

ADAO PEREIRA DE LIMA

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DA  
CAATINGA SOB DIFERENTES INTENSIDADES DE RADIAÇÃO

Serra Talhada-PE

2016

ADAO PEREIRA DE LIMA

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DA  
CAATINGA SOB DIFERENTES INTENSIDADES DE RADIAÇÃO

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

Co-orientador: Mauro Guida dos Santos

Serra Talhada-PE

2016

## Ficha catalográfica

L732r Lima, Adao Pereira de  
Respostas ecofisiológicas de plântulas de espécies lenhosas da caatinga sob diferentes intensidades de radiação / Adao Pereira de Lima. – Serra Talhada: O Autor, 2016.  
65 f.: il.

Orientador: André Luiz Alves de Lima.

Co-orientador: Mauro Guida dos Santos.

Dissertação (mestrado) – Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Serra Talhada, 2016.

Inclui referências e apêndice.

1. Ecofisiologia. 2. Plantas nativas - Caatinga - Pernambuco. 3. Região Semiárida - Brasil, Nordeste. 4. Melhoramento de plantas - Tecnologia. I. Lima, André Luiz Alves de, orientador. II. Santos, Mauro Guida dos, co-orientador. III. Título.

CDD 631

ADAO PEREIRA DE LIMA

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DA  
CAATINGA SOB DIFERENTES INTENSIDADES DE RADIAÇÃO

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

APROVADO em 29/02/2016

Banca Examinadora

---

Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima – UAST/UFRPE  
Orientador

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Luciana Sandra Bastos de Souza – UAST/UFRPE  
Examinador Externo

---

Prof. Dr. Adriano dos Nascimento Simões – UAST/UFRPE  
Examinador Interno

---

Prof. Dr. André Laurênio de Melo – UAST/UFRPE  
Examinador Interno

Aos que nunca mediram esforços para me ajudar e sempre me deram todo amor e carinho, estando sempre ao meu lado me incentivando e depositando confiança em mim: meus pais, Cosma Maria Pereira de Lima e Manoel Pereira de Lima

Meus irmãos: Claudineide Pereira de Lima, Clenilda Pereira de Lima, Eva Pereira de Lima, Marilene Pereira de Lima e Vanildo Pereira de Lima.

Dedico

## AGRADECIMENTOS

A Deus pelo conforto nos momentos difíceis, pelo discernimento em fazer as escolhas que julguei corretas, e pela família que sempre me apoiou.

A Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao programa de Pós-graduação em Produção Vegetal (UAST/UFRPE) pela oportunidade de realizar o curso.

Ao meu orientador André Luiz Alves de Lima, grande profissional, pela paciência, preocupação, pela confiança e ensinamentos, que servirão para minha vida pessoal e profissional.

Ao professor Sérgio Luiz Ferreira da Silva pelo auxílio em alguns momentos na realização das medidas em campo e por ter se mostrado sempre disponível para ajudar no que fosse preciso.

A Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação da UFRPE pelo apoio financeiro através do Edital 09/2014 e dos Professores Eduardo Soares de Souza da UFRPE/UAST e Antônio Celso Dantas Antonino da UFPE (Universidade Federal de Pernambuco) por disponibilizar o IRGA para realização do trabalho.

Ao professor Thieres George Freire da Silva por disponibilizar alguns materiais para trabalho de campo, pela ajuda na aquisição de dados meteorológicos e por estar sempre disponível para ajudar.

A FACEPE pelos recursos financeiros por meio do projeto de mestrado (APQ-0401-2.03/14) concedida durante esses 24 meses de curso.

Ao CNPq por disponibilizar recursos para alguns equipamentos, os quais utilizei para fazer análises em laboratórios.

A doutoranda e amiga Jorcely Gonçalves Barroso, que esteve junto na condução do experimento e tive a oportunidade de aprender muito com ela em trabalhos de campo.

As colegas, Rafaela e Débora que ajudaram em alguns momentos em trabalhos de campo.

Agradecemos ao Centro de Referência Para Recuperação de Áreas Degradadas da Universidade Federal do Vale do São Francisco - CRAD/UNIVASF pela doação das sementes.

Aos colegas de turma da graduação e pós-graduação, pelos conhecimentos adquiridos juntos e também pelos momentos de descontração, brincadeiras, que ajudaram a ultrapassar as barreiras que surgiam no caminho.

“Talvez não tenha conseguido fazer o melhor, mas lutei para que o melhor fosse feito. Não sou o que deveria ser, mas Graças a Deus, não sou o que era antes”.

(Marthin Luther King)

## RESUMO

Em florestas tropicais sazonalmente secas (FTS) a vegetação está sob influência do déficit hídrico, devido à alta intensidade de radiação, altas temperaturas e irregularidade da precipitação. Esse cenário condiciona o desenvolvimento de mecanismos e estratégias ecofisiológicas nas espécies vegetais para superar tais condições. Entretanto, grupos de espécies podem responder de diferentes formas ao ambiente, especialmente quando expostas a áreas com diferentes condições de luminosidade, tal como são observado em ecossistemas com perturbação antrópica, encontradas em FTS. Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar a performance ecofisiológica de espécies de plântulas lenhosas da caatinga, região sob clima semiárido do Brasil, em função de diferentes níveis de sombreamento (pleno sol, 30% e 70%). O experimento foi conduzido em Serra Talhada/PE, para tanto foram utilizadas 11 espécies, sendo três indivíduos por tratamento, os quais foram relacionados com os níveis de sombreamento 30 e 70% e a pleno sol. Para analisar o desempenho das espécies utilizou-se um analisador de gás infravermelho (IRGA) para avaliar os seguintes parâmetros: assimilação de CO<sub>2</sub> ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), concentração interna de CO<sub>2</sub> ( $C_i$ ), transpiração ( $E$ ), e a fluorescência da clorofila  $a$ . O potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) e de área foliar específica (AFE) foram determinados. Todas as medidas foram realizadas ao final do experimento. A eficiência do uso da água ( $EUA$ ) foi determinada através da relação  $A/E$  e a eficiência de carboxilação instantânea ( $E_iC$ ) pela relação  $A/C_i$ . Os resultados mostraram que os grupos das espécies estudadas, variaram pouco frente às diferentes condições de luminosidade, e para alguns parâmetros houve diferença entre as espécies. As espécies que apresentaram baixos valores de potenciais hídricos, exibiram uma diminuição na  $g_s$ ,  $A$ ,  $E$  e  $E_iC$ . Fato observado em *Bauhinia cheilantha*, em que o potencial hídrico foi 23% menor na maior intensidade luminosa com uma diminuição em 36% na  $g_s$ , e de 68% na fotossíntese. A espécie que mais se destacou foi *Commiphora leptophloeos* que apresentou maiores valores de potencial hídrico e de trocas gasosas em todas as condições de luz. Notou-se também que em potenciais hídricos mais negativos as espécies exibiram maiores AFEs como visto em *Cynopholla flexuosa*, no tratamento mais sombreado, que apresentou baixo potencial hídrico refletindo em um aumento de 20% na AFE e no Coeficiente de extinção fotoquímica ( $qP$ ). Embora os parâmetros de AFE e de clorofila tenham variado pouco entre os níveis de luz, notou-se tendência de maiores teores de clorofila e AFE no maior sombreamento para todos os grupos funcionais. As espécies estudadas apresentaram pequenas diferenças no potencial hídrico nas diferentes condições de luminosidade, possivelmente devido à irrigação controlada entre os

tratamentos de luz. Entretanto, os grupos das espécies de baixa densidade de madeira apresentaram os maiores valores. Com relação aos demais parâmetros, notou-se que o potencial hídrico muito negativo, refletiu em menor  $g_s$ ,  $A$ ,  $E$  e  $EiC$ . A maior intensidade de radiação em algumas espécies, como *L. rigida*, refletiu em uma diminuição da  $C_i$ , possivelmente devido ao fechamento parcial dos estômatos e menor  $qP$ , o que provocou declínio na assimilação de  $CO_2$ .

**Palavras-chave:** Ecofisiologia, florestas secas, efeito da luz, fluorescência da clorofila, grupos funcionais, semiárido, trocas gasosas.

## ABSTRACT

In seasonally dry tropical forests (FDS) vegetation is under the influence of water stress due to the high intensity radiation, high temperatures and irregular rainfall. This setting affects the development of mechanisms and ecophysiological strategies in plant species to overcome such conditions. However, groups of species may respond differently to the environment, especially when exposed to areas with different lighting conditions, such as are observed in ecosystems to human disturbance, found in FDS. The objective of this work was to evaluate the performance ecophysiological species of woody seedlings of savanna region under semiarid climate of Brazil, due to different levels of shading (full sun, 30% and 70%). The experiment was conducted in Serra Talhada / PE, for both were used 11 species, three individuals for treatment, which were related to the shading levels 30 and 70% and full sun. To analyze the performance of the species used an infrared gas analyzer (IRGA) to evaluate the following parameters: CO<sub>2</sub> assimilation (A), stomatal conductance (gs), internal CO<sub>2</sub> concentration (Ci), sweating (E), and the chlorophyll fluorescence. The leaf water potential ( $\Psi_f$ ) and specific leaf area (SLA) were determined. All measurements were made at the end of the experiment. The efficiency of water use (USA) was determined by the A / E and instantaneous carboxylation efficiency (EiC) by the A / C. The results showed that groups of species studied varied little across the different light conditions, and for some parameters were no differences between species. The species had low water potential values, showed a decrease in gs, A, E and EiC. In fact observed *Bauhinia cheilantha*, wherein the water potential was 23% lower in the higher light intensity with a decrease in the gas by 36%, and 68% in photosynthesis. The kind that stood out was *Commiphora leptophloeos* that showed higher values of water potential and gas exchange in all light conditions. It was also noted that more negative water potential species exhibited higher AFEs as seen in *Cynopholla flexuosa*, in the shaded treatment, which had low water potential reflecting an increase of 20% in the AFE and the photochemical quenching coefficient (qP). While the parameters of IEF and chlorophyll have varied somewhat among light levels, trend was noted of higher chlorophyll content in ERA and most shading for all functional groups. The species showed small differences in water potential in different conditions, possibly due to irrigation controlled between light treatments. However, the groups of species of low wood density showed the highest values. Regarding other parameters, it was noted that the very negative water potential, reflected in lower gs, A, E and EiC. The highest intensity of radiation in some

species such as *L. rigida*, reflected in a decrease in C, possibly due to partial stomatal closure and less qP, which caused decline in CO<sub>2</sub> assimilation.

**Keywords:** Ecophysiology, dry forests, light effect, chlorophyll fluorescence, functional groups, semiarid, gas exchange.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) das espécies: (A) sempre verdes, (B): decíduas de baixa densidade de madeira, (C): decíduas de alta densidade de madeira e (D): decíduas tardias de alta densidade de madeira, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 56
- Figura 2 Parâmetros de trocas gasosas das espécies sempre verdes submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a fotossíntese ( $A$ ); B é a Condutância estomática ( $g_s$ ), C é a concentração interna de  $CO_2$  ( $C_i$ ), D é a transpiração ( $E$ ), E é a eficiência de carboxilação instantânea ( $E_iC$ ) e F é a Eficiência do Uso da Água ( $EUA$ ), submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%) ..... 57
- Figura 3 Parâmetros de trocas gasosas das espécies decíduas de baixa densidade de madeira. Onde A é a fotossíntese ( $E$ ); B é a Condutância estomática ( $g_s$ ), C é a concentração interna de  $CO_2$  ( $C_i$ ), D é a transpiração ( $E$ ), E é a eficiência de carboxilação instantânea ( $E_iC$ ) e F é a Eficiência do Uso da Água ( $EUA$ ), submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 58
- Figura 4 Parâmetros de trocas gasosas das espécies decíduas de alta densidade de madeira. Onde A é a fotossíntese ( $E$ ); B é a Condutância estomática ( $g_s$ ), C é a concentração interna de  $CO_2$  ( $C_i$ ), D é a transpiração ( $E$ ), E é a eficiência de

carboxilação instantânea (*EiC*) e F é a Eficiência do Uso da Água (*EUA*), submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 59

Figura 5 Parâmetros de trocas gasosas das espécies decíduas tardias de alta densidade de madeira. Onde A é a fotossíntese (*E*); B é a Condutância estomática (*gs*), C é a concentração interna de CO<sub>2</sub> (*Ci*), D é a transpiração (*E*), E é a eficiência de carboxilação instantânea (*EiC*) e F é a Eficiência do Uso da Água (*EUA*), submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 60

Figura 6 Teor de clorofila nas espécies sempre verdes submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a clorofila a, B é a clorofila b e C é a clorofila total, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 61

Figura 7 Teor de clorofila nas espécies de BDM submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a clorofila a, B é a clorofila b e C é a clorofila total, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 62

Teor de clorofila nas espécies de ADM submetidas a três tratamentos de

Figura 8 luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a clorofila a, B é a clorofila b e C é a clorofila total, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 63

Figura 9 Teor de clorofila nas espécies tardias de ADM submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a clorofila a, B é a clorofila b e C é a clorofila total, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 64

Figura 10 Área foliar específica das espécies: (A) sempre verdes, (B): decíduas de baixa densidade de madeira, (C): decíduas de alta densidade de madeira e (D): decíduas tardias de alta densidade de madeira, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%)..... 65

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Grupo funcional de espécies lenhosas da caatinga submetidas a diferentes intensidades de luz, Serra Talhada – PE, UFRPE, UAST, 2016.....	54
Tabela 2	Parâmetros de fluorescência da clorofila <i>a</i> , onde FV/FM é o rendimento quântico do fotossistema II, qP é o coeficiente de extinção fotoquímica, NPQ é o coeficiente de extinção não fotoquímica e ERT é a taxa aparente de transporte de elétron, submetidas a três tratamentos de luminosidade. Médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%). Serra Talhada – PE, UFRPE, UAST, 2016.....	55

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	18
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	20
2.1 EFEITO DA LUMINOSIDADE NAS TROCAS.....	20
2.2 DISPONIBILIDADE DE ÁGUA E MECANISMO DE ADAPTAÇÃO DAS PLANTAS.....	21
2.3 TIPOS FUNCIONAIS.....	22
2.4 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA.....	23
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	24
3.1 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA E MONTAGEM DO EXPERIMENTO.....	24
3.2 OBTENÇÃO DE SEMENTES DE PLANTAS.....	25
3.3 TROCAS GASOSAS.....	26
3.4 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR ( $\Psi_F$ ).....	27
3.5 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA.....	27
3.6 DETERMINAÇÃO DAS CLOROFILAS <i>a</i> , <i>b</i> E TOTAL.....	28
3.7 EFICIÊNCIA DO USO DA ÁGUA ( <i>EUA</i> ).....	29
3.8 EFICIÊNCIA DE CARBOXILAÇÃO INSTANTÂNEA ( <i>EiC</i> ).....	29
3.9 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA ( <i>AFE</i> ).....	29
3.10 ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	29
<b>4. RESULTADOS</b> .....	30
4.1 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR ( $\Psi_F$ ).....	30
4.2 TROCAS GASOSAS.....	30
4.2.1 Espécies Sempre Verdes ( <i>SV</i> ).....	30
4.2.2 Espécies Decíduas de Alta Densidade de Madeira ( <i>BDM</i> ).....	31
4.2.3 Espécies Decíduas de Alta Densidade de Madeira ( <i>ADM</i> ).....	32
4.2.4 Espécies Decíduas Tardias de Alta Densidade de Madeira ( <i>ADMT</i> ).....	33
4.3 TEORES DE CLOROFILA <i>a</i> , <i>b</i> E TOTAL.....	33
4.3.1 Espécies Sempre verdes ( <i>SV</i> ).....	33
4.3.2 Espécies Decíduas de Baixa Densidade de Madeira ( <i>BDM</i> ).....	34
4.3.3 Espécies Decíduas de Alta Densidade de Madeira ( <i>ADM</i> ).....	34
4.3.4 Espécies Decíduas Tardias de Alta Densidade de Madeira ( <i>ADMT</i> ).....	34
4.4 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA ( <i>AFE</i> ).....	34

4.5 PARÂMETROS DE FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA .....	35
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	36
<b>6. CONCLUSÕES</b> .....	43
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	44
<b>APÊNDICE</b> .....	54

## 1 INTRODUÇÃO

Em ambientes semiáridos a elevada radiação solar e as altas temperaturas aliadas à sazonalidade da precipitação causa elevada evapotranspiração, que varia em torno de 1500 a 2000 mm anuais (SAMPAIO, 1995) que pode ocasionar estresse hídrico aos vegetais, desencadeando de diversos mecanismos morfofisiológicos de resposta à seca (TROVÃO et al., 2007). Entre estes, destacam-se aqueles relacionados as trocas gasosas como assimilação de CO<sub>2</sub>, transpiração, condutância estomática, *status* hídrico da planta, (CAPUZZO et al., 2012), e a características morfológicas como menor área foliar, aumento da espessura foliar e maior alocação de massa pela raiz, além do aumento nos teores de clorofila (GIVNISH, 1988) e estudos de fluorescência da clorofila para estimar a eficiência no transporte de elétrons através do fotossistema II e examinar o desempenho fotossintético (BAKER; ROSENQVIST, 2004). Esses trabalhos avaliaram as relações ecofisiológicas de diferentes espécies numa mesma condição de luz, sem, entretanto, testar o efeito da disponibilidade da radiação sobre a performance ecofisiológica das plantas. O conhecimento sobre esse efeito torna-se relevante tendo em vista que muitos ecossistemas semiáridos estão sob forte pressão antrópica, como a caatinga, na região Nordeste do Brasil, que apresenta boa parte de sua área degradada devido à atividade agropastoril extensiva, superpastejo, extrativismo predatório e manejo inadequado do solo (GIONGO et al., 2011). Estes fatores fazem com que o estrato arbóreo e arbustivo da caatinga apresentem diferentes níveis de regeneração, o que conseqüentemente expõe o estrato que está em desenvolvimento da vegetação a diferentes condições de luminosidade. Além disso, estudos dessa natureza são de extrema importância por permitir a seleção de espécies mais adaptadas que possam ser utilizadas na implementação de políticas públicas de reflorestamento, sobretudo diante do atual cenário de mudanças climáticas e crise dos recursos hídricos.

Na região semiárida brasileira o tipo de vegetação predominante é a caatinga, um dos maiores remanescentes de florestas sazonalmente secas do mundo (MILES et al., 2006), apresenta mais de 2.000 espécies de plantas vasculares (LEAL et al., 2005) , . As plantas da caatinga enfrentam condições adversas em relação ao solo, precipitação pluvial e, portanto disponibilidade de água. A vegetação está condicionada ao déficit hídrico em virtude da seca sazonal e irregularidades das chuvas. No entanto, além da baixa precipitação, existe uma associação a outros fatores característicos de florestas tropicais secas, como a ocorrência de altas temperaturas, associadas a altos índices de radiação solar, que provoca elevada demanda

evaporativa e, conseqüentemente, redução da umidade do solo (LIMA et al., 2012). Além dos fatores naturais a exploração desordenada dos recursos naturais tem causado a degradação de ecossistemas devido ao uso excessivo das terras além de sua capacidade e/ou de sua aptidão agrícola (FERREIRA, 2000). Conseqüentemente, essas áreas ficam expostas a grande intensidade de radiação, que por sua vez dificulta a regeneração natural (VIEIRA, 2013).

A seleção de espécies nativas para recuperação de ambientes degradados pode ser baseado no potencial de aclimatação das espécies a deficiência hídrica em diferentes condições de luminosidade, pois as espécies são capazes de minimizar suas necessidades fisiológicas e conseguem sobreviver ao ambiente seco com perda mínima de água (ALMEIDA et al., 2005; SANTIAGO, 2001). Há evidências que as plantas da caatinga apresentam várias adaptações fisiológicas a essas condições impostas pelo meio (OLIVEIRA et al., 2014). Dessa forma, o estudo de parâmetros fisiológico é de extrema importância para entender o funcionamento do ecossistema semiárido (TROVÃO et al., 2004).

Tipos funcionais têm sido determinados e investigados em florestas tropicais secas no mundo inteiro, inclusive na caatinga. Lima et al. (2012) e Oliveira et al. (2013) descreveram até quatro grupos funcionais de plantas lenhosas da Caatinga a partir de medidas ecofisiológicas (potencial hídrico), morfológicas (densidade de madeira e capacidade de armazenamento de água nos tecidos) e fenológicas, tal como estabelece Holbrook et al. (1995). Os autores identificaram a existência da relação destas características com a precipitação, temperatura, umidade do solo e fotoperíodo.

Embora estes estudos sejam relevantes para o semiárido, foram realizados em plantas adultas e não avaliaram outras características fisiológicas, além do potencial hídrico, e também não avaliaram o efeito da disponibilidade de luz para as plantas. Dessa forma, a utilização dos tipos funcionais para a caracterização das diferentes fitofisionomias permite obter informações dos mecanismos que proporcionam o crescimento, desenvolvimento e estabelecimento das plântulas, que pode ser útil para diversos fins.

Supõe-se que plantas com maior potencial hídrico e de Baixa Densidade de Madeira (BDM), submetidas a maior intensidade luminosa, podem apresentar maiores valores de condutância estomática (gs), transpiração (E), assimilação de CO<sub>2</sub> (A) e eficiência do uso da água (EUA), enquanto que plantas de menor potencial hídrico e com Alta Densidade de Madeira (ADM) sob a mesma intensidade luminosa apresentem valores menores daqueles parâmetros. Além disso plantas Sempre Verdes (SV), embora tenham potencial hídrico intermediário em relação às decíduas (Lima et al., 2012), podem desenvolver um sistema

radicular mais profundo e obter água do subsolo, como consequência, apresentam melhor eficiência no uso da água devido ao melhor controle estomático.

Diante do exposto, esse trabalho teve como objetivo avaliar o desempenho ecofisiológico em diferentes espécies de plântulas e grupos funcionais da caatinga em função de diferentes níveis de sombreamento, como subsídio para utilização em recuperação de áreas degradadas.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1- EFEITO DA LUMINOSIDADE NAS TROCAS GASOSAS

A luminosidade assume fator relevante no crescimento e desenvolvimento vegetal, uma vez que a luz é fonte primária de energia relacionada à fotossíntese e o ambiente de luz no qual a planta cresce é extremamente importante, pois a adaptação das plantas ao ambiente depende do ajuste de seu aparelho fotossintético, de forma que a luminosidade seja utilizada de maneira mais eficiente possível (SILVA et al., 2007). Entretanto, o excesso de luz provoca redução da umidade do solo e alteração do *status* hídrico da planta, além de causar danos no fotossistema II (PSII), que limita a atividade fotossintética, crescimento e produtividade do vegetal (TAKAHASHI; BADGER, 2011). Um dos principais fatores que regula a fisiologia das plantas é a disponibilidade de água no solo. Em solos com valores abaixo de 25% de umidade algumas espécies vegetais podem apresentar o potencial hídrico menor que - 1,6 MPa causando redução significativa na assimilação de CO<sub>2</sub> (A) (OLIVEIRA et al., 2002), condutância estomática ( $g_s$ ) e na transpiração (CALBO; MORAES, 1997; SANTOS et al., 2009) devido ao estresse.

Algumas plantas minimizam os efeitos danosos causados pelo excesso de luz, desencadeando o ajustamento fisiológico, através do controle estomático e alterações bioquímicas, como acúmulo de açúcares solúveis, aminoácidos e proteínas (FROZI et al., 2013).

O ajustamento estomático é regulado pela luminosidade e pelo estado de hidratação da folha em condição de déficit hídrico. O funcionamento dos estômatos influencia a produtividade vegetal, pois controla a absorção de CO<sub>2</sub>, e, portanto, a condutância estomática e a taxa fotossintética são elevadas apenas nas primeiras horas do dia quando o potencial hídrico foliar é elevado e a intensidade luminosa é baixa (COSTA; MARENCO, 2007). Em

condições ótimas de umidade do solo, estudos tem demonstrado que plantas têm apresentado maiores valores de fotossíntese e condutância estomática, mesmo sendo cultivadas sob alta intensidade de radiação solar (LIMA JÚNIOR et al., 2006).

Ao contrário do observado em culturas agrícolas, em ecossistemas naturais as espécies lenhosas apresentam estratégias de sobrevivência distintas (OLIVEIRA et al., 2014), devido a grande diversidade vegetal e as diferentes condições bióticas e abióticas. Rossato (2010) estudando as características funcionais de folhas de sol e sombra em mata da galeria no Cerrado do Brasil revelou que as espécies arbóreas são capazes de se ajustar fisiologicamente em relação à disponibilidade de luz, o que resulta na aclimação a altas e baixas intensidades luminosas. Dessa forma, as maiores taxas fotossintéticas são observadas em folhas de sol, devido a maiores valores de condutância estomática e capacidade de troca de elétrons do fotossistema II.

## 2.2 – DISPONIBILIDADE DE ÁGUA E MECANISMO DE ADAPTAÇÃO DAS PLANTAS

Em plantas terrestres, o vapor de água se difunde no ar principalmente através dos estômatos a partir de um gradiente de pressão do sistema solo-planta-atmosfera (LI et al., 2011). As células-guardas modificam o turgor da planta e controlam a abertura e fechamento estomático. À medida que a planta absorve água essas células tem seu turgor aumentado e ocorre a abertura estomática, porém quando este decresce devido a perda direta de água para a atmosfera ocorre o fechamento estomático e consequente diminuição da assimilação do CO<sub>2</sub> (TAIZ; ZEIGER, 2006).

As disponibilidades de água (FIGUEIRÔA et al., 2004) e de luz (SESSA; GIVNISH, 2014) são os principais fatores que regulam a fisiologia das plantas em ecossistemas com alta demanda evaporativa, bem como seu estabelecimento, desenvolvimento e reprodução, e consequentemente, a sua distribuição no ambiente. Portanto a ocorrência das espécies ao longo de gradientes de luz e de disponibilidade hídrica depende de sua capacidade de tolerar a seca (MARKESTEIJN; POORTER, 2009).

Em florestas tropicais secas a pressão de seleção para espécies capazes de utilizar a água e nutrientes pode ser elevada. Espécies decíduas tem sua produção maximizada no curto prazo, com uma grande eficiência no transporte de água pelo xilema, entretanto estão mais sujeitas à embolia. Ao contrário, espécies sempre verdes têm menor eficiência de transporte

de água, embora tenham um sistema condutor mais seguro em relação à embolia no xilema (SOBRADO, 1993).

Uma das estratégias das plantas responderem a deficiência hídrica é por meio da queda de folhas, fato este que limita o crescimento na estação seca (BORCHERT 1994), além disso, ocorre à diminuição da turgescência e as raízes se distribuem nas camadas mais profundas do solo em busca de água (PIMENTEL, 2004). Portanto há um acúmulo de biomassa na raiz em detrimento da parte aérea (SOUZA et al., 2010). Entretanto, o efeito do estresse hídrico torna-se mais acentuado em plântulas, cujos sistemas radiculares, estão mais expostos à escassez de água nas camadas superficiais do solo em épocas secas do ano quando a luminosidade é mais intensa (KANEGAE et al., 2000). Na estação seca quando as espécies perdem suas folhas devido ao estresse hídrico, as plântulas estão sob maior densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativa (DFFA) que permite saturação de luz da fotossíntese, em contraste, durante a estação chuvosa, não recebem quantidade de luz suficiente para 50% de sua capacidade fotossintética. Portanto a cobertura do dossel tem efeito direto na disponibilidade de luz e interfere no crescimento e estabelecimento de plântulas (LEMOS FILHO et al., 2010).

As espécies ainda podem apresentar estratégias de adaptação, em condições adversas, como redução da área foliar, e da abertura estomática (SANTOS, et al. 2006), e aumento da eficiência no uso da água (MANSUR, BARBOSA, 2000)

### 2.3 – TIPOS FUNCIONAIS

A identificação dos tipos funcionais é relevante tendo em vista que independentemente de suas relações filogenéticas ou taxonômicas, possuem características e comportamentos semelhantes frente a variações ambientais (BOX, 1996). Isso significa que independente da espécie, certo conjunto de características observada em plantas de um ecossistema qualquer pode ser o ponto de partida para entender as respostas delas ao ambiente.

A classificação de espécies de plantas terrestres com base em sua função (em “tipos funcionais”) tem tido um grande reconhecimento em vez de sua identidade taxonômica superior, desta forma, é um caminho promissor para enfrentar as questões ecológicas importantes como resposta da vegetação, efeitos sobre as mudanças ambientais no clima, composição química da atmosfera, uso da terra ou outras perturbações (CORNELISSEN, et al. 2003).

## 2.4 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA

O aparato fotossintético das plantas em situações de diferentes densidades de fluxos de fótons, normalmente passa por alguns ajustes relativos em componentes que envolvem a absorção, transmissão e utilização da energia luminosa, o qual a quantidade de energia absorvida deve ser condizente com a capacidade de uso na reação fotoquímica. Quando ocorre um desbalanço, pode acarretar excesso na capacidade fotoquímica que provoca danos muitas vezes irreversíveis para as plantas (WALTERS, 2005).

O rendimento quântico do fotossistema II ( $\Phi$  PSII) está relacionado à quantidade molar de CO<sub>2</sub> fixado por cada mol de fótons absorvidos pelo aparelho fotossintético, representa a energia dos fótons que chega ao PSII em relação à energia que será utilizada para produzir ATP e NADPH<sub>2</sub>. A clorofila *a* quando é excitada pode perder energia através da remissão de fótons, esse processo é conhecido como fluorescência da clorofila *a*, e revela o nível energético da excitação dos pigmentos que norteiam a fotossíntese. Dessa forma, quanto maior for o  $\Phi$ PSII em condições de elevada radiação solar, maior é a eficiência no uso da radiação, e conseqüentemente maior assimilação de CO<sub>2</sub> (TESTER; BACIC, 2005). De maneira que as medidas de trocas gasosas e de fluorescência da clorofila são fundamentais para estudar a integridade do aparelho fotossintético, frente a variáveis ambientais (TORRES NETO, et al. 2005)

A energia quando absorvida pelas moléculas de clorofila apresenta três destinos: 1) ser usada para conduzir o processo fotossintético produzindo NADPH e ATP (fotoquímica), 2) o excesso de energia é dissipado na forma de calor, ou 3) pode ser remetida como fluorescência da clorofila de luz. Dessa forma ao medir o rendimento da fluorescência da clorofila é possível adquirir informações de eficiência fotoquímica e dissipação de calor (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Kautsky et al. (1960) descobriram que após a transferência de folha do escuro para a luz, ocorre um aumento no rendimento de fluorescência a partir do nível F<sub>0</sub> até o pico máximo F<sub>m</sub>, após esse ponto máximo de fluorescência há um declínio para um estado estacionário, que corresponde ao estado de assimilação de CO<sub>2</sub>, esse decréscimo de fluorescência é denominado de *quenching* que há ideia de declínio da fluorescência, o nível de fluorescência cai após alguns minutos. O *quenching* fotoquímico ou coeficiente de extinção fotoquímica (qP) refere-se a dissipação (extinção) de energia, através do processo fotoquímico, utilizando energia para

redução do NADP. Neste momento os elétrons são transportados rapidamente para fora do fotossistema II, e há um aumento na eficiência de transferência de energia convertida em calor conhecido como *quenching* ou coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ), após aproximadamente 20 minutos esses dois processos serão completados e um estado estacionário será atingido (JOHNSON et al. 1990).

$\Phi$ PSII está relacionado com a eficiência quântica se todos os centros do fotossistema II estiverem abertos (JOHNSON *et al.*, 1993). O  $\Phi$ PSII, representa a eficiência de captura da excitação pelos centros de reação do fotossistema II (SCHREIBER et al. 1994), está relacionado com a dissipação da energia terminal no sistema antena (DEMMING-ADAMS et al. 1990). Enquanto o qP, coeficiente de extinção, dá uma indicação da proporção dos centros de reações do fotossistema II (MAXWELL et al., 1994).

O coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ) está relacionado à dissipação de calor (VAN KOOTEN; SNEL, 1990). Já a taxa de transporte aparente de elétrons (ETR), mede a porcentagem de luz absorvido pela clorofila associado com o fotossistema que é utilizado na fotoquímica. Está relacionado à taxa de transporte de elétrons, é uma medida que indica a taxa de fotossíntese (FRYER et al., 1998).

Baseado no que foi exposto, há uma carência de informações em relação ao comportamento ecofisiológico de espécies em diferentes condições de luz, especialmente em floresta tropical seca, tendo em vista, a heterogeneidade de radiação nesses ambientes. Dessa forma, há uma necessidade de se investir em estudos que busquem informações de parâmetros fisiológicos para melhor compreender as relações ecofisiológicas das espécies nessas florestas.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 – CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA E MONTAGEM DO EXPERIMENTO

O estudo foi conduzido no município de Serra Talhada, Pernambuco, localizado na Mesorregião do Sertão Pernambucano, Microrregião do Vale do Pajeú, em torno das coordenadas geográficas 7°53'57''S e 38°18'09'' W, com altitude de 500 m (SACRAMENTO et al., 2013). O clima da região é classificado como BSh segundo Köppen, área semiárida, com temperatura média anual em torno de 22 e 24°C e precipitação

pluviométrica média anual menor que 700 mm (ALVARES et al., 2014) e umidade relativa do ar 63% (BARBOSA et al., 2013).

O experimento foi conduzido em uma estrutura de telado, situada na Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST) da Universidade Federal Rural de Pernambuco. O monitoramento das condições meteorológicas da área de estudo foi realizado por meio da aquisição dos dados de uma estação meteorológica automatizada, pertencente ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), situada a 50 metros do experimento, a qual armazena dados de temperatura, umidade relativa do ar, precipitação, radiação solar, velocidade e direção do vento.

### 3.2- OBTENÇÃO DE SEMENTES E PLÂNTULAS

As espécies foram dispostas em estruturas de aproximadamente 27 m<sup>2</sup> (3x9 m), coberto com sombrite nas laterais e na parte superior de acordo com o sombreamento selecionado e a pleno sol. Os telados foram montados no sentido leste-oeste a três metros de distância entre eles.

As plântulas foram dispostas dentro de cada telado à 50 centímetros. Tanto os sombrites quanto as mudas foram distribuídos de forma aleatória. Os tratamentos foram definidos de acordo com a malha e abertura, sendo considerados os seguintes tratamentos: 30 e 70% de sombreamento e a pleno sol

As espécies selecionadas foram enquadradas em quatro grupos funcionais de plantas lenhosas da Caatinga determinados por OLIVEIRA (2013). Foram consideradas 3 espécies por grupo, exceto um dos grupos que teve apenas duas espécies, pois uma delas não germinou, totalizando 11 espécies (Tabela 1).

As sementes foram obtidas através de coletas de frutos provenientes do Parque Estadual Mata da Pimenteira, localizado em Serra Talhada/PE, e através de doações do projeto Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas da Caatinga (CRAD/UNIVASF). Para cada espécie selecionada, 100 sementes foram distribuídas em quatro bandejas sobre substrato comercial vermiculita e colocadas para germinar em casa de vegetação com 50% de sombreamento, regas diárias a temperatura ambiente.

Considerando as recomendações da literatura, algumas das espécies estudadas foram submetidas a diferentes processos de quebra de dormência das sementes. Neste contexto se inclui *Manihot epruinosa*, escarificação mecânica (lixa) mais imersão em água por 24h

(RODOLFO JUNIOR et al., 2009) e *Bauhinia cheilantha* com lixa de madeira número 100 (ARAÚJO et al., 2007).

A etapa da germinação teve duração de aproximadamente 30 dias após a semeadura, em seguida as plântulas foram transplantadas para sacos de polietileno de 2 quilos contendo solo de uma área próxima ao local do experimento, onde permaneceram em um telado de 70% de sobreamento, regados diariamente até a capacidade de campo. Essa etapa teve duração de, aproximadamente, 60 dias. Após esse período, nove plântulas foram selecionadas entre aquelas que apresentarem características morfológicas, como altura e número de folhas, mais semelhante possível, e foram transplantadas para sacos de nylon de 60 quilos contendo o solo de uma área próxima ao local do experimento, onde passaram por um período de 15 dias para aclimatação a pleno sol e regados até a capacidade de campo. Após a aclimatação as plântulas foram dispostas aleatoriamente nos respectivos tratamentos, sendo três por tratamento. A irrigação foi realizada três vezes por semana com base na Evapotranspiração de Referência ETo. Esse período teve duração de aproximadamente 120 dias e, ao final do experimento, todas os dados foram coletados.

### 3.3 - TROCAS GASOSAS

A determinação de assimilação de CO<sub>2</sub> (*A*), condutância estomática (*g<sub>s</sub>*), Pressão intercelular de CO<sub>2</sub> (*C<sub>i</sub>*), transpiração (*E*) e parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram medidos por meio de um analisador de gás infravermelho (IRGA), de sistema aberto, modelo LICOR LI-6400XT (SANTOS JÚNIOR et al. 2006). As medições de trocas gasosas foram realizadas pela manhã, das 8:00 às 11:00 horas, em folhas completamente expandidas, não senescente e com perfeito estado fitossanitário. Na ocasião da medida, a temperatura da folha foi ajustada para 25°C e a disponibilidade de CO<sub>2</sub> foi regulada para 400 ppm (OLIVEIRA, 2014).

Antes de realizar as medidas de trocas gasosas, foram realizadas três aferições da intensidade de radiação fotossinteticamente ativa incidente na área de cada tratamento por meio do equipamento AccuPar nos mesmos horários das medidas com IRGA para então se obter a média da radiação em cada telado, que foram 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a pleno sol, 1100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 30% de sobreamento e 550  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 70% de sobreamento. Esses valores foram utilizados para que a Densidade de Fluxo de Fótons (DFFA) fosse ajustada às condições ambientais nos níveis de luminosidade.

### 3.4 - POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR ( $\Psi_F$ )

O potencial hídrico foliar foi determinado ao final do experimento, ao amanhecer por volta das 6:00 horas da manhã, utilizando uma bomba de pressão tipo Scholander, com capacidade de pressão de 100 bares. Devido ao grande número de amostras e na tentativa de minimizar a variação do tempo entre as medidas da primeira e última amostra, optou-se em realizar as medidas de potencial hídrico em dois dias consecutivos, sendo que no primeiro dia foram avaliadas três plantas por espécie. No segundo dia seguiu-se o mesmo padrão do primeiro dia. As leituras foram realizadas nos mesmos indivíduos os quais foram medidas as trocas gasosas. Em cada indivíduo foi coletada uma folha não sombreada pelas demais, completamente expandida da região mediana da plântula, em perfeito estado fitossanitário. Logo após a coleta, a folha foi posta na câmara de pressão para se medir o potencial hídrico (TURNER, 1981).

### 3.5 - FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA

A fluorescência da clorofila foi medida nas mesmas plantas as quais foram aferidas as trocas gasosas através de um analisador de gás infravermelho (IRGA), de sistema aberto, modelo LICOR LI-6400XT (SANTOS JÚNIOR et al. 2006), por meio do método de pulso de saturação (SCHREIBER et al., 1994), em folhas em condição de escuro por trinta minutos, as quais foram cobertas com pinças de papel feitas de maneira artesanal. Os seguintes parâmetros foram avaliados: o rendimento quântico do Fotossistema II ( $\Phi_{PSII}$ ) expresso pela relação  $F_v/F_m$ , o coeficiente de extinção fotoquímica ( $q_p$ ), o coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ), a taxa de transporte aparente de elétrons a nível do PSII (ETR). Para avaliar a taxa de transporte de elétrons aparente ao nível do PSII (ETR), foi usada 0,5 como a fração de energia de excitação distribuído para FSII, e 0,84 como a fração de luz incidente absorvida pelas folhas (SILVA et al., 2015).

A determinação dos parâmetros de fluorescências foram obtidos pelas seguintes equações:

- ✓ 1.  $[F_v / F_m = (F_m - F_o) / F_m]$ , onde  $F_v / F_m$ , representa o rendimento quântico do Fotossistema II (PSII);

- ✓ 2.  $[qP = (F_M' - F_S) / (F_M' - F_O')]$ , o coeficiente de extinção fotoquímica;
- ✓ 3.  $[NPQ = (F_M' - F_M) / F_M']$ , o coeficiente de extinção não fotoquímica;
- ✓ 4.  $[ETR = (\Delta f - F_M' \times PPF \times 0,5 \times 0,84)]$ , taxa de transporte aparente de elétrons a nível do PSII;

$F_M$  e  $F_O$  são o máximo e mínimo de fluorescência de folhas de adaptação ao escuro, respectivamente;

$F_v$  = diferença entre  $F_M$  e  $F_O$ ;

$F_M'$  e  $F_S$  representa a fluorescência em estado estacionário máximo e no estado de luz adaptado, respectivamente;

$\Delta f = F_q' / F_m'$  onde  $F_q' = F_m' - F'$  sendo  $F'$  a fluorescência no estado de equilíbrio dinâmico;

$F_O'$  = fluorescência mínima após a iluminação vermelha distante das folhas previamente expostas à luz; (GENTY et al., 1989; SCHREIBER et al., 1994, MAGALHÃES FILHO, 2009).

### 3.6 - DETERMINAÇÃO DAS CLOROFILAS *a*, *b* E TOTAL.

Após as medidas de potencial hídrico, uma folha de cada planta foi coletada e imediatamente colocada em sacos plásticos devidamente identificados, refrigerados em recipiente com gelo e em seguida armazenadas em um Freezer a -20 °C no Laboratório de Produção Vegetal da Unidade Acadêmica de Serra Talhada. Para determinar o teor de clorofila foi utilizado a metodologia de Chagas, et al. (2008), com modificações. Para isto, foi obtido 100 miligramas de cada folha e a clorofila foi extraída através da maceração em almofariz, adicionando-se 5 ml de acetona (80% v/v). O sobrenadante foi colocado em tubos de ensaios de 15 ml, filtrado e a absorbância do sobrenadante foi avaliada em espectrofotômetro biochrom libra UV-visível a 645, 652 e 663 nm (ARNON, 1949). As concentrações de clorofilas foram estimadas pelas seguintes equações:

$$\text{Clorofila a} = [(12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645}) / (1000 \times W)] \times V \rightarrow (\text{mg/g MF})$$

$$\text{Clorofila b} = [(22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663}) / (1000 \times W)] \times V \rightarrow (\text{mg/g MF})$$

$$\text{Clorofilas totais} = [(A_{652} \times 1000) / (34,5)] \times (V / 1000 \times W) \rightarrow (\text{mg/g MF})$$

Onde: A – absorvância; V – volume final do extrato (5 ml); W – peso em gramas do tecido vegetal (ARNON, 1949)

### 3.7 - EFICIÊNCIA DO USO DA ÁGUA (EUA)

A Eficiência do Uso da Água (EUA) foi calculada pela relação entre a assimilação de CO<sub>2</sub> e a transpiração (A/E) (OLIVEIRA, et al. 2014).

### 3.8 - EFICIÊNCIA DE CARBOXILAÇÃO INSTANTÂNEA (EiC)

A eficiência de carboxilação instantânea foi calculada pela relação entre assimilação de CO<sub>2</sub> e a pressão intercelular de CO<sub>2</sub> (A/Ci) nas mesmas folhas que foram medidas as trocas gasosas e a fluorescência da clorofila (RIBEIRO, et al. 2009).

### 3.9 - ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA (AFE)

Relaciona a superfície das folhas com a sua massa seca, expressa pela relação entre a área foliar e o peso seco da folha (DWYER, et al. 2014). Para isso, ao final do experimento foram coletadas cinco folhas maduras de oito indivíduos/espécie/tratamento conforme metodologia adotada por Cornelissen et al. (2003). Após a coleta, a folha foi escaneada, em seguida seca em estufa a 60°C por 48 horas, e pesada em balança digital com quatro casas decimais. A área foliar foi calculada por meio do programa Lafore (<http://www.landeco.uni-oldenburg.de/21342.html>). Essas medições foram realizadas no final do experimento.

### 3.10 - ANÁLISE ESTATÍSTICA

O experimento seguiu um fatorial em blocos casualizados (3x11), com três níveis de luminosidade: (i) 0% de sombreamento (pleno sol); (ii) 30% de sombreamento; (iii) 70% de sombreamento e 11 espécies, sendo três repetições por tratamento. Todos os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando o Software Sisvar versão 5.6 do departamento de ciências exatas da Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, Minas Gerais.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 - POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR ( $\Psi_F$ )

O potencial hídrico variou pouco entre os diferentes tratamentos de luz para as espécies avaliadas, entretanto, algumas apresentaram diferenças significativas, como foi observada em *C. flexuosa*, espécie sempre verde, que reduziu o potencial hídrico em 40% no tratamento mais sombreado (Fig. 1A). Quando fizemos a comparação entre as espécies sempre verdes na mesma condição de luz, verificamos que apenas *C. flexuosa* foi diferente das demais nos tratamentos mais sombreados (30 e 70%) (Fig. 1A). Por outro lado, as espécies de BDM apresentaram os valores mais elevados de potencial e, apenas *A. cearensis* na condição de pleno sol, reduziu o potencial hídrico em 56% em relação aos ambientes mais sombreados. Verificou-se também que *C. leptophloeos* foi a que apresentou o maior potencial hídrico em todos os tratamentos de luz, diferindo das demais espécies em cada tratamento (Fig. 1B). Neste grupo notou-se que na condição mais sombreada todas as espécies diferiram entre si (Fig. 1B).

Entre as espécies de ADM houve diferenças entre os tratamentos somente para *B. cheilantha* que apresentou potencial hídrico a pleno sol 23% menor que nos demais tratamentos (Fig. 1C). Nesse grupo as duas espécies foram diferentes para cada nível de luminosidade (Fig. 1C), sendo *M. urundeuva* superior (76%) a *B. cheilantha*.

No grupo das espécies ADMT apenas *P. pyramidalis* apresentou um aumento de 40% no potencial hídrico a 70% de sombreamento quando comparado aos demais tratamentos. Comparando as espécies deste grupo em cada tratamento verificou-se que *A. pyriformium* exibiu potencial superior em 57% comparado com as outras espécies a 30% de sombreamento. *A. Columbrina* teve um potencial 62% menor que as outras espécies no tratamento mais sombreado, e 44% menor que *A. pyriformium* a pleno sol (Fig. 1D).

### 4.2 TROCAS GASOSAS

#### 4.2.1 ESPÉCIES SEMPRE VERDES (SV)

Poucas diferenças foram observadas quanto às trocas gasosas nos diferentes tratamentos de luz. As espécies sempre verdes não apresentaram diferenças entre os níveis de luz para a fotossíntese ( $A$ ) (Fig. 2A) e para condutância estomática (Fig. 2B). Entretanto, na condição de pleno sol *C. flexuosa* exibiu abertura estomática superior (69%) a *L. rigida* (Fig. 2B). Em relação ao parâmetro  $C_i$ , apenas *L. rigida* apresentou diferenças entre os tratamentos, com  $C_i$  30% menor a pleno sol em relação aos tratamentos mais sombreados. *C. flexuosa* apresentou valor de  $C_i$  superior a todas as espécies nas três condições de luz, entretanto sem diferenças significativas entre os tratamentos (Fig. 2C). Assim como foi observado para a  $A$  e  $g_s$ , a luminosidade não influenciou a transpiração ( $E$ ), como também não influenciou a  $EiC$  das espécies desse grupo. Nos três ambientes de luz as espécies apresentaram comportamentos semelhantes para esses parâmetros (Fig. 2D e 2E). A luz também não influenciou a  $EUA$  entre os tratamentos. Apenas *L. rigida* na condição de pleno sol teve a  $EUA$  53% maior que as demais espécies desse grupo, nos outros tratamentos de luz as espécies apresentaram comportamentos iguais (Fig. 2F).

#### 4.2.2 ESPÉCIES DECÍDUAS DE BAIXA DENSIDADE DE MADEIRA (BDM)

Embora este grupo tenha apresentado poucas diferenças entre os tratamentos, foi possível verificar que *C. leptophloeos* foi a que se distinguiu das demais em alguns dos parâmetros avaliados. A taxa de assimilação de  $CO_2$  apresentou diferença apenas em *C. leptophloeos* a 30% de sombreamento, que foi superior 49%, em relação à condição mais sombreada, e 26% maior, porém, estatisticamente semelhante ao tratamento de maior intensidade de luz. Ao comparar as espécies na mesma condição de luz, não verificou-se diferenças no tratamento mais sombreado, entretanto, na condição de 30% de sombreamento, *A. cearensis* teve uma taxa de assimilação de  $CO_2$  65% menor em relação a *C. leptophloeos* e 48% em relação a *M. epruinosa* (Fig. 3A). No tratamento a pleno sol, *A. cearensis* teve uma taxa de assimilação de  $CO_2$  62% menor em relação a *C. leptophloeos*.

As diferentes condições de luz não influenciaram a  $g_s$  das espécies de BDM, entretanto, foi 75% maior em *C. leptophloeos*, especialmente no tratamento de 70% quando comparado às demais espécies (Fig. 3B).

As espécies não diferiram entre os níveis de luz para o parâmetro  $C_i$ , porém no

maior sombreamento a espécie *C. leptophloeos* exibiu valor 60% superior a *M. epruinosa* e 26% maior em relação a *A. cearensis*, porém, estatisticamente semelhantes.

A transpiração apresentou comportamento semelhante ao observado para a condutância estomática, inclusive com maiores valores registrados em *C. leptophloeos* em todos os níveis de luz. Sendo superiores 69% as demais espécies do grupo nas condições mais sombreadas e 72% maior que *A. cearensis* a pleno sol (Fig. 3D).

A luminosidade não influenciou a *EiC* das espécies de BDM, as quais não apresentaram diferenças dentro do tratamento (Fig. 3E). Em relação à *EUA* as espécies também não diferiram entre os níveis de luz, porém no maior nível de sombreamento *M. epruinosa* exibiu valor 54% superior a *C. leptophloeos* (Fig. 3F).

#### 4.2.3 ESPÉCIES DECÍDUAS DE ALTA DENSIDADE DE MADEIRA (ADM)

Assim como nos outros grupos, alguns parâmetros de trocas gasosas não tiveram influência da luminosidade. Entretanto, a taxa fotossintética foi 30% mais baixa na condição mais sombreada para a espécie *M. urundeuva*, enquanto que *B. cheilantha* teve um rendimento 68% menor a pleno sol, em relação aos outros níveis de sombreamento. As duas espécies desse grupo exibiram comportamentos semelhantes para esse parâmetro apenas a 30% de sombreamento. No tratamento mais sombreado *M. urundeuva* teve um rendimento 25% menor que *B. cheilantha*, por outro lado *B. cheilantha* teve um rendimento 37% menor que *M. urundeuva* a pleno sol (Fig. 4A). Para a *gs*, apenas *B. cheilantha* apresentou-se diferente na maior intensidade de luz, com uma abertura estomática 36% menor que nos tratamentos mais sombreados. As espécies diferiram entre si apenas a 30% de sombreamento, onde *M. urundeuva* teve uma abertura estomática 23% menor que a outra espécie. Nos demais tratamentos de luz, as espécies responderam de forma igual a esse fator ambiental (Fig. 4B).

Os valores de *Ci* foram semelhantes para essas duas espécies, tanto entre como dentro de cada tratamento, exceto na condição de 70% de sombreamento, na qual *M. urundeuva* apresentou-se foi 22% superior quando comparado aos demais tratamentos de luz. De forma semelhante, a *E* não apresentou diferenças entre os níveis de luz e nem entre elas no mesmo tratamento (Fig. 4D). A variável *EiC* foi diferente apenas para a espécie *M. urundeuva* no maior sombreamento, com valor de 42% menor que os tratamentos com

maior intensidade de luz. As espécies desse grupo diferiram entre si para esse parâmetro apenas na maior intensidade de luz, no qual *M. urundeuva* obteve *EiC* 42% superior a *B. cheilantha* (Fig. 4E). A *EUA* não teve influência da luz e as espécies apresentaram comportamentos iguais nas três condições ambientais (Fig. 4F).

#### 4.2.4 ESPÉCIES DECÍDUAS TARDIAS DE ALTA DENSIDADE DE MADEIRA (ADMT)

A intensidade de radiação não influenciou a *A* das espécies desse grupo, como também as espécies não diferiram entre elas dentro do tratamento de luz (Fig. 5A). A condutância estomática, entretanto, foi diferente apenas para *P. pyramidalis* a 30% de sombreamento, no qual apresentou valor 62% menor quando comparado com o tratamento mais sombreado. Ao comparar as espécies dentro do tratamento, apenas *A. pyriformium* apresentou-se diferente das demais para esse parâmetro, que exibiu valor 55% menor que as demais espécies do grupo na condição mais sombreada. Nas demais condições de luz, as espécies apresentaram comportamentos iguais (Fig. 5B). As diferentes condições de luminosidade não influenciaram a *Ci* e as espécies também não diferiram entre si nos três ambientes (Fig. 5C). Em relação a variável *E* apenas *P. pyramidalis* apresentou-se diferente a 30% de sombreamento com valor de 54% menor em relação ao ambiente mais sombreado, e apenas *A. pyriformium* exibiu valor 51% menor que as demais espécies desse grupo na condição mais sombreada. (Fig. 5D). As condições de luz não interferiram na *EiC* das espécies desse grupo, como também não houve diferença entre as espécies no tratamento (Fig. 5E). Da mesma forma ocorreu para a variável *EUA* (Fig. 5F).

### 4.3 TEOR DE CLOROFILA A, B E TOTAL

#### 4.3.1 ESPÉCIES SEMPRE VERDES (SV)

Os teores de clorofila não variaram entre os tratamentos de luz, entretanto foi possível verificar diferenças entre as espécies *L. rigida* teve um conteúdo de clorofila *a* 70% superior a *Neocalyptrocalyx longifolium* em 30% de sombreamento e 62% a pleno sol (Fig. 6A). A clorofila *b* em *L. rigida* foi 69% maior a 30% de sombreamento e 62% a pleno sol que em *N. longifolium* (Fig. 6B). De modo semelhante, o teor de clorofila total foi

maior em em *L. rigida* quando comparado a *N. longifolium* a 30% de sombreamento (70%) e a pleno sol (59%)(Fig. 6C).

#### 4.3.2 ESPÉCIES DECÍDUAS DE BAIXA DENSIDADE DE MADEIRA (BDM)

A luminosidade teve pouca influência no teor de clorofila das espécies de baixa densidade de madeira. Apenas *C. leptophloeos* apresentou diferenças no teor de clorofila *a* entre os níveis de luz, sendo 44% maior no tratamento mais sombreado que a pleno sol. (Fig. 7A). Embora tenha havido uma tendência de as clorofilas *a*, *b* e total serem maiores no tratamento a 70% de sombreamento, não foi verificado nenhuma diferença entre os tratamentos e nem entre as espécies de cada tratamento (Fig. 7B).

#### 4.3.3 ESPÉCIES DECÍDUAS DE ALTA DENSIDADE DE MADEIRA (ADM)

As duas espécies de ADM não apresentaram diferenças para os teores de clorofilas *a*, *b* e total em nenhum dos tratamentos, tão pouco entre elas mesmas (Fig. 8A, B, C). Embora, não exista diferença estatística entre os ambientes de luz, observou-se uma tendência nas duas espécies exibiram maiores teores de clorofilas *a*, *b* e total na condição mais sombreada. Também observou-se uma tendência de *M. urundeuva* apresentar valores mais elevados que *B. cheilantha* em todos os tratamentos de luz, exceto para a clorofila *a* e *b*, a pleno sol.

#### 4.3.4 ESPÉCIES DECÍDUAS TARDIAS DE ALTA DENSIDADE DE MADEIRA (ADMT)

Os teores de clorofilas também não variaram entre os tratamentos deste grupo, entretanto, no tratamento a 70% de sombreamento verificou-se diferenças entre as espécies (Fig. 9A, B, C). *P. pyramidalis* apresentou teor de clorofila *a*, *b* e total superior 42% que *A. pyriformium* na condição mais sombreada, enquanto que nos demais tratamentos as espécies não diferiram estatisticamente para esses parâmetros.

#### 4.4 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA (AFE)

Algumas espécies mostraram-se com a AFE influenciada pela luminosidade. *C. flexuosa* exibiu AFE 20% menor a pleno sol que na condição mais sombreada. Quando comparamos as espécies dentro de cada tratamento de luz, verificou-se que *L. rigida* apresentou AFE 22% maior que as demais espécies sempre verdes, a pleno sol e a 30% de sombreadamento. No tratamento mais sombreado, *L. rigida* apresentou AFE 26% superior a *N. longifolium* (Fig. 10A).

Enquanto para as espécies de BDM, a AFE não teve influência da luminosidade, entretanto existiu diferença entre as espécies do tratamento mais sombreado, no qual *M. epruinosa* exibiu AFE 38% maior que *A. cearensis* (Fig. 10B). As demais espécies apresentaram comportamentos iguais para esse parâmetro.

Por outro lado, as espécies de ADM tiveram a AFE influenciada pela luz. *M. urundeuva* apresentou AFE 18% maior no ambiente mais sombreado que nas maiores intensidades de luz, da mesma forma *B. cheilantha* apresentou 13% maior nas mesmas condições de luz. Essa espécie apresentou AFE 17% maior que *M. urundeuva* em todas as condições ambientais (Fig. 10C).

As espécies ADMT também tiveram a AFE influenciada pela luz. Todas tiveram AFE maior na condição de 70% de sombreadamento em relação aos ambientes de maior intensidade de luz, com 30% para *A. columbrina*, 11% para *P. pyramidalis*, e 39% para *A. pyriformium*. Quando comparado a AFE entre as espécies, *A. pyriformium* foi superior 30% as demais espécies no ambiente mais sombreado, e 18% na condição de 30% de sombreadamento. Enquanto na maior intensidade de radiação *A. columbrina* apresentou AFE 20% menor que *P. pyramidalis* (Fig. 10 D).

#### 4.5 PARÂMETROS DE FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA

Algumas espécies tiveram variações entre os níveis de luz para o qP, NPQ e ETR entre as diferentes condições de luz (Tabela 2). Notou-se que nas espécies *N. longifolium* e *L. rigida*, sempre verde, *A. cearensis* e *C. leptophloeos*, espécies de BDM, *M. urundeuva* e *B. cheilantha*, espécies de ADM apresentaram maiores valores de extinção fotoquímica no maior sombreadamento, indicando que mais energia estava sendo direcionada a atividade fotossintética, quando comparado com os demais níveis de luz. Enquanto que *P. pyramidalis*, espécie de ADMT, apresentou qP 61% maior em condição de pleno sol. Outra espécie de ADMT, *A. colubrina* exibiu o coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ)

67% menor no tratamento de maior sombreamento ao comparado com as demais intensidades luminosas. Em relação à taxa de transporte de elétrons (ETR), *M. urundeuva* exibiu valor de 16% superior na maior intensidade luminosa. Observamos também que houve diferenças nos traços funcionais para alguns parâmetros nas espécies estudadas, em algumas situações de luz como verificado em *N. longifolium* que foi superior estatisticamente às demais espécies quanto ao rendimento quântico do fotossistema II no maior sombreamento (Tabela 2).

## 5 DISCUSSÃO

Neste estudo, os grupos das espécies estudadas, apresentaram variações parciais em relação as diferentes condições de luminosidade, e para alguns parâmetros houve diferenças entre as espécies. Para o grupo das espécies sempre verdes, verificou-se pequena variação dos parâmetros avaliados entre as condições de luz, entretanto, *C. flexuosa* destacou-se das demais devido aos valores mais elevados. Ao contrário do que se esperava *C. flexuosa* apresentou redução do potencial hídrico no tratamento de maior sombreamento. Entretanto, esta variação não se refletiu nos demais parâmetros de trocas gasosas, uma vez que eles se mantiveram constantes entre os tratamentos. Este comportamento foi congruente com os teores de clorofila, que também não variou entre os tratamentos, mas verificou-se que houve uma tendência de redução das clorofilas no tratamento mais sombreado. Talvez a redução do potencial hídrico possa ter afetado parcialmente a integridade das clorofilas, tal como relata Esposti (2013) para espécies arbóreas submetidas ao estresse hídrico. O mesmo não aconteceu com a área AFE que foi superior no tratamento mais sombreado, comportamento comumente registrado em plantas de locais mais sombreados (LIMA JÚNIOR, et al. 2005). Corroborando com nossos resultados Pereira et al. (2010) estudando uma espécie arbórea sob déficit hídrico, observou que em plantas tratadas sob estresse ocorreram os maiores valores para essa variável. De acordo com Pereira et al. (2009) em condições de sombra as espécies investem pouco em lignificação de tecidos, como epiderme e cutícula, apresentam folhas menos espessas e conseqüentemente maior AFE. Essas estruturas são impermeáveis e poderiam evitar a perda de água (OLIVEIRA, et al. 2003). Dessa forma, valores altos de AFE, possibilita uma maior competição por luz, entretanto deixa o vegetal mais vulnerável ao estresse (REICH et al. 1999; DAHLGREN et al. 2006). Sugere-se que a espécie apresentou

estratégias de competição com o fator limitante luz, entretanto o baixo investimento em tecidos lignificados deixaram o vegetal mais susceptíveis a perda de água, causando déficit hídrico, fato este que justifica-se o baixo potencial hídrico nessa condição.

A redução da concentração interna de CO<sub>2</sub> em 30% na maior intensidade luminosa para a espécie sempre verde *L. rigida* não refletiu nos demais parâmetros avaliados. Entretanto, mesmo sem diferença estatística entre os tratamentos observou-se uma tendência para menor potencial hídrico, *A*, *g<sub>s</sub>*, *E*, *AFE* e maior *EUA*. Sugere-se que a alta intensidade luminosa tenha causado fotoinibição (DIAS; MARENCO, 2006) ou a redução da condutância estomática (DIAS; MARENCO, 2007), devido ao estresse hídrico, que possivelmente provocou queda em *C<sub>i</sub>* e em *A* devido à diminuição na concentração de CO<sub>2</sub> para a atividade da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase-oxigenase (rubisco) (RASCHKE, 1979). A fotossíntese e a condutância estomática são parâmetros da espécie e respondem ao mesmo tempo a um conjunto de fatores combinados, estando esses parâmetros diretamente relacionados. Enquanto a baixa concentração de CO<sub>2</sub> e alta irradiância estimulam a abertura estomática e transpiração, que conseqüentemente causam déficit hídrico aos vegetais, provocando o fechamento dos estômatos (HSIAO, 1973; MARENCO et al., 2006). Embora sem diferença estatística, notou-se também tendência para uma menor *AFE* nesse tratamento de luz. Alguns autores relatam que as espécies sempre verdes desenvolvem uma menor área foliar específica, possivelmente para se prevenir de eventos de escassez de recursos naturais (ISHIDA et al., 2008) como naturalmente é observado em florestas tropicais secas. Certamente essas espécies desenvolvem esse tipo de adaptação, para diminuir a perda de água, que é geralmente é um fator limitante. Geralmente apresentam folhas escleromorfadas e mais longevas (WRIGHT et al., 2002), o que as torna mais resistente a danos físicos (REICH et al., 1997), uma vez que serão expostas ao período de deficiência hídrica. De acordo com Souza, et al. (2015) espécies sempre verdes tem uma barreira física a difusão de CO<sub>2</sub>, grande espessura foliar, espessamento das paredes das células do mesofilo e altas densidades de células, sendo que esses conjuntos de características possibilita uma menor condutância de CO<sub>2</sub> no interior da folha com redução significativa na taxa de fotossíntese.

Por outro lado, entre as espécies BDM, *A. cearensis* obteve um maior potencial hídrico nas condições sombreadas. Entretanto, essa variação não influenciou estatisticamente os demais parâmetros avaliados. Em *C. leptophloeos*, a 30% de sombreamento, foi verificado maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, entretanto, não houve variação nos demais parâmetros. Isto pode indicar que esta condição de luz seja ideal para o desenvolvimento inicial desta espécie,

uma vez que independente do tratamento, o potencial hídrico se manteve elevado, indicando que todas as plantas estavam bem hidratadas. Além disso, verificou-se que nos tratamentos mais sombreados o teor de clorofila *a* foi mais elevado em *C. leptophloeos*, sugerindo que a planta tenta compensar o maior sombreamento produzindo clorofila para manter os níveis desejados da fotossíntese. Embora não tenha ocorrido diferença estatística nos teores de clorofila para as demais espécies, notou-se uma tendência de aumento nos níveis mais altos de sombreamento. Diversos trabalhos tem relatado o aumento nos teores de clorofila com os aumentos dos níveis de sombreamento, devido ao fato de que a clorofila *a* é muito sensível a intensidade luminosa (ENGEL, 1989; REGO E POSSAMAI, 2006; CARVALHO 1996). De acordo com Scalon (2002) o aumento no conteúdo da clorofila *b* em plantas sob condição de baixa intensidade luminosa, é importante, pois a clorofila *b* absorve a energia de outros comprimentos de onda, e transfere para a clorofila *a*, sendo esta última responsável pelas reações fotoquímica da fotossíntese. A clorofila *b* atua na adaptação da planta a baixa luminosidade (CARELLI et al., 2006). Quanto maior forem os teores de clorofila nas folhas, maior é a capacidade de absorção de luz em diferentes comprimentos de onda nos picos da fotossíntese, como a luz na faixa do verde, observado em abundância no interior do dossel das florestas (REGO; POSSAMAI, 2006).

Os elevados potenciais hídricos notados em *C. leptophloeos*, em todos os tratamentos de luz, possivelmente estejam relacionados à estratégia da espécie em armazenar maior conteúdo de água em seus tecidos, como observado por Lima (2010) e Trovão (2007).

Quanto às espécies de ADM o menor valor de *A*, registrado no tratamento mais sombreado para a espécie *M. urundeuva*, está relacionado à menor eficiência de carboxilação instantânea, entretanto, na maior intensidade de luz, verificou-se maior *EiC* e assimilação de  $\text{CO}_2$ , conseqüentemente menor valor de *Ci*. Possivelmente a redução de 22% na concentração interna de  $\text{CO}_2$  em *M. urundeuva* a pleno sol, esteja relacionada a uma maior taxa de consumo de  $\text{CO}_2$ , em relação ao influxo desse gás através no poro estomático, que aumentou a eficiência de carboxilação instantânea e da fotossíntese. A *EiC* possui uma estreita relação com a *Ci* e *A*, desta forma o aumento verificado na *EiC*, deve-se, em especial aos incrementos registrados na *Ci* e *A* (MACHADO, et al. 2005). Esse comportamento, certamente está associado à intensidade de radiação que refletiram diretamente na área foliar específica da espécie que exibiu menor valor a pleno sol. Corroborando com nosso trabalho alguns autores como Allard et al. (1991) relataram aumento linear na área foliar específica (AFE) em diferentes condições de sombreamento. Assim como Gonçalves et al. (2012) constatou que a

AFE foi 35% menor na maior intensidade luminosa. Com relação à clorofila, embora seus teores não tenham diferido entre os tratamentos de luz, notou-se uma tendência de aumento nos tratamentos sombreados. Possivelmente representa maior investimento nos pigmentos responsáveis pela absorção de luz, maior superfície foliar e conseqüentemente maior AFE, que aumenta a concentração de clorofila por unidade de área foliar. A baixa intensidade de radiação solar é absorvida de maneira mais eficiente, inclusive precavendo as espécies contra efeitos fotodestrutivos em condições de alta intensidade de luz (CLAUSSEN, 1996), e possibilita uma maior eficiência na captura de energia radiante do sol (GROTKOPP; REJMÁNEK 2007).

Por outro lado, a redução do potencial hídrico 23% em *B. cheilantha*, espécie de ADM, refletiu em uma queda de 36% na *g<sub>s</sub>*, e de 68% na fotossíntese, na maior intensidade de radiação, sugerindo que esta espécie é limitada em armazenar água nos seus tecidos tal como sugerem Lima et al. (2012). A alta intensidade de radiação aumentou a demanda atmosférica, e DPV (Déficit de Pressão de Vapor), refletindo no ajustamento estomático que diminuiu o potencial hídrico da folha. De acordo com Costa e Marengo (2007), o processo de abertura e fechamento estomático está relacionando principalmente com a intensidade de luz e ao *status* hídrico da folha. Entretanto, não é claro se a condutância estomática responde mais ao potencial hídrico foliar ou se responde mais rapidamente a variação da umidade do ar, que determina o DPV, como um mecanismo de resposta antecipada para evitar a perda excessiva de água (RASCHKE, 1979). Estudos de Shirke e Pathre (2004) mostram declínio considerável na condutância estomática e na fotossíntese líquida em altos DPV. Da mesma forma Pathre et al. (1998) concluíram que o DPV foi o fator que mais causou declínio na fotossíntese líquida e na condutância estomática ao meio dia.

Em relação às espécies de ADMT a redução da AFE em *A. columbrina*, não teve reflexos nos parâmetros avaliados. Entretanto, os menores potenciais hídricos em *P. pyramidalis* nas maiores intensidades luminosas provocaram reduções na condutância estomática, transpiração e na AFE, embora sem variação na fotossíntese. Possivelmente a maior intensidade de luz causou déficit hídrico devido a perda de água para a atmosfera por transpiração, favorecendo o fechamento parcial dos estômatos (TRIBUZI, 2005). O aumento na transpiração se deve basicamente devido a inabilidade de alguns vegetais em absorver água suficiente para repor o que foi consumido no processo de transpiração (PIMENTEL; PERES 2000), tendo em vista a alta demanda atmosférica em ambientes com alta intensidade de radiação. Dessa forma a espécie apresentou uma menor AFE como forma de adaptação

fisiológica à condição de maior estresse no ambiente com maior intensidade de radiação (ISHIDA et al., 2008). Possivelmente o maior espessamento e longevidade foliar é uma estratégia para evitar a perda de água, considerado fator limitante (WRIGHT et al., 2002).

Com relação aos parâmetros de fluorescência em condição de baixa luminosidade as espécies sempre verdes, *N. longifolium* e *L. rigida*, *A. cearensis* e *C. leptophloeos*, de BDM, *M. urundeuva* e *B. cheilantha*, espécies de ADM apresentaram maiores valores de extinção fotoquímica indicando que nessa condição mais energia estava sendo direcionada a fotossíntese. Possivelmente nas maiores intensidade luminosas a alta intensidade de radiação promoveu uma leve restrição hídrica nos vegetais e embora sem diferença estatística o a dissipação de energia na forma de calor medidos através do NPQ foi maior nessa condição de luz. De acordo com Cassol et al. (2007) s quenching-não fotoquímicos estão relacionados com a dissipação de energia na forma de calor, quando as plantas estão sob condição de excesso de luz. Dessa forma sugerimos para essas espécies que a baixa intensidade luminosa não provocou aumento na dissipação de energia, uma vez que não teve diferença quantos aos valores de NPQ, ou seja, a boa parte da energia absorvida pelos pigmentos fotossintetizantes foi utilizada no processo fotoquímico. Os altos valores de qP em *P. pyramidalis* a pleno sol resultou em tendência de maiores valores de rendimento quântico do fotossistema II e maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> dessa espécie, mesmo sem diferença estatística entre esses parâmetros nos níveis de luz. O menor valor de NPQ em *A. colubrina* no tratamento mais sombreado está relacionado à maior quantidade de energia direcionada a fotoquímica registrada em aumento do qP e aumento do  $\Phi$ PSII nesse nível de luz. Essas espécies apresentaram maior extinção da fluorescência para processos fotoquímicos, ou seja, muita energia foi extinta nos processos primários das reações fotoquímicas, indicando que nessas condições de luz as espécies tiveram maior rendimento quântico fotossintético e não estavam em situação de estresse (KRAUSE; WEIS, 1991). A elevada taxa de transporte de elétrons em *M. urundeuva* a pleno sol, promoveu um aumento da EiC, do  $\Phi$  PSII e conseqüentemente da fotossíntese na condição de pleno sol. Entretanto as demais espécies estudadas, embora não tenham apresentado diferenças estatística quanto ao  $\Phi$  PSII, entre os níveis de luz, verificou-se uma tendência de menor  $\Phi$  PSII, nas maiores intensidades de radiação. Possivelmente, as espécies estão sob condições de estresse, onde há um aumento do NPQ, que causa declínio no  $\Phi$  PSII e uma menor ETR (HAVAUX; NIYOGI, 1999).

As espécies de BDM, por apresentar maior capacidade de armazenamento de água em seus tecidos (BORCHERT, 1994) mantêm os valores de potenciais próximos de zero ao

contrário do observado nos demais grupos, que apresentaram maiores variações de potencial hídrico. Com exceção da espécie *M. urundeuva*, que apesar de ser espécie de ADM (LIMA, 2010), apresentou altos valores de potencial hídrico nas três condições de luminosidade. Isto sugere que esta espécie pode ter algum mecanismo de armazenamento de água como observado por Figueirôa et al. (2004) presença de tuberosidade nas raízes, e maior razão de alongamento e alocação de biomassa para as raízes em condição de déficit hídrico para essa espécie. Com relação às trocas gasosas nos diferentes níveis de luz, os resultados observados indicam que as espécies não apresentaram diferenças na maioria dos parâmetros de trocas gasosas, possivelmente por que estavam bem hidratadas como registrado em altos valores de potencial hídrico.

Detectamos que embora não tenha ocorrido diferença significativa em  $A$ ,  $g_s$  e  $E$  nos tratamentos de luz, o grupo de BDM, exibiram os maiores valores nesses parâmetros a 30% de sombreamento para  $A$  e 70% de sombreamento para  $g_s$  e  $E$ . Possivelmente porque nessas condições as espécies estavam mais hidratadas sob baixa disponibilidade de luz, pouca demanda atmosférica e portanto, obtiveram maior potencial hídrico que proporcionou uma maior abertura estomática.

De um modo geral o grupo das espécies sempre verdes foi o que apresentou o menor potencial hídrico e conseqüentemente menor  $A$ ,  $E$  e  $E/C$ , ao comparado com os demais grupos funcionais. A abertura estomática foi maior ao comparado com as espécies ADMT e a concentração interna de  $CO_2$  maior para esse grupo e também ao grupo de BDM.

Diversos trabalhos têm relacionado às diferenças na condutância estomática e EUA entre as espécies sempre verdes e decídua aos efeitos negativos da seca para manutenção do *status* hídrico da planta (MEDIÁVILLA & ESCUDERO, 2003; BUCCI et al. 2004; BUCCI et al. 2005) ou associado a órgão que exibem maior capacidade de armazenamento de água (BUCCI et al. 2004; ZANE et al. 2010).

Não provamos a hipótese que o grupo de BDM apresenta o maior desempenho fisiológico em parâmetros de trocas gasosas, entretanto, ressalta-se que *C. leptophloeos*, embora seja espécie de BDM exibiu os maiores valores de trocas gasosas e de potencial hídrico em todos os níveis de luz. Entretanto em termos médios o grupo de ADM apresentou maior rendimento. Esses resultados levantam um questionamento:

Por que as espécies de ADM com valores de potenciais hídricos mais negativos que as espécies de BDM apresentaram desempenho fisiológico superior? Possivelmente deve estar relacionada à irrigação periódica das plântulas, pois todos os indivíduos receberam a mesma

quantidade de água baseado na Evapotranspiração de referência (ETO). Dessa forma, toda a água que a atmosfera demandava foi suprida pela irrigação, e tendo em vista que as espécies de ADM apresentam baixa capacidade de armazenamento de água, sugere-se que esse grupo é mais dependente da disponibilidade de água no solo. Em contrapartida, a água absorvido pelas raízes proporciona maior capacidade de realizar as trocas gasosas, como verificado na abertura estomática, alta concentração interna de CO<sub>2</sub>, transpiração e conseqüentemente elevadas taxas fotossintéticas, bem como elevada eficiência de carboxilação instantânea. Essa estratégia é resultante de plantas que exploram ao máximo os recursos hídricos do solo e suportam maiores variações do potencial hídrico, entretanto com baixa eficiência no uso da água ao comparado com os demais grupos funcionais. De acordo com Mediavilla; Escudero (2003) essas espécies são menos conservativas no uso da água, exibem alta transpiração em condições de boa disponibilidade de água em troca de maior ganho de carbono. Lima (2010) estudando a fenologia desse grupo funcional e sugeriu que o brotamento ou floração é limitado pelo estresse hídrico. A disponibilidade de água no solo reflete diretamente no *status* hídrico da planta, e este determina a fenologia (BORCHERT, 1994a). Compreendemos que da mesma forma aconteça com os parâmetros fisiológicos, sob ótimas condições hídricas, como observado para os altos rendimentos fisiológicos. Por outro lado, as espécies de BDM exibiram fotossíntese, condutância estomática, concentração interna de CO<sub>2</sub> e transpiração inferiores aos resultados encontrados para as espécies de ADM, com valores muito próximos aos encontrados nas espécies ADMT.

A eficiência de carboxilação instantânea e a eficiência do uso da água foram maiores para o grupo das espécies BDM. De acordo com Lima (2010), esse grupo de plantas armazena água no seu caule e tende a brotar no final da estação seca e início da estação chuvosa. Entendemos que essa seria a época de maior desenvolvimento fisiológico. A explicação para maior eficiência no uso da água e de carboxilação instantânea, possivelmente esteja relacionado à estratégia evolutiva desse grupo, em que as espécies são capazes de desenvolver altas taxas de assimilação de carbono com uma menor perda de água, em comparação com os demais grupos funcionais. Desse modo, assim como Lima (2010) verificou que o desenvolvimento das fenofases dessas espécies não estariam relacionados à precipitação, e sim ao fotoperíodo, detectamos que esse grupo apesar da disponibilidade de água no solo, ainda assim é conservativo no uso da água.

Com relação à AFE, notamos que apenas as espécies de BDM não tiveram a AFE estatisticamente afetada pela luz, entretanto notou-se uma tendência maior da AFE na

condição mais sombreada. Por outro lado, as espécies SV, como *C. flexuosa*, *M. urundeuva* e *B. cheilantha*, espécies de ADM, e as espécies ADMT foram influenciadas pela luz, sendo o tratamento mais sombreado que elas apresentaram maior AFE, com reduções significativas em relação a maior intensidade de luz.

As espécies decíduas de BDM apresentaram os maiores valores de AFE, enquanto as sempre verdes os menores. Esses resultados corroboram com os resultados encontrados por (SOUZA, et al.2015), e Carvalho et al. (2007). Eamus et al. 1999 também encontraram maiores valores de AFE em espécies sempre verdes ao comparado com valores decíduas de savannas australianas.

## 6 CONCLUSÕES

Nas condições em que este trabalho foi realizado, as espécies estudadas apresentaram pequenas diferenças no potencial hídrico em diferentes níveis de luminosidade, possivelmente devido à irrigação controlada entre os tratamentos de luz. Entretanto, os grupos das espécies de baixa densidade de madeira apresentaram os maiores valores. Com relação aos demais parâmetros, notou-se que o potencial hídrico muito negativo, refletiu em menor  $g_s$ ,  $A$ ,  $E$  e  $E_iC$ . A maior intensidade de radiação em algumas espécies, como *L. rigida*, refletiu em uma diminuição da  $C_i$ , possivelmente devido ao fechamento parcial dos estômatos e menor  $qP$ , o que provocou declínio na assimilação de  $CO_2$ . Entretanto, como houve poucas variações nos parâmetros avaliados apenas em algumas espécies e em alguns parâmetros entre os níveis de luz, é possível que as espécies da caatinga, quando estão bem hidratadas, a luminosidade não seja fator relevante para os parâmetros avaliados. Sugerimos que estudos posteriores investiguem a variação desses parâmetros em diferentes condições de luz em condições de estresse hídrico.

Os menores valores de AFE no grupo das espécies sempre verdes podem estar relacionada às estratégias do grupo em desenvolver tecidos mais espessos e lignificados para minimizar a perda de água, uma vez que essas espécies apresentam baixos valores de  $\Psi_f$ , ao contrário das espécies BDM.

Em condição de sombra, as espécies avaliadas desenvolvem maior AFE. A tendência de maior concentração de pigmentos fotossintetizantes nos maiores sombreamentos indica que as espécies avaliadas apresentam potencial competitivo em aproveitar a radiação solar para expressar seu potencial fotossintético, mesmo em condições de baixa luminosidade.

## REFERÊNCIAS

- ALLARD, G.; NELSON, C.J.; PALLARDY, S.G. Shade effects on growth of tall fescue: leaf anatomy and dry matter partitioning. **Crop Science**, v.31, p.163-167, 1991.
- ALMEIDA, S. M. Z.; SOARES, A. M.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; GATEJO, E. B. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. **Ciência Rural**, v.35, n.1, p.62-68, 2005.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C. GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v.22, n.6, p.711-728, 2014.
- ARAÚJO, G. M. de.; ARAÚJO, E. L.; SILVA, K. A. ; RAMOS, E. M. N. F.; LEITE, F. V. de A.; PIMENTEL, R. M. M. Resposta germinativa de plantas Leguminosas da Caatinga. **Revista de Geografia**, v.24, n.2, p.139-153, 2007.
- ARNON, D.I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenol-oxydase in *Beta vulgaris*, **Plant Physiology**, v.24, p.1-15, 1949.
- BAKER, N.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p.1607-1621, 2004.
- BARBOSA M. L; SILVA, T. G. F ; SILVA, A. C; ALMEIDA, M. G; LIMA, A. L. A; SOUZA, C. A. A. Crescimento Inicial de Espécies Ocorrentes no Semiárido Brasileiro: Biomassa, Biometria e Análise Morfogênica. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v.6, n.3, p. 522-539, 2013.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437-1449, 1994.
- BOX, E. O. Plant functional types and climate at the global scale. **Journal of Vegetation Science**, v. 7, p. 309- 320, 1996.
- BUCCI, S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.; SCHOLZ, F.; FRANCO, A.; BUSTAMANTE, M. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. **Tree Physiology**, v.24, p.891-899, 2004.
- BUCCI, S; GOLDSTEIN, G; MEINZER, F.; FRANCO, A; CAMPANELLO, P.; SCHOLZ, F. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and

predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. **Trees** v.19, p.296-304, 2005.

CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e ajustamento osmótico de plantas de buriti submetidas a estresse hídrico. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.9, p.117-123, 1997.

CAPUZZO, J. P.; ROSSALTO, D. R.; FRANCO, A. C. Differences in morphological and physiological leaf characteristics between *Tabebuia aurea* and *T. impetiginosa* is related to their typical habitats of occurrence. **Acta Botanica Brasilica**, v.26, n.3, p.519-526, 2012.

CARELLI, M. L. C.; FAHL, J. I.; RAMALHO, J. D. C. Aspects of nitrogen metabolism in coffee plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.18, p.9-21, 2006.

CARVALHO, P. E. R. Influência da intensidade luminosa e do substrato no crescimento, no conteúdo de clorofila e na fotossíntese de *Cabralea canjerana* (Vell.) MART. Subsp. *Canjerana*, *Calophyllum brasiliense* CAMB. e *Centrolobium robustum* (Vell) MART. EX Benth. na fase juvenil. **Tese (Doutorado)** - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1996.

CASSOL, D.; FALQUETO, A. R.; BACARIN, M. A. Fotossíntese em *Mentha piperita* e *Melissa officinalis* sob sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, n.2, p.576-578, 2007.

CHAGAS, R. M.; SILVEIRA, J. A. G.; RIBEIRO, R. V.; VITORELLO, V. A.; CARRER, H. Photochemical damage and comparative performance of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in sugarcane leaves exposed to paraquat-induced oxidative stress. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, v.90, p.181-188, 2008.

CLAUSSEN, J. W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity, **Forest Ecology and Management**, v.80, p. 245:255, 1996.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DIAZ, S.; DIAZ, S.; BUCHOMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.51, p.335-380, 2003.

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

- DAHLGREN, J. P.; ERIKSSON, O.; BOLMGREN, K.; STRINDELL, M; EHRLÉN, J. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. **Journal of Vegetation Science**, v.17, p.577-582, 2006.
- DEMMIG-ADAMS, B, **Biochimica Biophysica Acta**, v.1020, n. 1, 1990.
- DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar, **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.42, n.3, p.305-311, 2007.
- DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Photoinhibition of photosynthesis in *Miconia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica*, v.44, p.235- 240, 2006.
- DWYER, J. M.; HOBBS, R. J.; MAYFIELD, M. M. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. **Ecology**, v.95, n.2, p. 399–410, 2014.
- EAMUS, D.; MYERS, B.; DUFF, G.; WILLIAMS, R. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. **Tree Physiology**, v.19, p.665-671, 1999.
- ENGEL, V. L. Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de espécies nativas, concentração de clorofila nas folhas e aspectos de anatomia. **Dissertação (Mestrado)** – ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1989.
- ESPOSTI, M. S. O. D. Estresse hídrico em duas espécies da mata atlântica de diferentes estágios sucessionais. **Dissertação (Mestrado)** ecologia e recursos naturais, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 2013.
- FERREIRA, C. A. G. Recuperação de áreas degradadas. Informe Agropecuário, v.21, n.202, p.127-130, 2000.
- FERREIRA, W. C.; BOTELHO, S. A.; DAVIDE, A. C.; FARIA, J. M. R. Avaliação do crescimento do estrato arbóreo de área degradada à margem do rio grande, na usina hidrelétrica de camargos, MG. **Revista Árvore**, v.31, n.1, p.177-185, 2007.
- FIGUEIRÔA, J. M.; BARBOSA, D. C. A.; SIMABUKURO, E. A. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. **Acta Botânica Brasileira**, v.18, n.3, p.573-580, 2004.
- FROZI, G.; OLIVEIRA, M. T.; CORTEZ, J. A.; SANTOS, M. G. Ecophysiological performance of *Calotropis procera*: an exotic and evergreen species in Caatinga, Brazilian semi-arid. **Acta Physiol Plant**, v.35, n.2, p. 335-344, 2013.
- FRYER M. J.; ANDREWS, J. R.; OXBOROUGH, K.; BLOWERS, D. A.; BAKER, N. R. Relationship between CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron transport, and active

- O<sub>2</sub> metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. **Plant Physiology**, v.116, p.571–580, 1998.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.990, p. 87–92, 1989.
- GIONGO, V.; CUNHA, T. J. F.; MENDES, A. S. M.; GAVA, C. A. T. Carbono no Sistema Solo-Planta no Semiárido Brasileiro. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v.6, p.1233-1253; 2011.
- GIVINISH, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.15, p.63-92, 1988.
- GOBBI, K. F; GARCIA, R.; VENTRELLA, M. C.; GARCEZ NETO, A. F.; ROCHA, G. C. Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do amendoin-forrageiro submetidos a sombreamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.40, n.7, p.1436-1444, 2011.
- GONÇAVES, J. F. C.; SILVA, J. E. M.; JUSTINO, G. C.; NINA JUNIOR, A. R. Efeito do ambiente de luz no crescimento de plantas jovens de mogno (*Swietenia macrophylla* King), **Scientia Forestalis**, v.40, n.95, p.337-344, 2012.
- GROTKOPP, E.; REJMÁNEK, M. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. **American Journal of Botany**, v.94, p. 526-532, 2007.
- HAVAUX, M.; NIYOGI, K. K. The violaxanthin cycle protects plant from photooxidative damage by more than one mechanism. **Proceedings of the National Academy of sciences of The United States of America**, Washington, v.96, p.8762-8767, 1999.
- HOLBROOK, N. M.; WHITBECK, J. L.; MOONEY, H. A. Drought responses of neotropical dry forest trees. In: S.H. BULLOCK; H. A. MOONEY; E. MEDINA (Eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, p.243-276,1995.
- HSIAO, T.C. Plant responses to water stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.24, p. 519-570, 1973.
- ISHIDA, A.; NAKANO, T.; YAZAKI, K. et al. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. **Oecologia**, v.156, p.193–202. 2008.
- JOHNSON, G. N.; SCHOLE, J. D.; GRIME J. P.; HORTONP. *in Proceedings of the VIIIth International Congress on Photosynthesis*, 1990.

- JOHNSON, G. N.; YOUNG, A. J.; SCHOLLES, J. D.; HORTON, P. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant, Cell and Environment*, v.16, p.673–679, 1993.
- KANEGAE, M. F.; BRAZ, V. S.; FRANCO, A. C. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas do cerrado do Brasil central. *Revista Brasileira de Botânica*, v.3, n.4, p.459-468, 2000.
- KAUTSKY H, APPEL W, AMANN H. Chlorophyllfluorescenz und kohlenassaassimilation. *Biochemische Zeitschrift*, v.322, p.277–292. 1960.
- KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Boca Raton, v.42, p.313-349, 1991.
- LEAL, I. R.; SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; LACHER JÚNIOR, T. E. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade*, v.1, n.1, p.139-146, 2005.
- LEMONS FILHO, J. P.; BARROS, C. F. A.; DANTAS, G. P. M.; DIAS, L. G.; MENDES, R. S. Spatial and temporal variability of canopy cover and understory light in a Cerrado of Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v.70, n.1, p. 19-24, 2010.
- LI, J. M.; LIU, C.; ZHANG, K. P.; KE, X.; XU, Z.; LI, C. Y.; WANG, L. D. A micropump based on water potential difference in plants, *Mmicrofluid Nanofluid*, v. 11, n. 6, p. 717-724, 2011.
- LIMA JÚNIOR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; BARBOSA, J. P. R. A. D. Aspectos fisiológicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. Submetidas a diferentes níveis de sombreamento, *Revista Árvore*, v.30, n.31, p.33-41, 2006.
- LIMA JÚNIOR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; OLIVEIRA, H. M. Trocas gasosas, caracterização das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Cambi. submetidas a diferentes níveis de sombreamento, *Ciência Rural*, v.35, n.5, p.1092-1097, 2005.
- LIMA, A. L. A. Tipos funcionais fenológicos em espécies lenhosas da caatinga, Nordeste do Brasil. **Tese de doutorado**. Apresentado ao Programa de Pós-graduação em Botânica da UFRPE, 2010.

- LIMA, A. L. A.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CASTRO C. C.; RODAL, M. J. N. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, v.26, n.5 p.1605-1616, 2012.
- MACHADO, E. C.; SCHMIDT, P. T.; MEDINA, C. L.; RIBEIRO, R. V. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais, **Pesquisa agropecuária Brasileira**, v.40, n.12, p.1161-1170, 2005.
- MAGALHÃES FILHO, J. R. Resposta da fotossíntese à variação da temperatura radicular em laranjeira ‘valência’ enxertada em limoeiro ‘cravo’. **Dissertação de mestrado**, apresentada ao programa de pós graduação em Agricultura Tropical e Subtropical do Instituto Agrônomo de Campinas, 2009.
- MANSUR, R. J. C. N.; BARBOSA, D. C. A. Comportamento fisiológico em plantas jovens de quatro espécies lenhosas da caatinga submetidas a dois ciclos de estresse hídrico. **Phyton**, v.68, n.1, p.97-106, 2000.
- MARENCO, R. A.; SIEBKE, K.; FARQUHAR, G. D., BALL, M. C. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. **Functional Plant Biology**, v.33, n.12, p.1103-1113, 2006.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance, **Journal of Ecology**, v.97, p. 311-325, 2009.
- MAXWELL D. P.; FALK, S, TRICK, C. G. Huner NPA. Growth at low temperature mimics high-light acclimation in *Chlorella vulgaris*. **Plant Physiology**, v.105, p.535–543. 1994.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence – practical guide, **Journal of Experimental Botany**, v.51, 345, p.659-668, 2000.
- MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. **Tree Physiology** v.23, p.987-996, 2003.
- MILES, L.; NEWTON, A. C.; DEFRIES, R. S.; RAVILIOUS, C.; MAY, I.; BLYTH, S.; VALERIE KAPOS, V.; GORDON. J. E. A global overview of the conservation status of tropical dry forests **Journal of Biogeography**, v.33, p.491-502, 2006.
- MIODUSK, J.; MORO, R. S. Grupos funcionais da vegetação campestre de Alagados, Ponta Grossa, Paraná, **IHERINGIA Série Botânica**, v.66, n.2, p.241-256, 2011.

OLIVEIRA, A. F. M.; MEIRELLES, S.T.; SALATINO, A. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.75, p.431-439, 2003.

OLIVEIRA, C. C. de. Influência dos caracteres funcionais na fenodinâmica de espécies lenhosas sob clima tropical sazonal. **Dissertação** (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal do Ceara. Fortaleza, 2013.

OLIVEIRA, C. C.; ZANDAVALLI, R. B.; LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N.; OLIVEIRA, M. A. J.; BOVI, M. L. A.; MACHADO, E. C.; GOMES, M. M. A.; HABERMANN, G.; RODRIGUES, J. D. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em Pupunheira sob deficiência hídrica. **Scientia Agrícola**, v.59, n.1, p.59-63, 2002.

OLIVEIRA, M. T.; MATZEK, V.; MEDEIROS, C. D.; RIVAS, R.; FALCÃO, H. M.; SANTOS, M. G. Stress Tolerance and Ecophysiological Ability of an Invader and a Native Species in a Seasonally Dry Tropical Forest, **Plos one**, v.9, p.1-11, 2014

OLIVEIRA, M. T.; MATZEK, V.; MEDEIROS, C. D.; RIVAS, R.; FALCÃO, H. M.; SANTOS, M. G. Stress Tolerance and Ecophysiological Ability of an Invader and a Native Species in a Seasonally Dry Tropical Forest, **Open Access Freely available online**, v. 9, n. 8, 2014.

PATHRE, U.; SINHA, A. K.; SHIRKE, P. A.; SANE, P. V. Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. **Trees**, Berlin, v.12, p.472-481, 1998.

PEREIRA, D. C.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. In situ variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. **Acta Botanica Brasílica**, v.23, p. 267-273,2009.

PEREIRA, M. R. R.; SOUZA, G. S. F.; RODRIGUES, A. C. P.; MENDOÇA FILHO, A. L.; KLAR, A. E. Análise de crescimento em clones de eucalipto submetidos a estresse hídrico, **Irriga**, v.15, n.1, p.98-110, 2010.

PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. Seropédica: Edur, 2004. 191p.

PIMENTEL, C.; PEREZ, A. J. L. C. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca em genótipos de feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n.1, p.31-39, 2000.

- RASCHKE, K. Movements using turgor mechanisms: Movements of stomata. In: Haupt, W.; Feinleib, M.E. (Ed.). **Encyclopedia of plant physiology**, Springer-Verlag. Berlin. v.7, p.383-441, 1979.
- REGO, G. M.; POSSAMAI, E. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial de jequitibá-rosa, **Colombo**, n.53, p.139-194, 2006.
- REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S.; WALTERS, M. B.; VOSE, J. M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J. C. BOWMAN, W. D. Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. **Ecology**, v.80, p.1955-1969, 1999.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)** v.94, p.13730–13734. 1997.
- RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; SANTOS, M. G.; OLIVEIRA, R. F. Photosynthesis and water relations of well-watered orange plants as affected by winter and summer conditions, **Photosynthetica**, v.47, n.2, p.215-222, 2009.
- RODOLFO JUNIOR, F.; BARRETO, L. M. G.; LIMA, A. R.; CAMPOS, V. B.; BURITI, E. S. Tecnologia alternativa para a quebra de dormência de sementes de maniçoba (*Manihot glaziovii*, Euphorbiaceae), **Revista Caatinga**, v.22, n.1, p. 20-26, 2009.
- ROSSATTO, D. R.; TAKAHASHI, F. S. C.; SILVA, L. C. R.; FRANCO, A. C. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasileira**. v.24, n.3, p.640-647, 2010.
- SACRAMENTO, A. C.; SIQUEIRA, D.; BEZERRA, G. C.; LOPES FILHO, H. P.; GUEDES, M.; MARQUES, R. F. J. Parque Estadual Mata da Pimenteira, Plano de Manejo. **CPRH** (Agência Estadual de Meio Ambiente), p. 20, 2013.
- SAMPAIO, E.V.S.B. Overview of the Brazilian Caatinga. Pp. 35-63. In: S.H. Bullock; H. A. MOONEY & E. MEDINA (eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- SANTIAGO, A. M. P.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; LOPES, E. C. Crescimento em plantas jovens de *Mimosa caesalpinifolia* Benth, cultivadas sobre estresse hídrico. **Revista Ecosistema**, v.26, n.1, p.23-30, 2001.
- SANTOS JUNIOR, U. M.; GONÇALVES, J. F. C.; FELDPAUSCH, T. R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazônia, **Forest Ecology and Management**, v.226, p.229-309, 2006.

- SANTOS, M. G.; RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; PIMENTEL, C. Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit, **Biologia Plantarum**, v.53, n.2, p.229-236, 2009.
- SANTOS, M. G.; RIBEIRO, R. V.; OLIVEIRA, R. F.; MACHADO, E. C.; PIMENTEL, C. The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. **Plant Science**, v.170, p.659-664, 2006.
- SCALON, S. de P. Q.; MUSSURY, R. M.; RIGONI, M. R.; VERALDO, F. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, Viçosa, v.26, n.1, p.1-5, 2002.
- SCHREIBER, U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: SCHULZE, E. D.; CALDWELL, M. M. (Eds.), **Ecophysiology of Photosynthesis**, Springer, Berlin, p.49-70, 1994.
- SESSA, E. B.; GIVNISH, T. J. Leaf form and photosynthetic physiology of *Dryopteris* species distributed along light gradients in eastern North America, **Functional Ecology**, v.28, p.108 -123, 2014.
- SHIRKE, P. A.; PATHRE, U. V. Influence of leaf-to-air vapour pressure deficit (VPD) on the biochemistry and physiology of photosynthesis in *Prosopis juliflora*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.55, n.405, p.2111-2120, 2004.
- SILVA, E. N.; SILVEIRA, J. A. G.; RIBEIRO, F. V.; VIEIRA, S. A. Photoprotective function of energy dissipation by thermal processes and photorespiratory mechanisms in *Jatropha curcas* plants during different intensities of drought and after recovery. **Environmental and Experimental Botany**, v.110, p.36-45, 2015.
- SILVA, R. R.; FREITAS, G. A.; SIEBENEICHLER, J. F. M.; CHAGAS, J. R. Desenvolvimento inicial de plântulas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. Ex Spreng.). Schum. Sob influência do sombreamento. **Acta amazônica**, v.37, n.3, p.365-370, 2007.
- SOBRADO, M. A. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. **Oecologia**, v. 96, p. 19-23, 1993.
- SOUZA, B. C.; OLIVEIRA, R. S.; ARAÚJO, F. S.; LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J.N. Divergências funcionais e estratégias de resistência á seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais, **Rodriguésia**, v.66, n.1, p.21-32, 2015.

- SOUZA, B. D.; MEIADO, M. V.; RODRIGUES, B. M.; SANTOS, M. G. Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes. **Acta Physiology Plant**, v.32, p.235–244, 2010.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia Vegetal, 3º. ed. p.616, 2006.
- TAKAHASHI, S.; BADGER, M. R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage, **Trends in Plant Science**, v.16, n.1, p. 53-60, 2011.
- TESTER, M.; BACIC, A. Abiotic stress tolerance in grasses. From model plants to crop plants. **Plant Physiology**, v.137, p.791- 793, 2005.
- TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G.; BRESSANSMITH, R. E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, v.104, p.199-209, 2005.
- TRIBUZI, E. S. Variação da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO<sub>2</sub> na Amazônia central. **Tese de Doutorado**, apresentada a Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, São Paulo, 2005.
- TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; DANTAS NETO, J.; OLIVEIRA, A. B.; QUEIROZ, J. A. Avaliação do potencial hídrico de espécies da caatinga sob diferentes níveis de umidade do solo. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 4, n. 2, 2004.
- TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; DANTAS NETO, J. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrônômica e Ambiental**, v.11, n.3, p. 307-311, 2007.
- TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and Soil**, v.58, p.339-366, 1981.
- VAN KOOTEN, O.; SNELL J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research**, v.25, p.147–150, 1990.
- VIEIRA, T. O. Plasticidade fenotípica e aclimatação de *Siparuna guianensis* em resposta a gradiente de luz. **Dissertação de mestrado**, apresentada ao centro de Biociências e Biotecnologia - CBB da Universidade Estadual do Norte Fluminense Dacy Ribeiro – UENF, 2013.
- WALTERS, R. G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. **Journal of Experimental Botany**, v.56, p.435-447, 2005

WRIGHT, I.; WESTOBY, M.; REICH, P. B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, v. 90, p. 534-543. 2002.

ZANNE, A. E.; WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; ACKERLY, D. D.; LOARIE, S. R.; ARNOLD, S. E. J; COOMES, D. A. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, v.97: p.207-215, 2010.

## APÊNDICE

Tabela 1. Grupo funcional de espécies lenhosas da caatinga submetidas a diferentes intensidades de luz, Serra Talhada – PE, UFRPE, UAST, 2016.

Sempre verdes	<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo e Iltis (Capparaceae)
	<i>Licania rigida</i> Benth (Chrysobalanaceae)
	<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J. Presl (Capparaceae)
Decíduas de baixa densidade	<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Sm. (Fabaceae)
	<i>Manihot epruinosa</i> Pax & Hoffmann (Euphorbiaceae),
	<i>Comminphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett. (Burseraceae)
Decíduas de alta densidade	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Alemão (Anacardiaceae)
	<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud. (Fabaceae)
Decíduas tardias de alta densidade	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Branam var. <i>cebil</i> Altschul (Fabaceae)
	<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L.P. Queiroz (Fabaceae)
	<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. (Apocynaceae)

Tabela 2: Parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, onde FV/FM é o rendimento quântico do fotossistema II, qP é o coeficiente de extinção fotoquímica, NPQ é o coeficiente de extinção não fotoquímica e ETR é a taxa aparente de transporte de elétron, submetidas a três tratamentos de luminosidade. Médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%), Serra Talhada – PE, UFRPE, UAST, 2016.

ESPÉCIES	FV/FM			q/P			NPQ			ETR		
	TRATAMENTOS			TRATAMENTOS			TRATAMENTOS			TRATAMENTOS		
	0%	30%	70%	0%	30%	70%	0%	30%	70%	0%	30%	70%
SEMPRE VERDES												
<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>	0,74 aA	0,95 aA	0,94 aA	0,23aB	0,38 aAB	0,56 aA	0,82 aA	1,40 aA	1,052aA	64,87 aA	81,57 a A	73,21 aA
<i>Licania rigida</i>	0,80 aA	0,75 aA	0,80 abA	0,26aB	0,45 aB	0,70 aA	2,4 aA	2,78 aA	1,59 aA	71,47 aA	89,86 aA	85,07 aA
<i>Cynophalla flexuosa</i>	0,83 aA	0,78 aA	0,63 bA	0,35aA	0,47 aA	0,54 aA	4,7 aA	1,83 aA	1,95 aA	107,70 aA	110,0 aA	69,23 aA
ESPÉCIES DECÍDUAS DE BAIXA DENSIDADE DE MADEIRA												
<i>A.cearensis</i>	0,79 aA	0,80 abA	0,80 aA	0,26 aB	0,36 bB	0,55 aA	2,29 aA	2,27 aA	1,95 aA	82,05 aA	68,24 bA	62,44 aA
<i>M. erpuinosa</i>	-	0,62 bA	081 aA	-	0,55 abA	068 aA	-	0,55 aA	0,68 aA	-	112,58 aA	99,13 aA
<i>Comminphora leptophloeos</i>	0,84 aA	0,97 aA	0,95 aA	0,28 aB	0,59 aA	0,67 aA	0,28 aA	0,59 aA	0,67 aA	95,02 aA	135,05 aA	96,85 aA
ESPÉCIES DECÍDUAS DE ALTA DENSIDADE DE MADEIRA												
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	0,96 aA	0,90 aA	0,95 aA	0,39 aB	0,50 aAB	0,63 aA	2,27 aA	0,88 aA	1,39 aA	107,18 aA	104,36 aAB	73,84 aB
<i>Bauhinia cheilantha</i>	0,94a A	0,97 aA	0,96 aA	0,23 bC	0,41 aB	0,63 aA	1,60 aA	1,54 aA	0,72 aA	60,96 bA	90,28 aA	82,47 aA
ESPÉCIES DECÍDUAS TARDIAS DE ALTA DENSIDADE DE MADEIRA												
<i>Anadenanthera colubrina</i>	0,77 aA	0,71 abA	0,80 aA	0,29 b A	0,48 aA	0,69 aA	3,36 aAB	6,14 aA	1,55 aB	87,01 aA	106,11 aA	96,43 aA
<i>Poincianella pyramidalis</i>	0,96 aA	0,96 aA	0,97 aA	2,28 aA	1,07 aB	0,67 aB	2,28 aA	1,07 bA	0,67 aA	88,69 aA	76,32 aA	89,62 aA
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	0,79 aA	0,52 bA	0,79 aA	0,28 bA	0,44 aA	056 aA	3,55 aA	2,52 bA	2,52 aA	73,83 aA	83,96 aA	59,84 aA

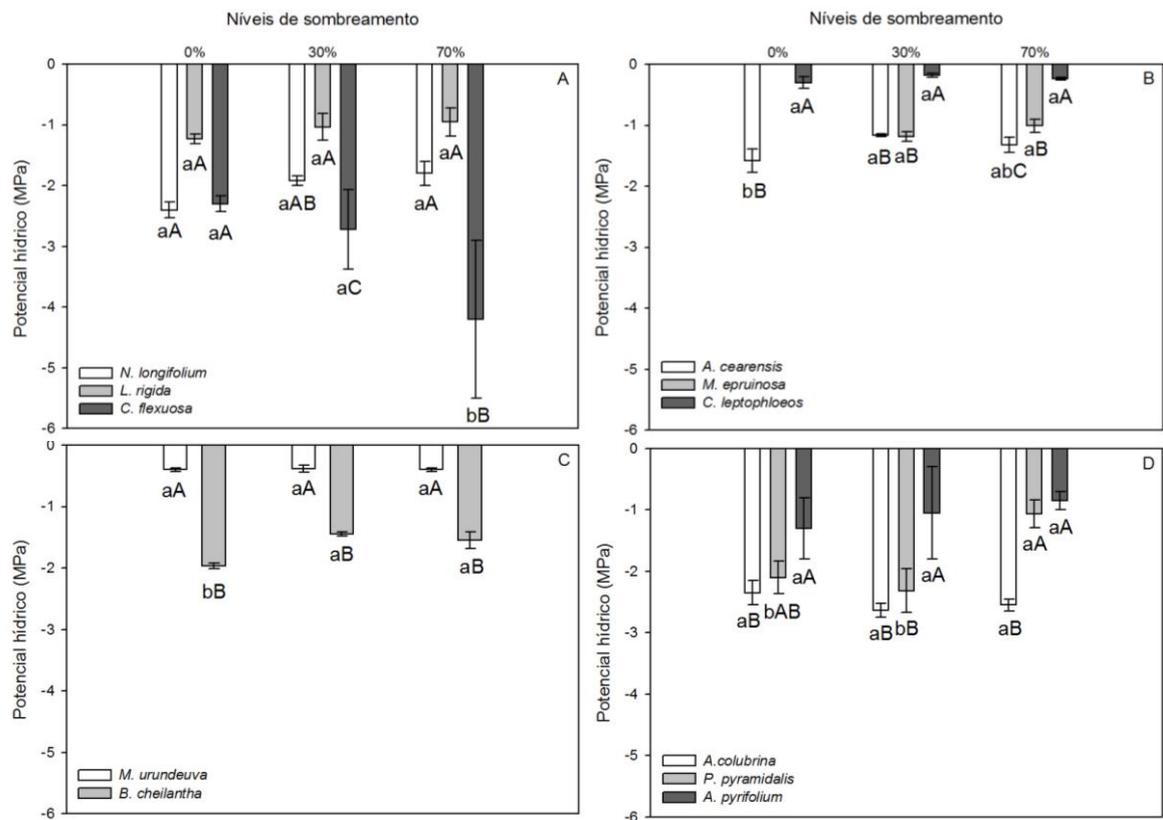
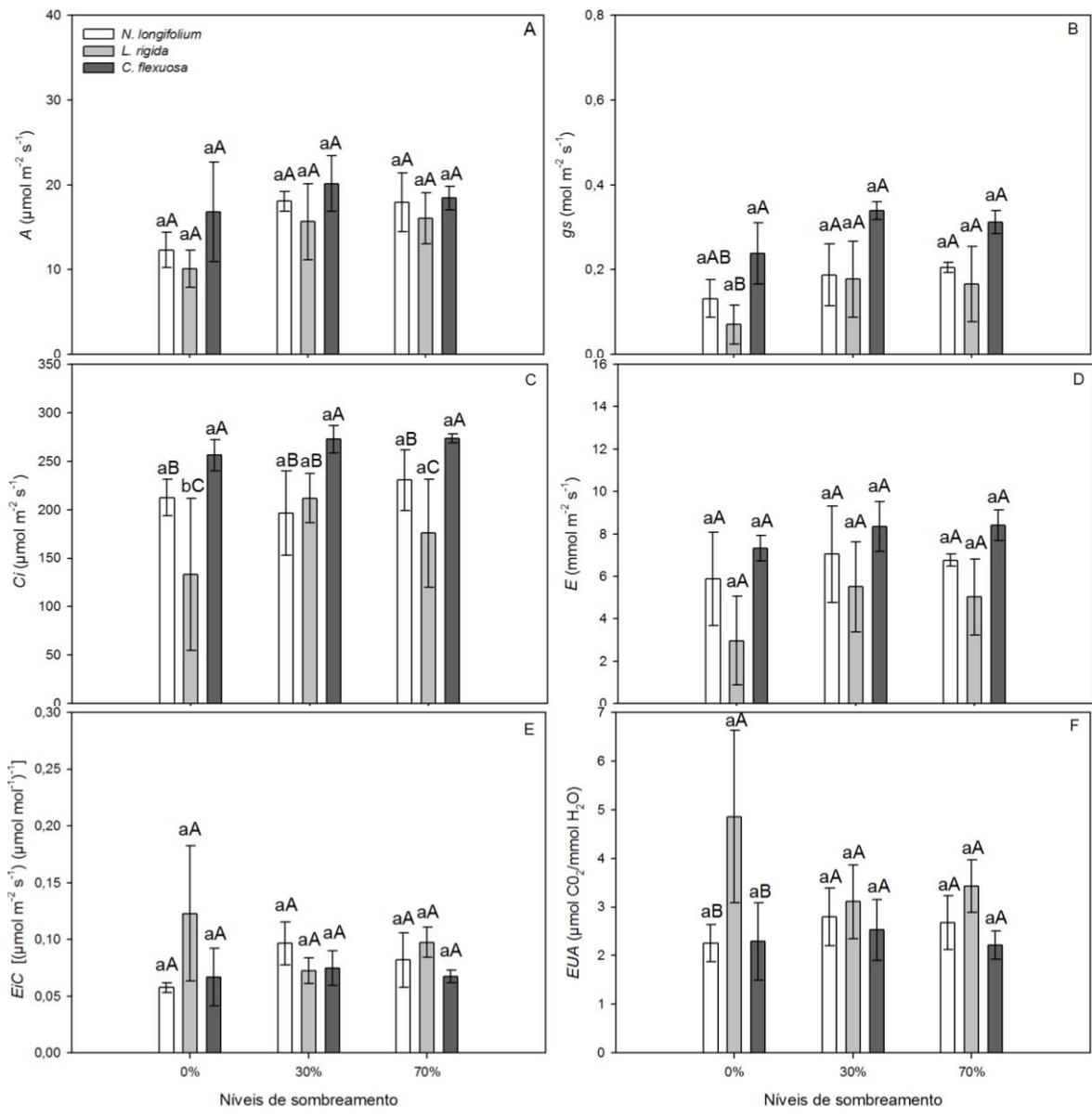


Figura 1. Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) das espécies: (A) sempre verdes, (B): decíduas de baixa densidade de madeira, (C): decíduas de alta densidade de madeira e (D): decíduas tardias de alta densidade de madeira, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).



F1

gura 2. Parâmetros de trocas gasosas das espécies sempre verdes submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a fotossíntese (A); B é a Condutância estomática (gs), C é a concentração interna de CO<sub>2</sub> (Ci), D é a transpiração (E), E é a eficiência de carboxilação instantânea (EiC) e F é a Eficiência do Uso da Água (EUA), submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).

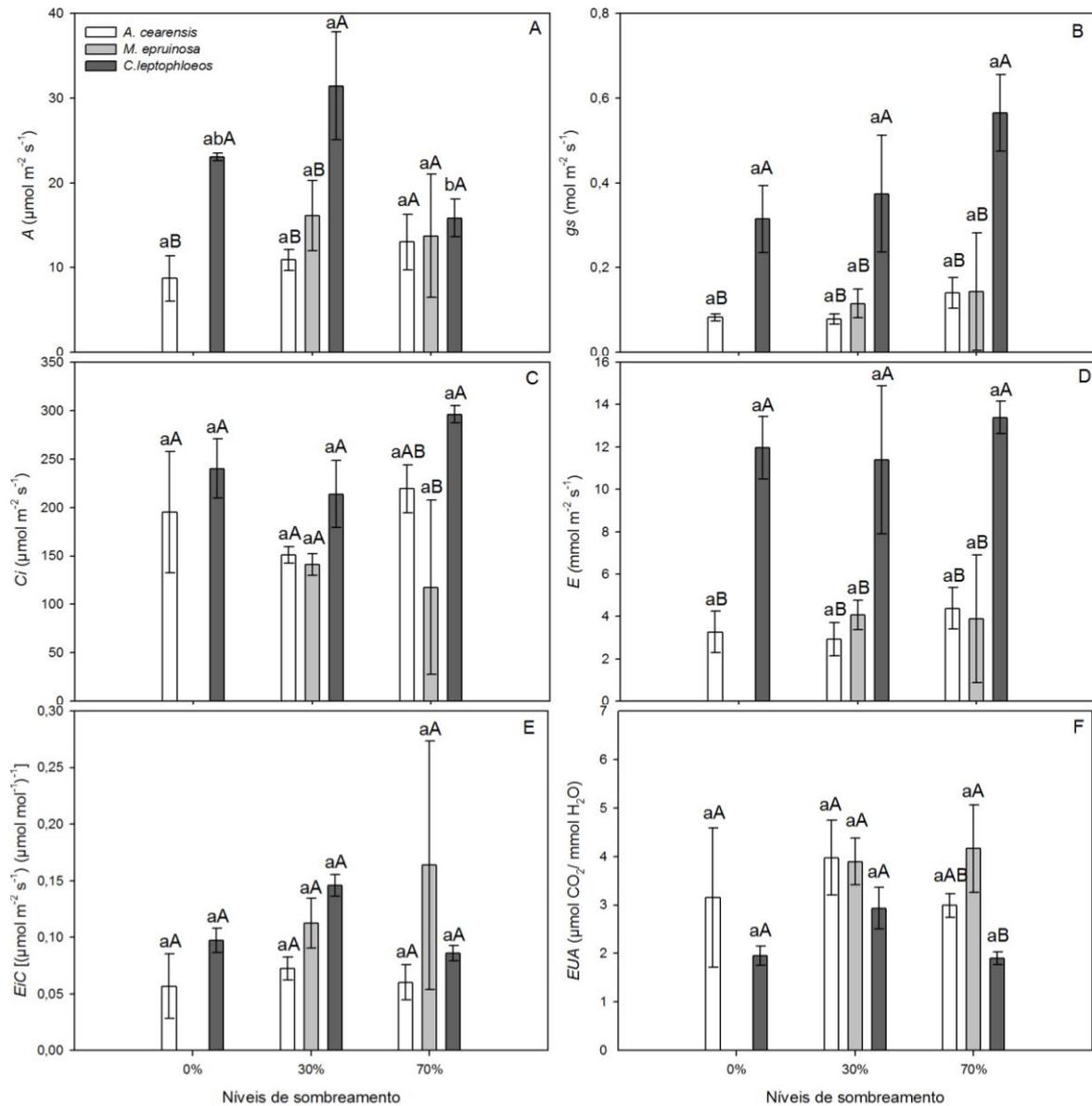


Figura 3. Parâmetros de trocas gasosas das espécies decíduas de baixa densidade de madeira. Onde A é a fotossíntese ( $E$ ); B é a Condutância estomática ( $g_s$ ), C é a concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), D é a transpiração ( $E$ ), E é a eficiência de carboxilação instantânea ( $E_iC$ ) e F é a Eficiência do Uso da Água ( $EUA$ ), submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).

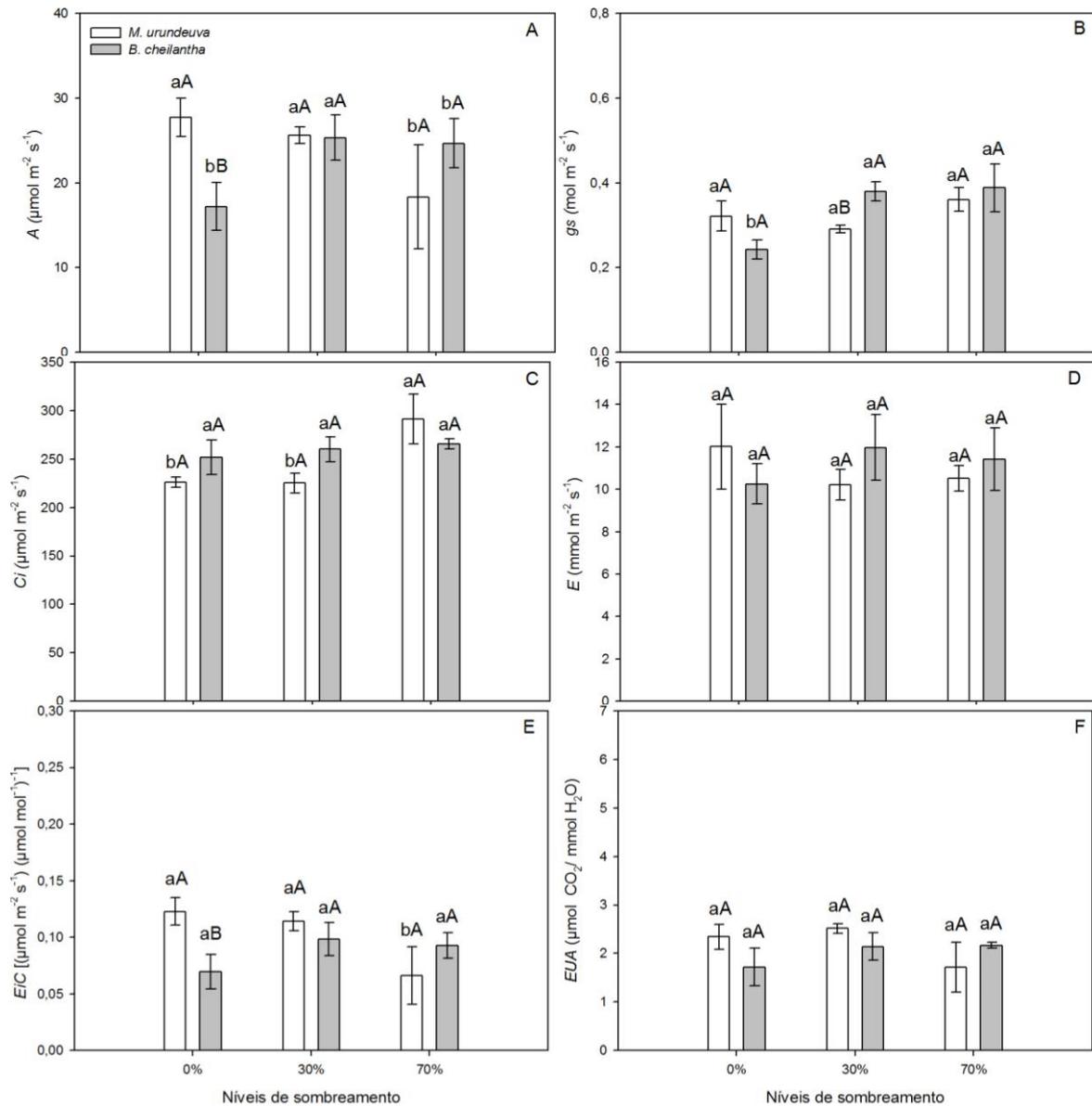


Figura 4. Parâmetros de trocas gasosas das espécies decíduas de alta densidade de madeira. Onde A é a fotossíntese ( $E$ ); B é a Condutância estomática ( $g_s$ ), C é a concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), D é a transpiração ( $E$ ), E é a eficiência de carboxilação instantânea ( $E_iC$ ) e F é a Eficiência do Uso da Água ( $EUA$ ), submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).

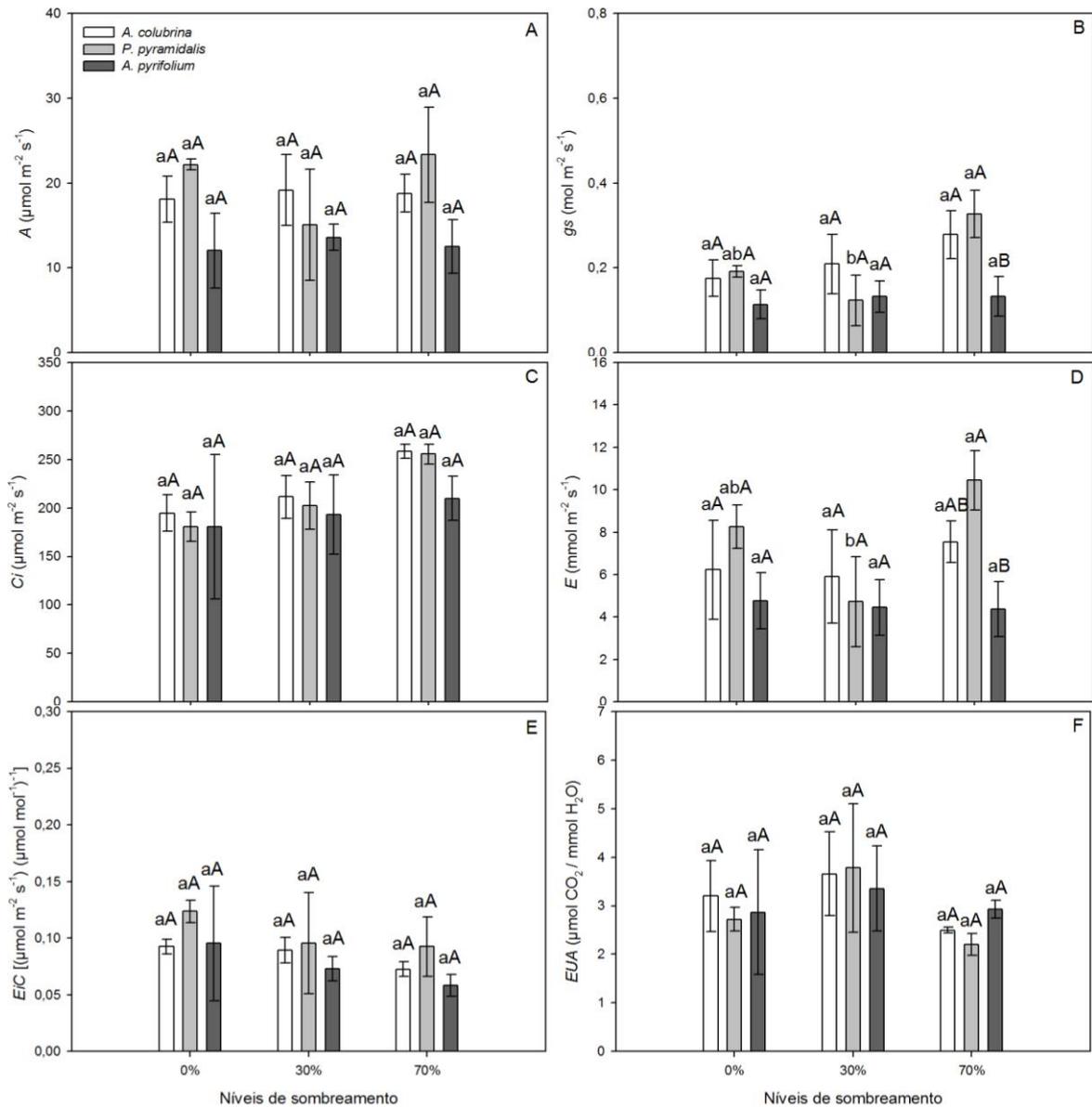


Figura 5. Parâmetros de trocas gasosas das espécies decíduas tardias de alta densidade de madeira. Onde A é a fotossíntese ( $E$ ); B é a Condutância estomática ( $g_s$ ), C é a concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), D é a transpiração ( $E$ ), E é a eficiência de carboxilação instantânea ( $E_iC$ ) e F é a Eficiência do Uso da Água ( $EUA$ ), submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).

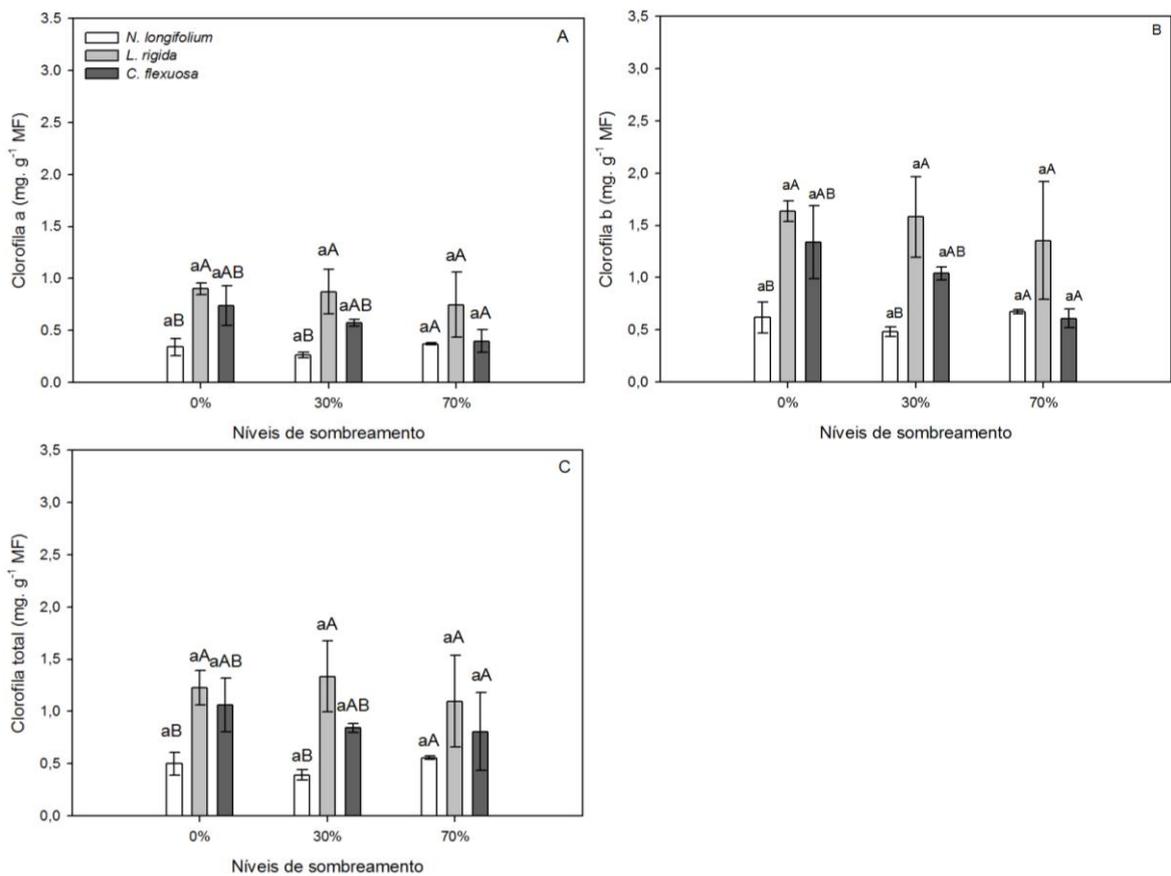


Figura 6. Teor de clorofila nas espécies sempre verdes submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a clorofila a, B é a clorofila b e C é a clorofila total, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).

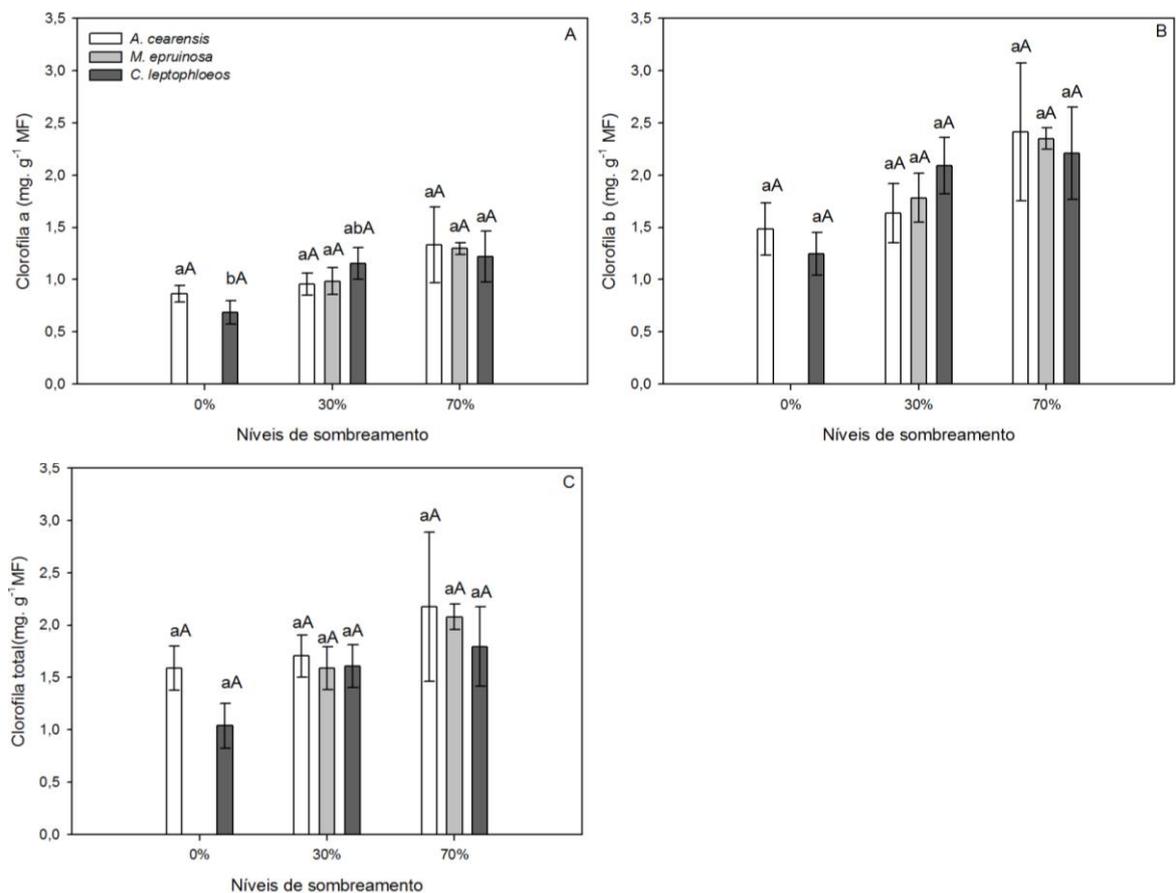


Figura 7. Teor de clorofila nas espécies de BDM submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a clorofila a, B é a clorofila b e C é a clorofila total, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).

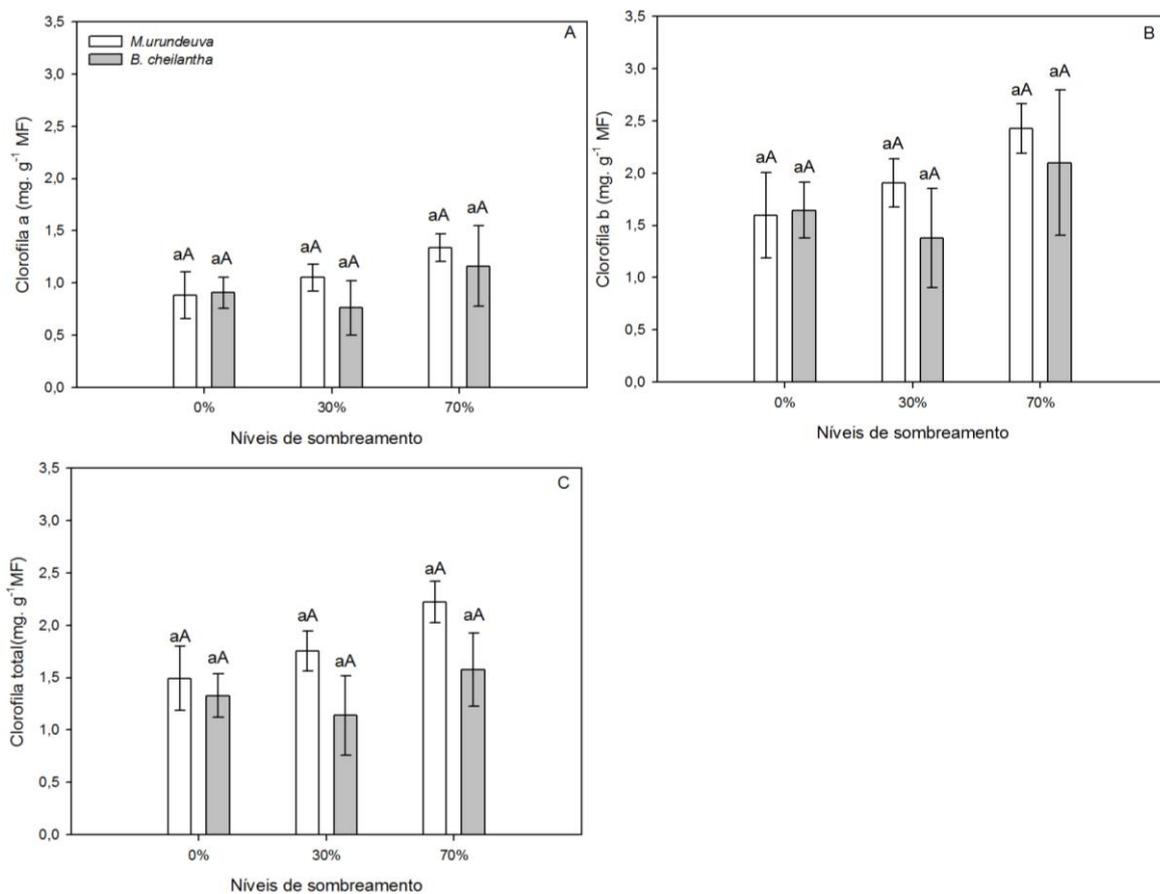


Figura 8. Teor de clorofila nas espécies de ADM submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a clorofila a, B é a clorofila b e C é a clorofila total, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).

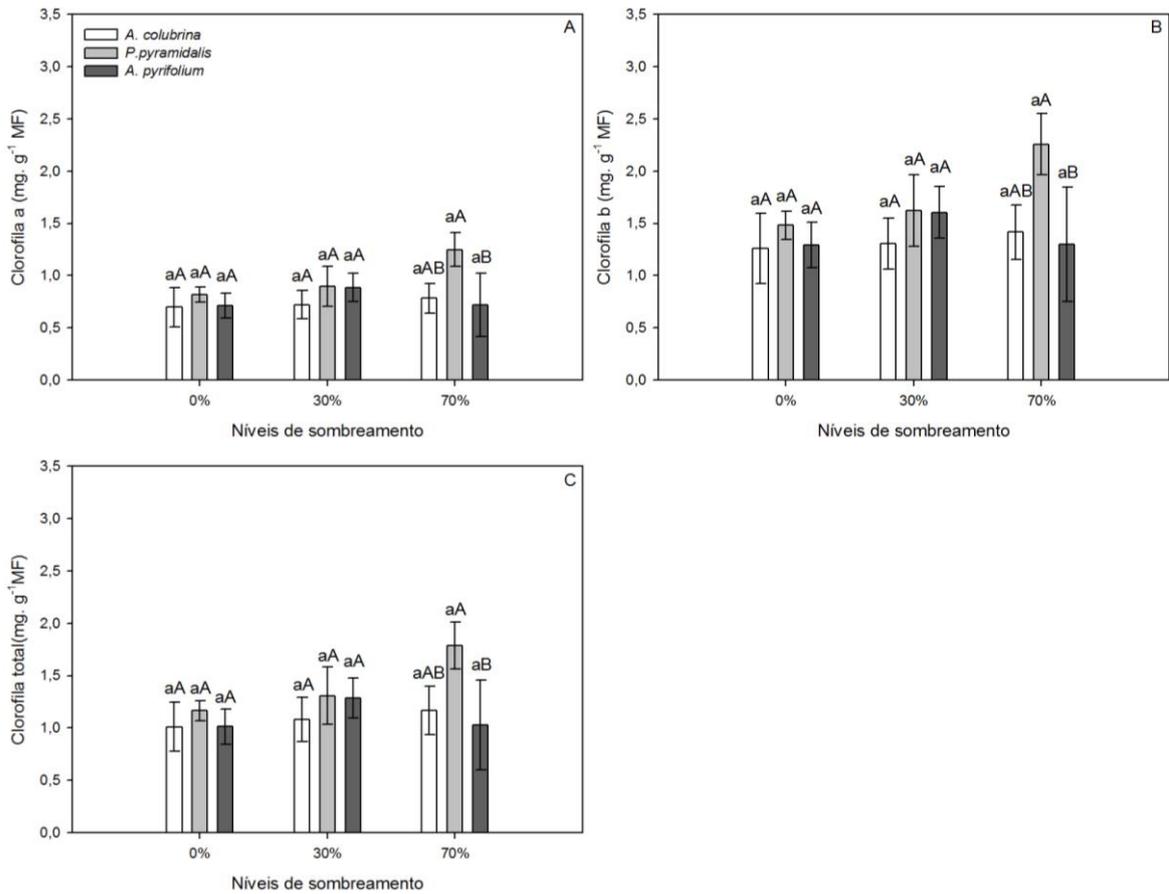


Figura 9. Teor de clorofila nas espécies tardias de ADM submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Onde A é a clorofila a, B é a clorofila b e C é a clorofila total, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).

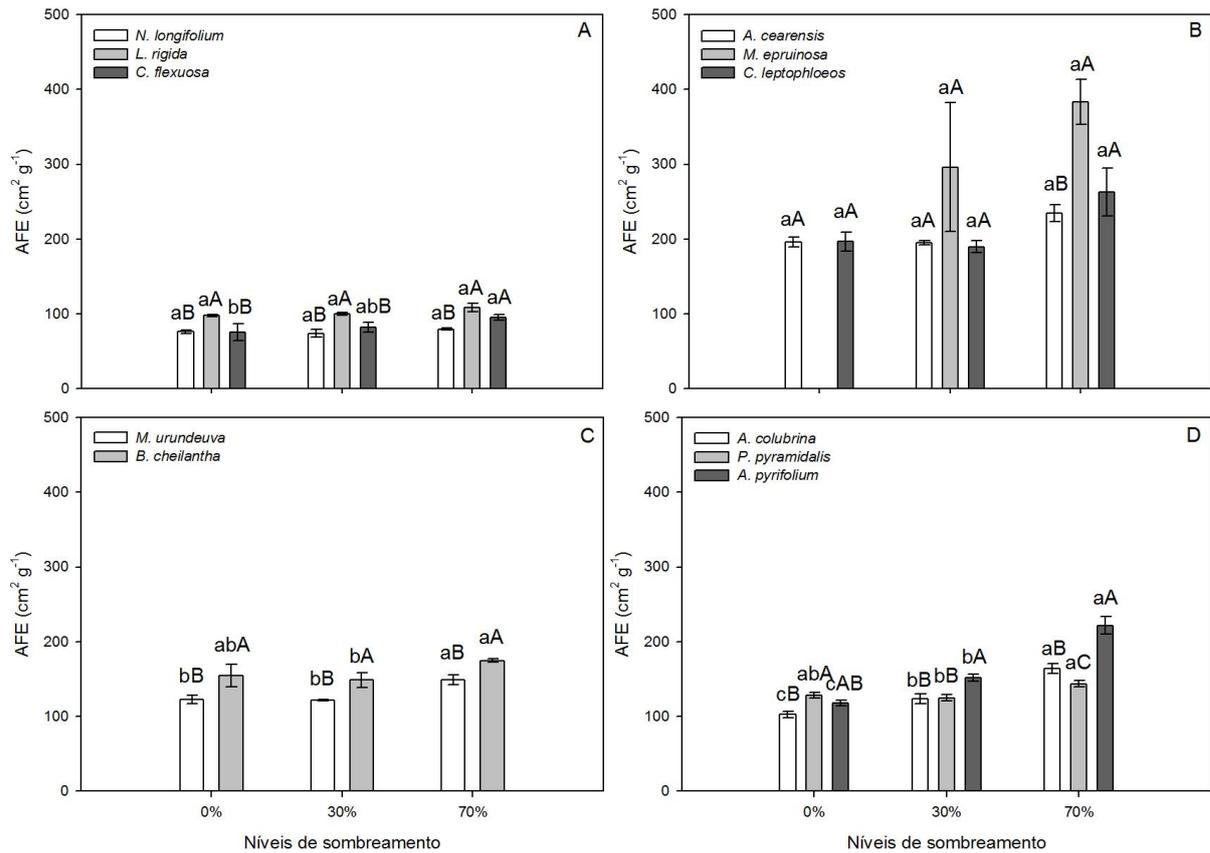


Figura 10. Área foliar específica das espécies: (A) sempre verdes, (B): decíduas de baixa densidade de madeira, (C): decíduas de alta densidade de madeira e (D): decíduas tardias de alta densidade de madeira, submetidas a três tratamentos de luminosidade, Serra Talhada, PE. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram entre os tratamentos de luz (teste de Tukey, a 5%) e médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferiram entre as espécies no tratamento (teste de Tukey, a 5%).