espécies pioneiras têm maior taxa de crescimento relativo (TCR), menor alocação de biomassa para o sistema radicular, isto é, baixa R:PA e maiores taxas de razão de área foliar (RAF) e área foliar específicas (AFE).

5.1. Influência da luminosidade no crescimento de plantas de pau-brasil

Do ponto de vista ecológico, tais características poderiam facilitar uma rápida ocupação do ambiente pelas espécies pioneiras. Alguns parâmetros de crescimento analisados em *C. echinata* diferem em dois dos três tratamentos experimentais. Como foi verificado, ocorre uma diminuição da AFE quando as plantas são transferidas da condição de 20% para 40% e para 80% de LST (tabela 4) e, não há diferenças significativas na RAF em nenhum dos tratamentos (tabela 5). Por outro lado, em plantas que foram transferidas da condição de 20% para 40% de LST, a razão R:PA tende a diminuir em relação ao tratamento controle, como acontece nas espécies pioneiras acima citadas e reduz significativamente nas condições de 80% para 20% e 40% de LST (tabela 3) em relação ao controle que apresentou a maior razão R:PA em relação aos outros controles, indicando que houve crescimento nas raízes em 80% de LST sem a alteração no número médio de folhas. Souza & Válio (2003) encontraram resultados semelhantes para a maioria das espécies arbóreas tropicais estudadas sob condições de sombreamento. Assim, a razão R:PA parece estar relacionada com as características de uma espécie pioneira, já que no ambiente controle de apenas 20% de LST não foram verificadas mudanças significativas em relação ao parâmetro R:PA. Por outro lado, a espécie

C. echinata se comporta como tolerante à sombra (de acordo com Souza & Válio 2003) em tratamentos que foram da condição de 80% para 20% e de 80% para 40% de LST. O tratamento de 20% para 80% de LST, no entanto, apresenta um aumento significativo nos valores da R:PA em plantas de pau-brasil, como encontrado por Popma & Bongers (1991) e Reich et al. (1998) em plantas de várias espécies submetidas ao aumento de luminosidade e, Campos & Uchida (2002) em plantas de *Jacaranda.copaia*, em 70 e 50% de sombreamento.

Este tipo de resposta está relacionado à grande disponibilidade de luz direcional a alocação de biomassa para as raízes, sendo o excesso de fotossintatos transportado para as partes da planta onde há maior necessidade de captação de um determinado recurso (Brouwer 1962). Para Claussen (1996), razão raiz/parte aérea mais elevada em plantas de ambientes mais iluminados indicam que a biomassa foi distribuída mais para as raízes que para órgãos fotossintetizantes, permitindo maior absorção de água e nutrientes, estratégia esta que garantiria a capacidade para suportar maiores taxas fotossintéticas e de transpiração que ocorrem nestes ambientes. Indivíduos de uma mesma espécie com sistemas radiculares mais desenvolvidos em determinada condição, credenciam as plantas a terem maior capacidade de aclimação do que aquelas com sistemas radiculares reduzidos (Claussen 1996).

Foram verificados maiores valores da MFE e RMF encontradas nas plantas transferidas de 20-40% LST (tabelas 4 e 5), o que corrobora com os resultados de RMF encontrados por Souza & Válio (2003) para a maioria das plantas que cresceram em condições de sombreamento. Em trabalho com plantas de *C. echinata* realizado por Andrade et al. (2004) também foram encontrados valores elevados da MFE em plantas crescendo a pleno sol, como foi observado nos tratamentos de transferência de 20% para 40% e para 80% de LST, ou seja, quando as plantas são colocadas em ambientes com maior luminosidade, aumentam a espessura foliar. Uma massa foliar específica elevada (folhas mais grossas) seria benéfica porque menos material vegetal por unidade de área seria diretamente exposto à luz, reduzindo a perda de água e aumentando o auto-sombreamento entre os cloroplastos (Claussen 1996).

Outra resposta das plantas em ambientes sombreados incluem baixa razão R:PA e altos valores de RAF, RMF e AFE. Esse padrão de crescimento tem sido observado por outros autores (Popma & Bongers 1988, 1991, Walters et al. 1993, Osunkoya et al. 1994, Reich et al. 1998) e é considerada uma adaptação à sombra. Sabe-se que estas respostas em conjunto podem aumentar a taxa fotossintética e contribuir para a manutenção do balanço positivo de carbono e maximizar o crescimento da planta na sombra (Kitajima 1994). No caso, as plantas de *C. echinata* transferidas de 20% para 40% e 80% de LST apresentaram apenas um aumento da RMF, e, ao contrário, diminuíram a AFE e não alteraram os valores de RAF. Esta resposta é esperada, já que as plantas foram colocadas em um ambiente de maior luminosidade não podendo ser uma resposta ao ambiente sombreado. Ainda, os dados sugerem que a proporção de folhas em relação à massa da planta só é alterada quando há transferência e baixa LST para intensidades mais altas. Quanto às plantas controle, em 40% de LST há maior proporção de folhas.

Estudos de crescimento e respostas fotossintéticas em plantas jovens tolerantes à sombra, moderadamente tolerantes e intolerantes, mostraram área foliar específica maior em condições de 79 e 89% de sombra (Groninger 1996). Foi encontrada uma tendência de aumento na AFE em plantas transferidas de 80% para 20 e 40% de LST (tabela 4). Engel (1989) estudando quatro níveis de sombreamento (0, 42, 68 e 82%) em quatro espécies florestais nativas, observou que a taxa de crescimento de *Tabebuia avellanedae* durante a fase de plântula, encontrou maior valor da parte aérea e área foliar em 82% de sombreamento (18% de luminosidade).

Não ocorreu diferença significativa entre os tratamentos de luminosidades nas plantas de *C. echinata* em relação à altura. Esta mesma resposta foi encontrada por Pedroso & Varela (1995), em *Ceiba pentandra* ao testarem quatro níveis de sombreamento (70, 50, 30 e 0%), por Pinto et al. (1993), em mudas de *Licari canella* sob diferentes níveis de sombreamento, em plantas de *Hymenaea courbaril* (Campos & Uchida 2002), mudas de *Jacaranda copaia* (Barbosa 1990), e de modo igual, os níveis de sombreamento não afetaram o crescimento em altura das mudas de *C. catenaeformis* (Farias et al. 1997).

A resposta à luz parece ser uma característica específica de cada espécie, pois segundo Mazzei (1998, 1999) e Paez (2000), as plantas mais altas foram observadas em condições sombreadas, mas há resultados contraditórios em algumas espécies, como para *Cabrlea canjerana*, na qual os maiores valores de altura foram encontrados em condições extremas de luz, ou seja, pleno sol e 90% de sombreamento. Em outras espécies como *Cryptocarya aschersoniana* (Almeida et al. 2004), plantas de cultivadas em 50% de sombreamento apresentaram maior crescimento em altura do que as plantas em pleno sol. Alvarenga et al. (2003), estudando os efeitos dos níveis de radiação no crescimento inicial de *Croton urucurana*, uma espécie pioneira nativa, verificou que as plântulas apresentaram maior altura quando submetidas a 70% de sombreamento. Em um estudo realizado com *J. copaia*, os maiores valores de altura foram encontrados com 70% e 50% de sombreamento (Campos & Uchida 2002). A espécie *Ochroma lagopus* (pau-de-balsa, espécie pioneira), apresentou altura superior às demais sob 30% de sombreamento e os tratamentos de 50 e 70% de sombra foram estatisticamente semelhantes em relação à altura. Entretanto, Muroya et al. (1997), encontrou maiores valores de altura em mudas de *Calophyllum angulare* cultivadas sob 70% de sombra. Leal Filho (1995) verificou aumento na altura em plantas de espécies tolerantes e intolerantes com o aumento da intensidade luminosa em condições de campo, sendo que as espécies tolerantes apresentaram crescimento limitado logo após o aumento de luz. Oliveira (1995), analisando uma floresta secundária, verificou que as árvores que receberam iluminação total apresentaram crescimento superior às que receberam iluminação parcial que por sua vez foram superiores às totalmente sombreadas.

Em trabalho realizado por Popma & Bongers (1991) e Reich et al. (1998), foi verificado aumento no número de folhas com o aumento da luminosidade. Esta característica só foi verificada em plantas de *C. echinata* transferidas das condições de 20% para 40% de LST. O mesmo resultado foi verificado em *J. copaia*, em tratamento sob 30% de sombreamento (Campos & Uchida 2002). Nos outros tratamentos de luminosidade, as plantas de *C. echinata* não mostraram diferenças no

número de folhas (tabela 2). O mesmo acontece em estudo com *Hymenaea courbaril* entre os níveis de sombreamento estudados (Campos & Uchida 2002).

5.2. Plasticidade, aclimação da fotossíntese e respiração em plantas de pau-brasil

Em *C. echinata*, o horário do dia em que a fotossíntese é máxima está em torno das 11 horas da manhã, onde os tratamentos 20%, 80% e 40% apresentaram 6,27, 5,03 e 3,00 $\mu\text{mol.CO}_2.\text{m}^2.\text{s}^{-1}$ respectivamente. Sendo assim, o tratamento 20% de LST apresenta o maior valor e o tratamento 40% de LST o menor valor de assimilação de CO_2 . Prado et al. (2005), também encontrou em duas espécies lenhosas do cerrado *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* o mesmo horário do dia onde ocorre a fotossíntese máxima.

Não se verifica diferenças significativas nas curvas de assimilação de CO_2 realizadas em abril de 2004 (mês da mudança) (figura 2) e na respiração em plantas dos tratamentos de 20% para 40% e 80% de LST bem como nos tratamentos transferidos de 40% para 80% e de 80% para 40% de LST (tabela 8). Em somente uma das três espécies australianas de árvores estudadas (*Omalanthus populifolius*) apresenta aumento significativo na assimilação máxima em folhas maduras na transferência da baixa para condição de alta luminosidade. Para todas as espécies, a aclimação foi incompleta, indicando que as folhas maduras foram detidas na sua habilidade de responder ao aumento da disponibilidade de luz comparado com plantas crescidas sob condições de alta luminosidade (Turnbull et al. 1993). Ainda, a taxa de respiração, foi uma resposta que mudou antes do que a capacidade fotossintética em folhas de *Alocasia macrorrhiza* (Sims & Pearcy 1991) a mesma resposta foi verificada e em três espécies australianas (Turnbull et al. 1993).

Sims & Pearcy (1991), verificaram também, que plantas transferidas da condição de maior luminosidade para baixa luminosidade, a taxa de respiração de *Alocasia* se ajusta mais lentamente (uma semana) do que nas plantas transferidas de baixa para alta luminosidade. Neste caso, o aumento na respiração está mais associado ao acúmulo de fotossintatos do que na manutenção da

alta capacidade fotossintética. As plantas transferidas de 80% para 40% de LST, mantiveram a respiração semelhante ao controle, o que não significa que estas plantas não possam começar a aumentar lentamente os valores de respiração como foi observado por Sims & Pearcy (1991).

Ainda, verificam-se nos tratamentos de 20% para 40% e 80% de LST, as maiores alterações nos parâmetros de crescimento analisados como aumento da RMF, do número de folhas, da MFE e diminuição da R:PA. Assim, com estas alterações, juntamente com a manutenção da respiração e assimilação (valores mantidos próximos ao controle de 20%), da tendência à fotoinibição, bem como o aumento do ponto de compensação (em tratamento de 20% para 80% de LST) (tabela 8) e da fotoinibição (em 80% de LST) (tabela 8) sugere-se que as plantas transferidas para condições de maior luminosidade estejam direcionando seu metabolismo primeiramente para o crescimento, ou seja, a construção de tecidos está associada ao aumento do ponto de compensação de luz (Givnish 1988). Em *Alocasia*, a aclimatação fotossintética em ambientes de alta luminosidade parece envolver grande custo respiratório na construção de folhas (Sims & Pearcy 1991). Kamaluddin & Graece (1992a, b) verificaram que folhas maduras da espécie *Bischofia javanica* desenvolvidas em baixa luminosidade aumentam a assimilação máxima quando transferidas para condição de alta luminosidade, mas somente depois de um período de fotoinibição. O que pode estar acontecendo neste primeiro momento em *C. echinata*.

Em plantas transferidas de 40% e de 80% para 20% de LST, nota-se aumento da respiração (tabela 8), porém não foi observado aumento significativo nos parâmetros de crescimento analisados, apenas redução nos valores de AFE (de 40% para 20% de LST) e diminuição da R:PA. Para Sims & Pearcy (1994) a respiração ocorre predominantemente em resposta ao crescimento e processo de manutenção necessário para a sobrevivência. Sendo que a luz é um fator limitante do ganho de carbono e do crescimento em ambientes sombreados, o custo do crescimento por unidade de tempo é geralmente menor neste ambiente. O aparato fotossintético de espécies sob o dossel de floresta reflete a pressão da seleção para maximizar a absorção de luz, enquanto minimiza o custo respiratório associado com a alta capacidade fotossintética (Chazdon et al. 1996).

Nas análises de março de 2005 (figura 3) diferentemente da resposta obtida primeiramente, logo após a transferência das plantas para ambientes com maior intensidade luminosa (em abril 2004) (figura 2, tabela 8), os tratamentos das plantas que são transferidas para condições de maior luminosidade (20% para 80% e 40% e de 40% para 80% de LST), aumentam a respiração e apresentam redução e semelhanças nos valores de assimilação. Talvez por ainda sofrerem com a fotoinibição.

Ao contrário do observado por Chazdon et al. (1996), espécies desenvolvidas em ambientes abertos recebem mais do que 50-70% da luz solar total (PFD) e maximizam o ganho de carbono através da alta capacidade fotossintética, alta taxa de transpiração, alta condutância estomática, aumento dos pontos de saturação e aumento na capacidade de fotoproteção (ciclo da xantofila). Um preço pago por esta atividade metabólica alta é o aumento da respiração, uma condição incompatível com balanço positivo de carbono em ambientes sombreados. Apesar de não ter sido notado aumento da assimilação em nenhum destes tratamentos, a resposta de aumento da respiração pode indicar uma mudança progressiva frente ao aumento da luz em *C. echinata*. Um maior tempo de análise poderia revelar maiores valores na assimilação máxima.

No tratamento de 40% para 20% de LST verificou-se também maior respiração, como foi verificado na primeira análise em abril de 2004 (figura 3, tabela 9), além do aumento dos valores de AFE em relação às análises de crescimento realizadas.

Diferentemente, em 80% para 20% e para 40% de LST há a diminuição da respiração (tabela 9), tendência de aumento da AFE e diminuição da R:PA. Como verificado antes (abril 2004) (figura 3) ocorre aumento e semelhança nos valores de assimilação de 80% para 20% e 40% de LST respectivamente juntamente com aumento dos valores de F_v/F_m (tabela 7). Estas respostas ao decréscimo de luminosidade, podem indicar que as plantas, que antes tendiam à fotoinibição (em 80% de LST) (tabela 6 e 7), agora assimilam mais carbono e passam a aumentar suas folhas para captura mais luminosidade. Segundo Jones & McLeod (1990), em baixas condições de luminosidade, a parte aérea retém maior quantidade de fotossintatos provocando um aumento da

área foliar para aumentar a superfície fotossintética, assegurando maior rendimento em baixa intensidade luminosa, e conseqüentemente, compensar as baixas taxas fotossintéticas por área foliar, uma característica de folhas sombreadas. Assim, diminui a quantidade de carbono para o crescimento das raízes (Jones & McLeod 1990).

De um modo geral nestas primeiras avaliações das curvas de respostas à luz, verificou-se que as plantas transferidas para condições de alta para baixa luminosidade respondem com a diminuição da respiração no escuro juntamente com o ponto de compensação e apresentam valores de assimilação maiores ou iguais aos valores apresentados na condição anterior (maior luminosidade). Os valores baixos de respiração e do ponto de compensação em plantas de sombra, provavelmente estão associados a uma adaptação básica dessas plantas para sobreviver em ambientes onde a luz é limitada (Taiz & Zeiger 1998).

Ao contrário, plantas transferidas de condições de baixa para alta luminosidade após 11 meses, respondem com o aumento da respiração juntamente com o aumento do ponto de compensação e apresentam valores de assimilação menores ou iguais à condição anterior de baixa luminosidade além de tenderem à fotoinibição, principalmente em tratamentos extremos de luz (20% para 80% de LST).

Efeitos da alteração na disponibilidade de luz na fotossíntese são mediados pelo estágio de desenvolvimento das folhas no momento da mudança (Sims & Pearcy 1992). Quando plantas crescidas na sombra são transferidas para condições de alta luminosidade, folhas maduras mostram rápida fotoinibição, clorose e queda de folhas (Björkman 1981, Langenheim et al. 1984, Oberbauer & Strain 1985, Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991, Turnbull et al. 1993). Folhas jovens, entretanto, exibem respostas variadas de aclimatação, podendo ser pequenas ou mesmo não apresentar qualquer mudança nas propriedades fotossintéticas.

De um modo geral nas análises de folhas maduras e jovens de plantas transferidas para novas condições de luminosidades, verificou-se que as folhas MCP analisadas poucos dias após a transferência para novas condições de luminosidade em todos os tratamentos (figuras 4, 5, 6A, C e

tabelas 10, 11 e 12), exibiram resposta de diminuição da respiração e da assimilação independente da condição de luz em que foram transferidas. Para algumas espécies, folhas maduras exibem pequenas ou nenhuma resposta de aclimação (Percy & Sims 1994). Já as folhas JCP (nascidas cinco meses após a transferência), transferidas de 20% para 80% e 40% de LST (figuras 5A, C e tabela 11), apresentaram maiores valores de respiração (com exceção do tratamento 20% para 40% de LST) e redução da assimilação tendendo à fotoinibição (tabela 7), possivelmente devido ao excesso de luz nestas condições. Nas outras condições (figuras 4, 6A, C e tabelas 10, 12), folhas JCP tiveram a tendência a maior assimilação como também maior respiração. Assim, neste primeiro momento, pode-se dizer que as folhas JCP de *C.echinata* apresentam respiração para manutenção do sistema fotossintético que tende a aumentar (Sims & Percy 1991).

A primeira resposta da *Alocasia* ao aumento da luminosidade é a abscisão das folhas maduras e sua substituição com novas folhas, que possuem capacidade fotossintética substancialmente maior no novo regime de luminosidade (Sims & Percy 1992). Aclimação completa a condições de maior luminosidade, foi observada somente em folhas jovens produzidas em nova condição de luz (Mulkey & Percy 1992).

Após 12 meses da realização da transferência das plantas, através de outra avaliação, verificou-se a diminuição das diferenças na assimilação e respiração entre as folhas MLP e JLP entre todos os tratamentos de luminosidade (figuras 4, 5, 6B e D e tabelas 10, 11, 12). Verificando-se ainda o aumento dos valores de assimilação nas folhas JLP e aumento do ponto de compensação em folhas JCP, nos tratamentos transferidos de 40% para 80% e 20% de LST (figuras 6B, D e tabela 12).

Apesar de ocorrer respostas semelhantes nas folhas de todos os tratamentos em relação à assimilação e a respiração, as plantas crescidas em 20% de LST e transferidas para 80% e 40% de LST, foram as que apresentaram maiores alterações nos parâmetros de crescimento analisados, além de apresentarem maiores valores no ponto e compensação de luz em JCP, MLP e JLP. Logo, sugere-se que as plantas crescidas neste ambiente de menor luminosidade, necessitam de maiores

ajustes quando transferidas para maior luminosidade do que as plantas crescidas nas outras duas condições. Segundo Bazzaz (1979), Bazzaz & Pickett (1980), Bazzaz & Carlson (1982), Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1991), espécies de florestas tropicais e temperadas exibem respostas fotossintéticas menos plásticas quando adaptadas à sombra (climácicas) e transferidas para ambiente luminoso, comparados com espécies intolerantes à sombra (pioneiras). De fato, muitas espécies de florestas tropicais que ficam sob o dossel mostram pequenas ou nenhum potencial de aumento da assimilação máxima em resposta ao aumento na disponibilidade de luz (Chazdon 1986, Mulkey 1986, Mulkey et al. 1991, Fetcher et al. 1987, Ramos & Graece 1990, Riddoch et al. 1991). Mesmo assim, plantas transferidas e 20% para 80% e 40% de LST, acabam se aclimatando ao novo ambiente (figuras 5B, D, tabela 11) depois de sete meses em novas condições de luminosidade, porém de uma forma mais custosa do ponto de vista do crescimento.

Nas espécies *Cecropia*, *Ficus* e *Brosimum* mostraram aclimação completa da capacidade fotossintética após três a cinco meses de transferência do ambiente de baixa para alta luminosidade (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991). Espécie, como a árvore de dossel de floresta tropical *Bischofia javanica*, se estabelece inicialmente em sombra do dossel e as folhas maduras exibem alguma capacidade de aclimação quando transferidas de baixa para alta luminosidade, mas esta capacidade é consideravelmente menor do que a expressada por folhas que se desenvolvem em diferentes ambientes de luz (Kamaluddin & Graece 1992a). Para *B. javanica*, folhas que se desenvolveram na sombra, mas foram transferidas para ambiente com maior luminosidade exibiu aumento da assimilação máxima depois de 30 dias. Em contraste, folhas que se desenvolveram em alta luminosidade exibiram uma capacidade fotossintética muito maior do que nas folhas sombreadas (Kamaluddin & Graece 1992a).

Por outro lado, as plantas crescidas em 40% de LST e transferidas para 80% e 20% de LST não apresentam mudanças significativas em relação à assimilação e a respiração desde o início das análises das folhas MCP e JCP (figuras 6A, C e tabela 12), com exceção do aumento do ponto de compensação em JCP nos dois tratamentos, até a análise final nas folhas MLP e JLP (figuras 6B, D

e tabela 12), apenas aumentando a assimilação em JLP. Assim, a espécie *C. echinata* parece ser mais plástica em relação às mudanças na luminosidade quando crescidas em ambientes com maior disponibilidade de luz (40% ou 80% de LST) e quando crescidas em ambientes mais sombreados necessitam de maiores ajustes e mais tempo para se aclimatar a nova condição.

Observações preliminares em um bosque homogêneo experimental sugerem que o pau-brasil seja uma espécie formadora de banco de plântulas e que as reservas de suas sementes sejam rapidamente metabolizadas. Em 20% de LST as plantas aumentam a respiração e sofrem mudanças em relação aos parâmetros de crescimento, sugerindo que a espécie sob a planta mãe, esteja investindo carbono para seu crescimento. Banco de plântulas desta espécie também foi observado em locais de intenso impacto antrópico no Estado do Rio de Janeiro (Rodrigues 1998), sugerindo uma grande inter-relação entre atividade fotossintética e intensidade luminosa para atingir o estágio adulto. Esses fatos sugerem que a estratégia de estabelecimento do pau-brasil seja a de iniciar rapidamente o estabelecimento de um sistema fotossintético eficiente para servir como fonte de carbono e energia para seu crescimento inicial, o que corrobora com os resultados obtidos neste trabalho, pois as plantas mostram melhor desempenho plasticidade fotossintética quando são crescidas em ambientes com maior luminosidade. Fetcher et al. (1983) compararam a aclimatação da pioneira *Heliocarpus appendiculatus* com a não pioneira *Dipteryx paamensis*, e verificaram que o crescimento foi mais plástico, sendo o mesmo resultado observado por Naves (1993) com espécie do cerrado em *Cybistax* (de crescimento rápido) e *Copaifera* (de crescimento lento) e por Kamaluddin & Graece (1992) em *B. javanica*.

6. Conclusões

De um modo geral em relação aos parâmetros de crescimento, plantas de *C.echinata* crescidas em ambientes de 20% de LST apresentam as maiores alterações nos parâmetros de crescimento analisados quando transferidas para condições de maior luminosidade (40% e 80% de LST), inclusive indicando haver maior investimento na parte aérea, aumentando a espessura das folhas, porém não alterando a razão de área foliar.

Plantas crescidas em 80% de LST apresentam poucas mudanças nos parâmetro de crescimento analisado quando transferidas para 20% e 40% de LST. Nos dois casos, as plantas tendem a aumentar a AFE reduzindo a razão R:PA.

As plantas do tratamento 40% de LST quando transferidas para 80% e 20% de LST, por outro lado, apenas diminuem a AFE e não alteram mais nenhum outro parâmetro de crescimento analisado.

Há fotoinibição transitória em tratamento 80% de LST.

As plantas apresentam aclimação fotossintética em condições de luminosidade maior (80% e 40% de LST), porém, isto demora meses.

Os melhores estímulos de assimilação após 12 meses são para as transferências a partir de 40% e quando transferidos e 80% para 20% de LST.

A melhor condição de luminosidade verificada foi em plantas crescidas em 40% de LST onde a aclimação fotossintética a um novo ambiente de luminosidade (80% ou 20% e LST) ocorre mais rapidamente.

Em conjunto, os resultados obtidos indicam que a espécie *C. echinata*, é uma espécie de meia sombra que apresenta alto poder de aclimação tanto a maiores quanto a menores intensidades luminosas, sendo os menores menos favoráveis ao crescimento da planta. Pode-se especular que plantas jovens de pau-brasil crescendo sob o dossel de árvores da mesma espécie teriam boa capacidade de suportar condições de alta intensidade luminosa mediada por fenômenos

como abertura de clareiras por perda de ramos, perda de folhas durante o inverno ou mesmo queda de indivíduos. Além disso, ainda que seja um evento que exija certo nível de aclimação, o crescimento de ramos ou de outras árvores pioneiras sobre as plantas jovens não são suficientes para provocar grandes alterações, uma vez que as plantas do pau-brasil se aclimatam relativamente bem a condições de baixa luminosidade. Tal evidência é ainda corroborada pela observação de que as folhas de pau-brasil apresentam respostas eficientes a eventos de “sunfleck”, que indicam boa capacidade de sobrevivência no chão da floresta.

Pode-se concluir assim que *Caesalpinia echinata* é provavelmente uma espécie bem adaptada às variações dinâmicas de larga amplitude na luminosidade na floresta tropical, o que sugere que esta seria uma espécie secundária no processo de sucessão ecológica.

7. Literatura Citada

- Aidar, M.P.M., Godoy, J.R.L., Bergmann, J. & Joly, C.A.** 2001. Atlantic Forest succession and mycorrhiza colonization over calcareous soil - PETAR, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 455-469.
- Almeida, D.S.** 2000. Recuperação ambiental da Mata Atlântica. Ilhéus: Editus.
- Almeida, L.P., Alvarenga, A.A., Castro, E.M., Zanela, S.M. & Vieira, C.V.** 2004. Crescimento inicial de plantas de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. submetidas a níveis de radiação solar. *Ciência Rural* 34(1): 83-88.
- Alvarenga, A.A., Castro, E.M., Lima Júnior, E.C. & Magalhães, M.M.** 2003. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill. in southeastern Brazil. *Revista Árvore* 27(1): 53-57.
- Andrade, L.O., Oliveira, A.S., Pinheiro, M.P., Santana, K.B., Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Silva, D.C. & Gomes, F.P.** 2004. Efeitos do ambiente em parâmetros morfométricos de folhas de *Caesalpinia echinata* Lam. (Caesalpinaceae). In: Resumos do 55º Congresso Nacional de Botânica e 26º Encontro Regional de Botânicos de MG, BA e ES. Viçosa 2004, CD-Room.
- Barbosa, A.P.O.** 1990. O crescimento de mudas de caroba (*Jacaranda copaia* Aubl. D. Don. Bignoniaceae) cultivadas sob diferentes níveis de sombreamento e espaçamento. In: Anais do 6º Congresso Florestal Brasileiro. Campos do Jordão: Sociedade Brasileira de Silvicultura, p. 526-534.
- Bazzaz, F.A.** 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- Bazzaz, F.A. & Carlson, R.W.** 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.

- Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A.** 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annals of Review of Ecology Systematics* 11: 287-310.
- Björkman, O.** 1981. Responses to different quantum flux densities. In: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology I. Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer-Verlag: New York, pp. 57-107.
- Brito, S.S.** 1990. Energia, Economia, Meio Ambiente: As Fontes Renováveis de Energia no Brasil. *Revista Brasileira de Energia* 1(3): 27-30.
- Brouwer, R.** 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* 10: 31-39.
- Buckeridge, M.S., Santos, H.P. & Tiné, M.A.S.** 2000a. Mobilisation of storage cell wall polysaccharides in seeds. *Plant Physiology and Biochemistry* 38: 141-156.
- Buckeridge, M.S., Santos, H.P., Tiné, M.A. & Aidar, M.P.M.** 2004. Mobilização de Reservas. In: A.G. Ferreira & F. Borgheti (eds.). *Germinação. Do básico ao aplicado*. Porto Alegre pp. 163-185.
- Campos, M.A.A. & Uchida, T.** 2002. Influência do sombreamento no crescimento de mudas de três espécies amazônicas. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37(3): 281-288.
- Cardoso, M.A., Provant, J., Powell, W., Ferreira, P.C.G. & Oliveira, D.E.D.** 1998. High differentiation among remnant populations of the endangered *Caesalpinia echinata* Lam. (Leguminosae- Caesalpinoideae). *Molecular Ecology* 7: 601-608.
- Chandrasekara, U.M. & Ramakrishnan, P.S.** 1993. Gap phase regeneration of tree species of differing successional status in a humid tropical forest of Kerala, India. *Journal of Bioscience* 18: 279-290.
- Chazdon, R.L.** 1986. Light variation and carbon gain in rainforest understory palms. *Journal of Ecology* 74: 995-1012.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N.** 1984. Photosynthetic light environment in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.

- Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., Lee, D.W. & Fetcher, N.** 1996. Photosynthetic response of tropical forest plants to contrasting light environments. In: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith (eds). Tropical forest plant ecophysiology. Chapman Hall, pp. 5-55.
- Claussen, J.W.** 1996. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *Forest Ecology and Management* 80: 245-255.
- Coelho, M.A.T.** 1970. O pau-brasil e a arte da tinturaria. *Revista Ocidente* 79: 213-224.
- Coimbra-Filho, A.F. & Câmara, I.G.** 1996. Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região nordeste do Brasil. Rio de Janeiro: Fundação Brasileira Para Conservação da Natureza.
- Einig, W., Mertz, A. & Hampp, R.** 1999. Growth rate, photosynthetic activity, and leaf development of Brazil pine seedlings (*Araucaria angustifolia* [Bert.] O. Ktze.) *Plant Ecology* 143: 23-28.
- Engel, V.L.** 1989. Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de essências nativas, concentração de clorofila nas folhas e aspecto da anatomia. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz", Piracicaba, 202 p.
- Farias, V.C., Varela, V.P., Costa, S.S. & Batalha, L.F.P.** 1997. Análise de crescimento de mudas de cendrorana (*Cedrelinga catenaeformis* (Ducke) Ducke) cultivadas em condições de viveiro. *Revista Brasileira de Sementes* 19(2): 193-200.
- Fetcher, N., Oberbauer, S.F., Rojas, G. & Strain, B.R.** 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35: 97-110.
- Fetcher, N., Strain, B.R. & Oberbauer, O.** 1983. Effects of light regimes on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of three species tropical trees. *Oecologia* 58: 314-319.
- Gandolfi, S., Leitão Filho, H.F. & Bezerra, C.L.F.** 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 753-767.

- Givnish, T.J., Montgomery, R.A. & Goldstein, G.** 2004. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the havailan lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany* 91(2): 228-246.
- Gomez-Pompa, A. & Vázquez-Yanes, C.** 1976. Estudios sobre sucesion secundaria en los tropicos calidos-humedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. In: A. Gómez-Pompa (coord.). *Regeneracion de selvas*. México: Continental, pp. 579-93.
- Grime, J.P.** 1965. Shade tolerance in flowering plants. *Nature* 5006(208): 161-163.
- Grime, J.P.** 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Groninger, J.W.** 1996. Growth and photosynthetic responses of four Virginia Piedmont tree species to shade. *Tree Physiology* 16: 773-778.
- Hueck, K.** 1972. *As florestas da América do Sul*. Brasília: Polígono, Universidade de Brasília.
- Hunt, R.** 1982. *Plant growth curves. The functional approach to growth analysis*. Edward Arnold: London.
- Inoue, M.T. & Torres, D.V.** 1999. Comportamento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze, em dependência da intensidade luminosa. *Revista Floresta* 10(1): 7-11.
- Ishida, A., Toma, T. & Marjenah, A.** 1999. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the canopy of *Maranga conifera*, a tropical pioneer. *Tree Physiology* 19: 467-473.
- Januário, M., Viswanadhan, Y. & Senna, R.C.** 1992. Radiação solar total dentro de floresta úmida de terra firme (Tucuruí, Pará). *Acta Amazônica* 22: 335-340.
- Joly, C.A., Aidar, M.P.M., Klink, C.A., McGrath, D.G., Moreira, A.G., Moutinho, P., Nepstad, D.C., Oliveira, A.A., Pott, A., Rodal, M.J.N. & Sampaio, E.V.S.B.** 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51: 331-348.

- Jones, R.H. & McLeod, K.W.** 1990. Growth e photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tollow tree and Carolina ash seedlings. *Forest Science* 36(4): 851-862.
- Kamaluddin, M. & Grace, J.** 1992a. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. *Annals of Botany* 69: 47-52.
- Kamaluddin, M. & Graece, J.** 1992b. Acclimation in seedlings of tropical tree, *Bischofia javanica*, following a stepwise redution in light. *Annals of Botany* 69: 557-562.
- Kitajima, K.** 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation pattern as correlates el seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kitajima, K.** 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall: New York, pp. 559-595.
- Langenheim, J.H., Osmond, C.B., Brooks, A. & Ferrar P.J.** 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest trees species. *Oecologia* 63: 215-224.
- Larcher, W.** 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Editora: Rima, 531p.
- Leal Filho, N.** 1995. Efeito dos distúrbios provocados pela exploração florestal sobre a regeneração natural da floresta natural tropical úmida na Amazônia Central Brasileira. INPA, Manaus.
- Lee, D.W., Oberbauer, S.F., Baskaran, K., Mohamad, H. & Yap, S.K.** 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology* 77: 568-580.
- Lee, D.W., Oberbauer, S.F., Krishnapilay, B., Mansor, M., Mohamed, H. & Yap, S.K.** 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedlings development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* 110: 1-9.
- Lee, D.W., Oberbauer, S.F., Johnson, P., Baskaran, K., Mansor, M., Mohamed, H. & Yap, S.K.** 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and funcion in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* 87: 447-455.

- Lorenzi, H.** 1992. Árvores Brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Editora Plantarum, 368p.
- Luttge, U.** 1997. Physiological Ecology of Tropical Plants. Spring-Verlag, New York.
- Mazzei, L.J.** 1998. Crescimento de plântulas de *Schefflera morototoni* (Aubl.) Maguire, Steyermark e Frodin em diferentes níveis de sombreamento no viveiro. Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer 3: 27-36.
- Mazzei, L.J.** 1999. Crescimento de plântulas de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee e Lang. em viveiro. Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer 4: 21-29.
- Mello-Filho, L.E.** 1991/1992. A Floresta Atlântica. In: S. Monteiro & L. Kaz (coords.). Floresta Atlântica. Textos Científicos, Edições Alumbamento, Rio de Janeiro, pp. 17-21.
- Mulkey, S.S.** 1986. Photosynthetic acclimation and water-use efficiency of three species of understory herbaceous bamboo (Graminaeae) in Panama. *Oecologia* 70: 514-519.
- Mulkey, S.S. & Pearcy, R.W.** 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during stimulated canopy gap formation. *Functional Ecology* 6: 719-729.
- Mulkey, S.S., Smith, A.P. & Wright, S.J.** 1991. Comparative life history and physiology of two understory Neotropical herbs. *Oecologia* 58: 26-32.
- Muroya, K., Varela, V.P. Campos, M. A.A.** 1997. Análise de crescimento de mudas de jacareúba (*Calophyllum angulare* A.C. Smith- Guttiferae) cultivadas em condições de viveiro. *Acta Amazônica* 27(3): 197-212.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservations priorities. *Nature* 403: 853-858.

- Nakazono, E. M., Costa, M. C. D., Futatsugi, K. & Paulilo, M. T. S.** 2001. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. *Revista Brasileira de Botânica* 2(2): 173-179.
- Naves, V.L.** 1993. Crescimento, distribuição de matéria seca, concentração de clorofila e comportamento estomático de mudas de três espécies florestais submetidas a diferentes níveis de radiação fotossintética ativa. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Lavras, Lavras, 76p.
- Neiva, A.** 1941. O pau-brasil (*Caesalpinia echinata* Lamarck). *Chácaras & Quintais* 63(1): 66-71.
- Oliveira, L.C.** 1995. Dinâmica de crescimento e regeneração natural de uma floresta secundária no estado do Pará. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Oberbauer, S.F. & Strain, B.R.** 1985. Effects of light regimes on the growth and physiology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 303-320.
- Osunkoya, O.O. & Ash, J.E.** 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Botany* 39: 591-605.
- Osunkoya, O.O., Ash, J.E., Hopkins, M.S. & Grahlan, A.** 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology* 82: 149-163.
- Paez, A.** 1999. Growth, soluble carbohydrates, and aloin concentration of *Aloe vera* plants exposed to three irradiance levels. *Environmental and Experimental Botany* 44: 133-139.
- Pearcy, R.W.** 1997. Acclimation to sun and shade. In: A.S. Raghavendra (ed). *Photosynthesis: A Comprehensive Treatise*. Chapman and Hall: New York, 376 p.
- Pedroso, S.G. & Varela, V.P.** 1995. Efeito do sombreamento no crescimento de mudas de sumaúna (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn). *Revista Brasileira de Sementes* 17(1): 47-51.
- Peixoto, A.L.** 1991/1992. A vegetação da Costa Atlântica. In: S. Monteiro & L. Kaz (coords.). *Floresta Atlântica. Textos Científicos, Edições Alumbamento, Rio de Janeiro*, pp. 33-42.

- Petit, C., Thompson, J.D. & Bretagnolle, F.** 1996. Phenotypic plasticity in relation to ploidy level and corn production in the perennial grass *Arrhenatherum elatius*. Canadian Journal of Botany 74: 1963-1964.
- Pinto, A.C.** 1999. O pau-brasil e um pouco da história brasileira. Instituto de Química (UFRJ), Rio de Janeiro. Acessado em: <http://www.s bq.org.br/PN-NET/causo7.htm>, em 3/05/2003.
- Pinto, A.M., Varela, V.P. & Batalha, L.F.P.** 2002. Influência do sombreamento no desenvolvimento de mudas de louro pirarucu (*Licaria canella* (Meissn.) Kosterm). Acta Amazônica 23(4): 307-404.
- Popma, J. & Bongers, F.** 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia 75: 625-632.
- Popma, J. & Bongers, F.** 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. Journal of Tropical Ecology 7: 85-97.
- 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.
- Prado Júnior, C.** 1965. História econômica do Brasil. Brasiliense, São Paulo.
- Prado Júnior, C.* 1989. *História e desenvolvimento: a contribuição da historiografia para a teoria e prática do desenvolvimento brasileiro.* São Paulo: Brasiliense.
- Prado, C.H.B.A., Ronquin, C.C. & Peron, M.C.C.** 2005. Balanço de carbono em duas espécies lenhosas jovens de Cerrado cultivadas sob irradiação solar plena e sombreadas. In: A. Scariot, J.C. Souza-Silva & J.M. Felfili, J.M. (orgs.). Biodiversidade, ecologia e conservação do cerrado.
- Ramakrishnan, P.S., Shukla, R.P. & Boojh, R.** 1982. Growth strategies of trees and their application to forest management. Current Science 51: 448-455.
- Ramos, J. & Graece, J.** 1990. The effects of shade on the gas exchange of four tropical trees from Mexico. Functional Ecology 9: 65-76.

- Rao, P.B. & Singh, S.P.** 1989. Germination of certain climax and successional Hymalaian trees as affected by moisture gradient: implications for revegetation for bare areas. *Tropical Ecology* 30: 274-284.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W. & Buschena, C.** 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12: 327-338.
- Ribeiro, D.** 1977. Os índios e a civilização. Petrópolis: Vozes.
- Riddoch, I., Grace, J., Fasehun, F.E., Riddoch, B. & Ladipo, D.O.** 1991. Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semideciduous rainforest in Nigeria. *Journal of Ecology* 79: 491-503.
- Rizzini, C.T.** 1971. Árvores e madeiras úteis do Brasil: manual de dendrologia brasileira. São Paulo: Edgar Blücher/Edusp.
- Rodrigues, P.J.F.P.** 1998. Efeito de fragmentação florestal e degradação do ambiente na estrutura e demografia de sub-população de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 51p.
- Salisbury, F.B. & Ross, C.W.** 1992. *Plant Physiology*. Belmont: Wadsworth Publishing Co, 682 p.
- Sims, D.A. & Pearcy, R.W.** 1991. Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. *Oecologia* 86: 447-453.
- Sims, D.A. & Pearcy, R.W.** 1992. Response of a leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany* 79: 449-455.
- Sims, D.A. & Pearcy, R.W.** 1994. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance-1. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell and Environment* 17: 881-887.

- Santos, H.P. & Buckeridge, M.S.** 2004. The role of the storage carbon of cotyledons in the establishment of seedlings of *Hymenaea courbaril* under different light conditions. *Annals of Botany* 94(6) 819-830.
- Souza, B.J.** 1939. O Pau-brasil na história nacional. Companhia Editora Nacional, São Paulo.
- Souza, O.M.F.** 1984. Pau-brasil: esse ilustre desconhecido. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco.
- Souza, G.M. & Buckeridge, M.S.** 2004. Sistemas complexos: novas formas de ver a botânica. *Revista Brasileira de Botânica*. 27(3): 407-419.
- Souza, R.P. & Válio, I.F.M.** 2003. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasileira de Botânica* 26(1): 35-47.
- Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F.A.** 1991. Plasticity and acclimation in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87: 377-387.
- Taiz, L. & Zeiger, E.** 1998. *Plant Physiology*. 2nd edition, Massachusetts: Sinauer Associates 792p.
- Thompson, W. A., Huang, L. K. & Kriedemann, P.E.** 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal of Plant Ecology* 19: 19-42.
- Tinoco, C. & Vázquez-Yanes, C.** 1985. Diferencias en poblaciones de *Piper hispidus* bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta perenifolia. In: A. Gomez-Pompa & Amo, R.S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera Cruz*. Mexico: Alhambra Mexicana, T. 2, pp. 267-281.
- Turnbull, M.H., Doley, D. & Yates, D.J.** 1993. The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. *Oecologia* 94: 218-228.
- Vilela, A.E., Ravetta, D.A.** 2000. The effect of radiation on seedling growth and physiology in four species of *Prosopis* L. (Mimosaceae). *Journal Arid Environmental* 44(4): 415-423.
- Vince-Prue, D.** 1975. *Photoperiodism in plants*. London: McGraw Hill Book Co., 444 p.

- Warren, D.** 1996. A ferro e fogo: a história e a devastação da mata atlântica brasileira. Companhia das Letras, São Paulo.
- Walters, M.E., Kruger, B.L. & Reich, P.B.** 1993. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. *Oecologia* 96: 219-236.
- Whitmore, T.C.** 1990. Na introduction to tropical rain forest. Clarendon Press: Oxford.
- WCMC - World Conservation Monitoring Centre.** 1992. Global biodiversity: status of the Earths living resources. London: Chapman and Hall.

8. Resumo

A exploração do pau-brasil caracterizou o primeiro ciclo econômico de uma série de outros, baseados na utilização de espécies vegetais nativas dos biomas brasileiros, sendo registrado como uma das primeiras interferências responsáveis pelo desmatamento e fragmentação do bioma da Mata Atlântica ao longo de toda a faixa litorânea. Hoje o pau-brasil é apenas uma das espécies que compõe o complexo sistema vegetacional denominado Mata Atlântica que engloba um mosaico diversificado de ecossistemas, incluindo manguesais, florestas de restinga e florestas pluviais.

Os processos do desenvolvimento vegetal estão intimamente relacionados à luz, tanto por sua importância na produção de fotossintatos como por representarem um sinal seguro de mudança de estação, garantindo à planta preparar-se para condições adversas. Por isso, a luz é um dos fatores ambientais mais críticos na determinação do êxito de alguns indivíduos de certas espécies em relação a outras, sendo a competição por luminosidade de fundamental importância para o crescimento e a sobrevivência das espécies.

O objetivo do trabalho foi caracterizar a plasticidade fotossintética em plantas jovens de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil) submetidas a diferentes intensidades de luz.

As plantas foram crescidas em condições de 20%, 40% e 80% de luz solar total (LST) em sombrites. Foram avaliados a área foliar, altura e número de folhas. Acompanhamento diário de assimilação de CO₂. Curvas de assimilação de CO₂ frente à variação de luz. As Análises de plasticidade fotossintética da espécie foram feitas através da troca de ambiente luminoso com a análise de folhas maduras e jovens depois da troca de ambiente luminoso. Cálculo da Razão de Área Foliar (RAF= área foliar total/ massa seca total); Área Foliar Específica (AFE = área foliar / massa foliar seca); Massa Foliar Específica (MFE= massa foliar seca / área foliar) que é o inverso da AFE e dá uma estimativa da espessura foliar; Razão de Massa Foliar (RMF = massa foliar seca / massa seca total); Razão Raiz Parte Aérea (R:PA= massa seca da raiz / massa seca da folha).

De um modo geral nestas primeiras avaliações das curvas de respostas à luz, verificou-se que as plantas transferidas para condições de alta para baixa luminosidade (80% para 20% e 40% de LST) respondem com a diminuição da respiração no escuro e apresentam valores de assimilação maiores ou iguais aos valores apresentados na condição anterior (maior luminosidade).

Ao contrário, plantas transferidas de condições de baixa para alta luminosidade após 11 meses, respondem com o aumento da respiração e ponto de compensação de luz e apresentam valores de assimilação menores ou iguais à condição anterior de baixa luminosidade além de tenderem à fotoinibição, principalmente em tratamentos extremos de luz (20% para 80% de LST).

Plantas mostram melhor desempenho plasticidade fotossintética quando são crescidas em ambientes com maior luminosidade.

Observações preliminares em um bosque homogêneo experimental sugerem que o pau-brasil seja uma espécie formadora de banco de plântulas e que as reservas de suas sementes sejam rapidamente metabolizadas. Em 20% de LST as plantas aumentam a respiração e sofrem mudanças em relação aos parâmetros de crescimento, sugerindo que a espécie sob a planta mãe, esteja investindo carbono para seu crescimento.

A melhor condição de luminosidade verificada foi em plantas crescidas em 40% de LST onde a aclimação fotossintética a um novo ambiente de luminosidade (80% e 40% e LST) ocorre mais rapidamente.

Portanto, *C. echinata*, é uma espécie de meia sombra bem adaptada às variações dinâmicas de larga amplitude na luminosidade na floresta tropical, o que sugere que esta seria uma espécie secundária no processo de sucessão ecológica.

9. Abstract

The exploration of brazilwood (pau-brasil - *Caesalpinia echinata*) characterizes the first economic cycle based on the utilization of native Brazilian species, being recorded as one of the first interferences responsible for deforestation and fragmentation of the Atlantic Forest in the coast of South America. The intense exploration, even many years ago, provoked the disappearance of populations of brazilwood and today, scientific programs are necessary to try to understand aspects of growth and development of this species with the aim to repopulate this practically lost species of the Atlantic Forest that existed when Brazil was discovered in 1500.

Plant development processes are closely related to light due to the importance of the latter for production of photosynthates as well as for representing a secure signal for seasonal changes and preparing the plant to face adverse conditions. Light can be one of the critical environmental factors for performance of a species, competition for light being fundamentally important for their growth and survival.

The aim of the present work was to characterize the photosynthetic plasticity and the acclimation capacity of young plants of *Caesalpinia echinata* subjected to different light intensities.

Plants were grown under 20%, 40% and 80% (24 plants per treatment) of light intensities. The parameters evaluated were: leaf area, plant height and leaf number, diurnal changes in CO₂ assimilation and curves A X PAR (Photosynthetic Active Radiation). Photosynthetic plasticity was evaluated by exchanging part (4 individuals) of the plants from the condition they were in to the two other light conditions, followed by photosynthetic analyses of young and mature leaves. The indexes calculated were: leaf area ratio (LAR – total leaf area/total dry mass), specific leaf area (SLA – leaf area/dry leaf mass), specific leaf mass (SLM – dry leaf mass/leaf area), which is the reverse of SLA (i.e. leaf thickness), leaf mass ratio (LMR – dry leaf mass/dry total mass) and root:shoot ratio (RSR – dry root mass/dry leaf and stem mass).

In the first measurements, light curves showed that plants transferred from high to low light intensities (80% to 20% and 40%) responded with a decrease in dark respiration and higher or similar assimilation at saturation (A_{sat}) in relation to previous measurements (higher light intensity).

Conversely, plants transferred from low to high light intensities (after 11 months) responded by increasing dark respiration and lowering or keeping A_{sat} in relation to previous conditions of low light intensity. Furthermore, some photoinhibition was observed, mainly in the extreme treatments (20% to 80%).

In 20%, plants increased dark respiration and changed growth parameters, suggesting that individuals growing under the shade of the mother plant have possibly invest more carbon to adjust its growth to low light intensities.

The best light condition for growth was 40%, where photosynthetic acclimation to a different condition (80% or 40%) occurs more quickly.

Thus, *C. echinata* is a species adapted to shade conditions and more than this, it is well adapted to the dynamic changes of wide amplitude in light intensities in the understory of tropical rain forest. This suggests that this is probably a secondary species in the process of ecological succession.