



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

MARAYANA PRADO PINHEIRO

EFICIÊNCIA DO USO DA LUZ E BALANÇO DE CARBONO DE PLANTAS
JOVENS DE *Cariniana legalis* (MART.) KUNTZE, LECYTHIDACEAE

ILHÉUS-BAHIA

2019

MARAYANA PRADO PINHEIRO

**EFICIÊNCIA DO USO DA LUZ E BALANÇO DE CARBONO DE PLANTAS
JOVENS DE *Cariniana legalis* (MART.) KUNTZE, LECYTHIDACEAE**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia. Orientador: Prof.º Marcelo Schramm Mielke. Co-orientadora: Prof.^a Ândrea Carla Dalmolin

ILHÉUS-BAHIA

2019

P654

Pinheiro, Marayana Prado.

Eficiência do uso da luz e balanço de carbono de plantas jovens de *Cariniana legalis* (Mant.) Kuntze, Lecythydaceae / Marayana Prado Pinheiro. – Ilhéus, BA: UESC, 2019.

79f. : il.

Orientador: Marcelo Schramm Mielke

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Inclui referências.

1. Floresta tropical. 2. Aclimação (Plantas). 3. Plantio de florestas. 4. Plantas – Efeito da radiação solar. 5. Plantas – Efeito da sombra. 6. Mata Atlântica. I. Título.

CDD 577.34

**EFICIÊNCIA DO USO DA LUZ E BALANÇO DE CARBONO DE PLANTAS
JOVENS DE *Cariniana legalis* (MART.) KUNTZE, LECYTHIDACEAE**

MARAYANA PRADO PINHEIRO

Comissão examinadora

DR. MARCELO SCHRAMM MIELKE
Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC (Orientador)

DR. OTÁVIO CAMARGO CAMPOE
Universidade Federal de Lavras – UFLA

DR.^a ALYNE OLIVEIRA LAVINSKY
EcoH2Orta

DR.^a LARISSA ROCHA SANTOS
Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC

DR.^a MARTIELLY SANTANA DOS SANTOS
Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC

SERRA DO JEQUITIBÁ

RAIOU A MADRUGADA
PAI SOL MANDOU ME AVISAR
QUE É DIA LINDO
NA SERRA DO JEQUITIBÁ (BIS)

AMANHECEU
PODE OLHAR
DAQUI SE VÊ
O INFINITO
ATÉ O MAR E AINDA SE VÊ
MEU CORAÇÃO QUE EXPLODE DE
EMOÇÃO
E COM RAZÃO SOMENTE QUER
SER PÁSSARO DO MUNDO
E DESLIZAR E REVOAR
NO VALE NATO
VOAR
CAIR NO MAR
RAIOU...

Música de Marcelo Ganen (1986)

AGRADECIMENTO

A Deus, por ter abençoado todos os dias da minha vida, por iluminar meu caminho e por me dar forças para seguir em frente.

À Universidade Estadual de Santa Cruz e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade pelo apoio científico e pela oportunidade acadêmica a mim proporcionada.

À Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), em especial ao campus de Itapetinga, pela liberação para cursar o doutorado, tornando possível a produção desta tese.

À Capes pelo apoio financeiro concedido para a realização deste trabalho.

Agradeço a Marcelo pela oportunidade de tê-lo como orientador na Graduação, Mestrado, Especialização e Doutorado; pelo exemplo de simplicidade, competência, dedicação e amor ao trabalho.

À Ândrea pela ajuda, disponibilidade, aprendizado e amizade.

À Ana Schiling pelos ensinamentos transmitidos e pela contribuição estatística na análise e interpretação de dados.

À Sr. Delino pelo modo amigo, paciente, prestativo e eficiente com que sempre me atendeu. Obrigada por me receber no viveiro sempre com um sorriso.

Ao pessoal do viveiro do Instituto Floresta Viva pelo convívio durante o Estágio em Gestão, em especial a Rui, Célio e Nilson pela colaboração, disponibilidade e aprendizado constantes.

Aos professores do curso por contribuírem com minha formação acadêmica.

A Karine, Marúcia, Luciana, Julyanna, Thomas, Bruna e Catriane pela colaboração na coleta dos dados, pela convivência e auxílio frequente.

Às amigas Aluane, Geane, Bia e Gabi pelas conversas, solidariedade, preocupação e carinho compartilhados.

À querida amiga Geane pelo companheirismo, amizade e experiências compartilhadas. Obrigada pelo afeto sempre presente e pelas cúmplices conversas.

À Igor pelo auxílio com a análise das fotografias hemisféricas.

Aos meus pais Ademir e Dolores pelo amor, apoio e dedicação que vocês sempre tiveram por mim. Por me ensinarem a agir com respeito, honestidade, dignidade e amor ao próximo. Agradeço pela paciência e compreensão, principalmente, nos momentos mais difíceis ao longo desta jornada.

Aos meus irmãos Lorena e Moriano pela amizade, carinho e companheirismo de sempre. Por torcerem pelas minhas conquistas e pelo incentivo incondicional.

Ao jequitibá-rosa que, com sua existência, possibilitou a realização desta tese. Agradeço pela inspiração e pelo uso de suas raízes, caules e folhas.

A todos que oraram por mim, em especial aos meus irmãos em Cristo, meu afeto e minha sincera gratidão.

Às demais pessoas que contribuíram direta ou indiretamente na elaboração deste trabalho ou participaram da minha vida, e que, por acaso, eu tenha me esquecido de agradecer.

OBRIGADA.

RESUMO

Florestas tropicais são particularmente vulneráveis ao desmatamento e ao corte seletivo, tendo como consequência sua substituição por terras agricultáveis, pastagens e florestas em diferentes estágios de regeneração. Uma estratégia para aumentar a diversidade e melhorar a estrutura e função dessas florestas é a utilização de espécies arbóreas nativas em plantios de enriquecimento. Na floresta atlântica brasileira, *Cariniana legalis* destaca-se como uma das maiores e mais longevas espécies arbóreas nativas, cuja utilização nesses plantios depende de conhecimentos ecofisiológicos mais aprofundados acerca de sua tolerância a variações em fatores ambientais abióticos e bióticos. Nesse contexto, esse estudo teve por objetivo determinar o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira de plantas jovens de *C. legalis* sob condições de sombreamento artificial e natural. Além disso, analisamos os efeitos da redução da área foliar nas respostas de crescimento e alocação de biomassa à disponibilidade de luz. No primeiro capítulo, avaliamos as respostas de crescimento e de aclimação fotossintética de plantas jovens dessa espécie, sob ampla faixa de disponibilidade de luz, com enfoque no sub-bosque. Utilizamos o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira como medida da eficiência do uso da luz sob baixa disponibilidade desse recurso. A partir dos resultados obtidos, o segundo capítulo teve por objetivo analisar o crescimento e o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira de plantas jovens de *C. legalis* pré-aclimatadas a diferentes disponibilidades de luz após transferência para uma área de floresta. Também verificamos se as plantas estavam sob estresse luminoso. No terceiro capítulo avaliamos o efeito da redução da de área foliar (herbivoria simulada) no crescimento e na partição de biomassa de *C. legalis*, crescendo sob ampla disponibilidade de luz. Os resultados mostraram que plantas jovens de *C. legalis* foram capazes de compensar a limitação na fotossíntese, com a diminuição na disponibilidade de luz, apresentando ajustes tanto a nível foliar quanto a nível de planta inteira. Esses ajustes determinaram um baixo valor do ponto de compensação de luz em escala de planta inteira, confirmando sua tolerância à sombra. A prévia aclimação a diferentes disponibilidades de luz influenciou nas respostas de crescimento após transferência para a área de floresta. Os melhores ajustes nas variáveis de crescimento foram apresentados pelas plantas aclimatadas a condições de luz próximas às de aclimação no viveiro. A inclusão da herbivoria simulada alterou a partição de

biomassa entre folhas e raízes. Com a diminuição na disponibilidade de luz, as plantas apresentaram menor capacidade em reagir à perda de área foliar, como evidenciado pelo menor investimento de biomassa nas folhas. Por outro lado, o maior investimento na biomassa foliar foi fundamental para compensar a perda de área fotossintetizante nos ambientes com maior disponibilidade de luz. A compreensão das respostas de plantas jovens de *C. legalis* a fatores ambientais, como a diminuição na disponibilidade de luz e a perda de área foliar, forneceram subsídios para o entendimento da rara ocorrência de plântulas e indivíduos na sombra densa, e registros de indivíduos jovens sob pequenas clareiras. Assim, os resultados nos permitem incluir *C. legalis* no grupo das espécies parcialmente tolerantes à sombra, e indicá-la para uso em plantios de enriquecimento sob dossel fechado e em clareiras pequenas e médias.

Palavras-chave: aclimação, floresta atlântica, jequitibá-rosa, ponto de compensação de luz em escala de planta inteira.

ABSTRACT

Tropical forests are particularly vulnerable to deforestation and selective logging, resulting in their replacement by arable land, pastures and forests in different stages of regeneration. One strategy to increase diversity and improve the structure and function of these forests is the use of native tree species in enrichment plantations. In the Brazilian Atlantic Forest, *Cariniana legalis* stands out as one of the largest and longest native tree species, whose use in these plantations depends on more detailed ecophysiological knowledge about its tolerance to variations in abiotic and biotic environmental factors. In this context, this study aimed to determine the point of light compensation in whole plant scale of young plants of *C. legalis* under conditions of artificial and natural shading. In addition, we analyzed the effects of leaf area reduction on growth responses and biomass allocation to light availability. In the first chapter, we evaluated the responses of photosynthetic growth and acclimatization of young plants of this species, under a wide range of light availability, with focus on the understory. We use the whole-plant light compensation point as a measure of the efficiency of light use under low availability of this feature. From the results obtained, the second chapter aimed to analyze the growth and the whole-plant light compensation point of young plants of *C. legalis* preacclimated to different light availabilities after transfer to a forest area. We also checked if the plants were under light stress. In the third chapter, we evaluated the effect of leaf area reduction (simulated herbivory) on growth and biomass partition of *C. legalis*, growing under wide availability of light. The results showed that young plants of *C. legalis* were able to compensate the limitation in the photosynthesis, with the reduction in the light availability, presenting adjustments at both the leaf and whole plant levels. These adjustments determined a low value of the whole-plant light compensation point on an entire plant scale, confirming its shadow tolerance. The previous acclimatization to different light availability influenced the growth responses after transfer to the forest area. The best adjustments in the growth variables were presented by plants acclimatized to light conditions close to acclimation in the nursery. The inclusion of simulated herbivory altered the biomass partition between leaves and roots. With the decrease in light availability, the plants showed less capacity to react to leaf area loss, as evidenced by the lower biomass investment in the leaves. On the other hand, the greater investment in foliar biomass was fundamental to compensate for the

loss of photosynthetic area in the environments with greater light availability. The understanding of young plants' responses of *C. legalis* to environmental factors, such as the decrease in light availability and loss of leaf area, provided support for the understanding of the rare occurrence of seedlings and individuals in dense shade and records of young individuals under small clearings. Thus, the results allow us to include *C. legalis* in the group of partially shade-tolerant species, and to indicate it for use in closed canopy enrichment plantings and in small and medium clearings.

Key words: acclimatization, Atlantic forest, jequitibá-rosa, whole-plant light compensation point.

.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
REFERÊNCIAS.....	7
CAPÍTULO1.....	12
Crescimento e fotossíntese de plantas jovens de <i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae), sob ampla faixa de disponibilidade de luz.....	12
Resumo.....	12
Introdução.....	13
Material e Métodos.....	16
Tratamentos e delineamento.....	16
Condições microclimáticas.....	16
Curvas de resposta à luz (A/PAR).....	17
Fluorescência da clorofila.....	18
Reflectância foliar.....	18
Crescimento e alocação de biomassa.....	19
Ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP).....	20
Análise estatística.....	20
Resultados.....	20
Discussão.....	27
Conclusões.....	29
Referências.....	31

CAPÍTULO 2.....	37
A aclimação no viveiro é importante para o crescimento de plantas jovens de <i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae) em área de reflorestamento.....	37
Resumo.....	37
Introdução.....	38
Material e Métodos.....	40
Condições de pré-aclimação.....	40
Seleção dos ambientes e instalação do experimento na floresta.....	41
Fluorescência da clorofila.....	42
Crescimento.....	43
Ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP).....	43
Análise estatística.....	43
Resultados.....	44
Discussão.....	50
Conclusões.....	52
Referências.....	53
CAPÍTULO 3.....	57
A herbivoria simulada afeta as respostas de plantas jovens de <i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae) à variação na disponibilidade de luz.....	57
Resumo.....	57
Introdução.....	58
Material e Métodos.....	61
Local de estudo, material vegetal e delineamento.....	61

Herbivoria simulada.....	62
Crescimento e partição de biomassa.....	63
Ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP).....	63
Análise estatística.....	64
Resultados.....	64
Discussão.....	70
Conclusões.....	72
Referências.....	74
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	78

INTRODUÇÃO GERAL

A preocupação com a conservação das florestas tropicais vem ocupando cada vez mais espaço no cenário atual de crise ambiental. Essas florestas formam um complexo sistema ecológico caracterizado por uma extraordinária biodiversidade (Myers et al 2000; Thomas e Baltzer 2002; Lüttge 2008). Porém, sua restrita distribuição, cobrindo apenas 12 % da superfície terrestre, faz com que sejam particularmente vulneráveis ao desmatamento e à substituição por terras agricultáveis, pastagens e florestas em diferentes estágios de regeneração, contribuindo para a extinção de muitas espécies (Wright et al. 2003).

Dentre as espécies arbóreas nativas de maior porte e mais longevas da floresta atlântica brasileira, encontram-se os jequitibás (*Cariniana* spp, Lecythidaceae). Conhecida como jequitibá-rosa, em função da coloração avermelhada de suas folhas recém-formadas, *C. legalis* (Mart.) Kuntze pode atingir de 30 a 50 metros de altura e ultrapassar 500 anos de idade (Carvalho 1994). Essa espécie ocorre no estrato superior da floresta ombrófila densa, na formação baixo-montana e na floresta estacional semidecidual (Lorenzi 2002). Apesar de ser classificada como tolerante à sombra (Ribeiro et al. 2005; Favaretto et al. 2011), Sanches et al. (2010) observaram a ocorrência de indivíduos jovens crescendo sob pequenas clareiras em área de floresta estacional semidecidual. Sua tolerância à sombra, aliada ao seu papel ecológico na manutenção da flora e fauna associadas (Reis e Fontoura 2009), bem como o seu potencial madeireiro (Carvalho 1994; Amorim et al. 2005; Rolim et al. 2018), fazem com que essa espécie seja considerada promissora para uso em plantios de enriquecimento (Piotto et al. 2018).

Por meio da reintrodução de espécies nativas, plantios de enriquecimento visam aumentar a diversidade, além de melhorar a estrutura e função de florestas que sofreram algum grau de perturbação, e que precisam aumentar seu valor tanto do ponto de vista ecológico, quanto econômico (Rappaport e Montagnini 2014; Piotto et al. 2018). Porém, o sucesso desses plantios depende de conhecimentos ecofisiológicos e silviculturais

relacionados ao manejo adequado das espécies (Campoe et al. 2014; Piotto et al. 2018), em especial em relação à capacidade de tolerar variações na disponibilidade de radiação luminosa (Santos et al. 2012; Dos Anjos et al. 2015).

A radiação luminosa é a variável que exerce maior influência no estabelecimento e crescimento das plantas no sub-bosque de florestas tropicais úmidas (Chazdon e Fetcher 1984; Poorter 1999; Lüttge 2008; Valladares e Niinemets 2008). Várias classificações têm sido propostas para as espécies arbóreas com base nos conhecimentos acerca de suas características funcionais, relacionadas ao crescimento e à reprodução, ou aquelas provenientes de inventários florísticos (presença/ausência) (Budowski 1965; Bazzaz e Pickett 1980; Denslow 1980; Swaine e Whitmore 1988). De acordo com essas classificações, as pioneiras ou plantas de sol (intolerantes à sombra) colonizam clareiras e locais abertos, com maior disponibilidade de radiação luminosa. Por outro lado, as sucessionais tardias ou tolerantes à sombra, podem germinar, crescer e sobreviver no sub-bosque, apesar da baixa disponibilidade de radiação luminosa. Entretanto, na realidade, poucas são as espécies extremamente exigentes em luz ou extremamente tolerantes à sombra (Poorter 1999; Rozendaal et al. 2006; Dos Anjos et al. 2015). Por germinar na sombra e devido ao seu hábito emergente, *C. legalis* experimenta grandes mudanças na disponibilidade de luz ao longo de seu desenvolvimento (Sanches et al. 2010).

A cobertura do dossel florestal altera o microclima do sub-bosque (Bazzaz e Pickett 1980; Nicotra et al. 1999; Chazdon e Montgomery 2002; Beckage e Clark 2003; Lüttge 2008). Além disso, como essa cobertura não é contínua, esse ambiente apresenta-se com grande variabilidade na disponibilidade de radiação luminosa, devido à dinâmica de abertura e fechamento de clareiras (Chazdon e Montgomery 2002; Hogan e Machado 2002). Sob baixa disponibilidade desse recurso, o processo fotossintético é limitado; e, sob clareiras, o excesso de radiação pode causar danos ao maquinário fotossintético, levando à fotoinibição da fotossíntese (Lüttge 2008). Em resposta a essa variabilidade, as plantas apresentam ajustes relacionados a mudanças no balanço de carbono (BC) a nível foliar e de planta inteira (Givnish 1988; Valladares e Niinemets 2008). Em escala de folhas, o BC é dependente dos processos de assimilação do carbono (fotossíntese) e da sua perda (respiração celular). Em escala de planta inteira, o BC está relacionado com capacidade de assimilação do carbono pelas folhas e com a eficiência na alocação de biomassa e a respiração das diferentes partes da planta.

Originalmente proposto por Monteith (1977), o conceito de eficiência do uso da luz (LUE) descreve a relação entre a radiação solar interceptada e a biomassa acumulada pela vegetação por um determinado período de tempo. Ou seja, a LUE está relacionada com a eficiência da conversão da luz em carbono fixado pela vegetação. Este conceito tem sido adotado em estudos de sensoriamento remoto e no fluxo de carbono nas comunidades. Análises dos mecanismos/estratégias apresentados pelas espécies arbóreas em relação à variação na disponibilidade de radiação luminosa, no início de seu desenvolvimento, além de permitirem uma avaliação mais precisa do seu status sucessional (Mengarda et al. 2009; Dos Anjos et al. 2015) e da eficiência do uso da luz, fornecem informações acerca do seu potencial para utilização em projetos de enriquecimento florestal (Poorter 1999; Souza e Válio 2003; Cai et al. 2005; Rozendaal et al. 2006; Kelly et al. 2009; Coste et al. 2010; Kuptz et al. 2010; Coste et al. 2011; Santos et al. 2012; Dos Anjos et al. 2015). No entanto, a maioria das publicações sobre os efeitos da disponibilidade de radiação luminosa no BC está focada no estresse causado pelo excesso de luz, e não pela escassez desse recurso, como nesse estudo.

A tolerância à sombra é um conceito espécie-específico que se refere à capacidade de uma determinada planta em tolerar baixos níveis de radiação luminosa (Valladares e Niinemets 2008). Essa redução limita o processo fotossintético (Hogan e Machado 2002; Lüttge 2008), que por sua vez, limita o BC. Dessa forma, o nível de aclimatação de uma determinada espécie a condições de sombreamento está relacionado com sua capacidade em manter um BC positivo (Givnish 1988; Valladares e Niinemets 2008). Duas hipóteses concorrentes, porém não excludentes, buscam debater as principais características e estratégias apresentadas pelas espécies adaptadas às condições de sombra (Valladares e Niinemets 2008). A hipótese do ganho líquido de carbono (Givnish 1988) sugere que toda característica que maximize a captura e a eficiência do uso da luz deve estar presente nas espécies tolerantes à sombra. Assim, espécies de sombra apresentariam maiores investimentos de biomassa em tecidos para a captura de luz (maior conteúdo de clorofilas, maior área foliar e folhas finas com menor massa seca por unidade de área), além da diminuição do metabolismo por meio de menores taxas respiratórias e baixo ponto de compensação de luz, que resultariam na manutenção de taxas de crescimento positivas em condições de sombra densa (Givnish 1988; Poorter 1999; Valladares e Niinemets 2008).

Por outro lado, a hipótese de tolerância ao estresse (Kitajima 1994) sugere que a sobrevivência na sombra estaria relacionada com a resistência a estresses abióticos e

bióticos. Aliada a essa hipótese, a hipótese de armazenamento sugere que manutenção de um BC positivo seria obtida utilizando-se as reservas armazenadas nos cotilédones, uma vez que essas espécies, em sua maioria, possuem sementes grandes (Osunkoya et al. 1994; Poorter 2009; Valladares e Niinemets 2008). Dessa forma, essas reservas favoreceriam sua persistência em ambientes sombreados, maximizando sua resistência a estresses, como a herbivoria e danos causados por patógenos (Kitajima 1994).

Como a tolerância à sombra está relacionada com a manutenção de um BC positivo, sua avaliação pode servir como indicativo da capacidade de regeneração das espécies no sub-bosque florestal. A nível foliar, os efeitos da disponibilidade de radiação luminosa podem ser verificados por meio de análises de curvas de saturação de radiação luminosa (Lobo et al. 2013) geradas a partir de dados fornecidos por medidores portáteis de fotossíntese. A nível de planta inteira, a análise do BC pode ser realizada utilizando a taxa de crescimento relativo (RGR), que corresponde ao incremento em biomassa a partir da biomassa inicial (Hunt 2003). Como reflexo de ajustes da taxa assimilatória líquida (NAR) e da razão de área foliar (LAR), a RGR demonstra relações entre características fisiológicas relacionadas com a capacidade fotossintética, e características morfológicas, indicativas do quão eficiente as folhas interceptam a luz (Poorter 1999). Dessa forma, avaliações das variações ocorridas em RGR, NAR e LAR ao longo de amplos gradientes de disponibilidade de radiação luminosa podem servir como indicativos da eficiência do uso da luz de uma determinada espécie vegetal.

A fração da radiação solar utilizada pelas plantas no processo fotossintético, denominada radiação fotossinteticamente ativa (PAR), corresponde à faixa do espectro da radiação luminosa, ou luz. Esta pode ser avaliada diretamente utilizando-se sensores quânticos, tanto em condições controladas (Costa 2017; Fagundes 2018) como no sub-bosque (Chazdon 1988; Santos et al. 2012). Em ambientes florestais, a radiação luminosa que chega ao sub-bosque, e é disponível para a fotossíntese, pode ser estimada pela análise de fotografias hemisféricas, que também fornecem estimativas da porcentagem de abertura do dossel (Trichon et al. 1998). O ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP) é uma metodologia utilizada para prever o mínimo de PAR utilizado pelas plantas no processo fotossintético, para que ocorra um BC positivo (Baltzer e Thomas 2007a). Como medida da tolerância à sombra de plantas crescendo no sub-bosque, o WPLCP é avaliado como o intercepto da relação entre a RGR e a PAR, podendo ser considerado como uma medida de eficiência do uso da luz, sob baixa disponibilidade desse recurso. Embora seja de fácil utilização, o WPLCP tem

sido pouco utilizado em estudos de tolerância à sombra. Provavelmente, isso se deve ao fato de que, para o seu cálculo, é necessário que as plantas estejam aclimatadas a uma ampla faixa de PAR (Baltzer e Thomas, 2007a; Lusk e Jorgensen, 2013).

As plantas estão submetidas a múltiplos estresses, que ocorrem simultaneamente, no seu ambiente de desenvolvimento, e as respostas a esses estresses contribuem para a otimização do BC. Uma vez que a tolerância à herbivoria é menor em ambientes sombreados (Blundell e Peart 2001), sua inclusão pode restringir as respostas das plantas à menor disponibilidade de PAR (Salgado-Luarte e Gianoli 2011) e, conseqüentemente, aumentar o WPLCP. Como a diminuição na disponibilidade de radiação luminosa e os danos causados pela herbivoria podem limitar o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Valladares et al. 2016; Salgado-Luarte 2011; Salgado-Luarte 2017), tem-se sugerido que a sobrevivência no sub-bosque dependeria de estratégias que aumentem a recuperação dos danos foliares (Blundell e Peart 2001).

Por contribuírem com informações relacionadas com a capacidade de tolerância de espécies arbóreas a fatores ambientais (abióticos e bióticos), que afetam seu estabelecimento e crescimento, estudos ecofisiológicos fornecem informações úteis acerca do potencial das mesmas para uso em plantios de enriquecimento. Considerando a importância ecológica e econômica de *C. legalis*, e o seu potencial para uso nesses plantios, esse estudo teve por objetivo determinar o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira de plantas jovens dessa espécie sob condições de sombreamento artificial e natural. Além disso, analisamos os efeitos da redução da área foliar nas respostas de crescimento e alocação de biomassa à variação na disponibilidade de luz.

Essa tese está dividida em três capítulos. No Capítulo 1, aclimatamos plantas jovens de *C. legalis* a uma ampla faixa de disponibilidade de luz em condições controladas (viveiro), com enfoque no sub-bosque, visando contribuir com informações acerca da sua capacidade de aclimação às condições de luz no sub-bosque, visando subsidiar sua utilização em plantios de enriquecimento. Avaliamos respostas de crescimento e da aclimação fotossintética, utilizando o WPLCP como medida da eficiência do uso da luz sob baixa disponibilidade desse recurso. Foram analisadas variáveis obtidas a partir de curvas de resposta à luz, fluorescência da clorofila, reflectância foliar, alocação de biomassa e crescimento em função da variação na disponibilidade de radiação luminosa. A partir desses resultados, buscamos avaliar os efeitos da prévia aclimação a diferentes disponibilidades de luz no WPLCP e no crescimento inicial dessas plantas após transferência para floresta secundária (Capítulo

2). Nossa hipótese foi de que a capacidade de aclimação e o WPLCP, após a transferência, seriam dependentes da prévia aclimação à disponibilidade da luz durante a fase de crescimento no viveiro. Considerando que a disponibilidade de luz e a herbivoria estão entre os principais fatores envolvidos no crescimento inicial e na sobrevivência das plantas no sub-bosque de florestas tropicais úmidas, no Capítulo 3 analisamos os efeitos da perda de área foliar (herbivoria simulada) no crescimento e na partição de biomassa de plantas jovens de *C. legalis* crescendo sob uma ampla disponibilidade de luz. Nós testamos a hipótese de que a diminuição da área foliar, pela aplicação da herbivoria simulada, modificará as respostas de *C. legalis* em relação à disponibilidade de luz, aumentando os requerimentos quanto a esse recurso e, conseqüentemente, aumentando o WPLCP.

REFERÊNCIAS

- Amorim, A.M.; Fiaschi, P.; Jardim, J.G.; Thomas, W.W.; Clifton, B.C.; Carvalho, A.M.V. 2005 The vascular plants of a forest fragment in Southern Bahia, Brazil. *SIDA* 21(3): 1727-1752.
- Baltzer, J.L.; Thomas, S.C. 2007a Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology* 95: 1208-1221.
- Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1980 Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Beckage, B.; Clark, J.S. 2003 Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84(7): 1849-1861.
- Blundell, A.G.; Peart, D.R. 2001 Growth strategies of a shade-tolerant tropical tree: the interactive effects of canopy gaps and simulated herbivory. *Journal of Ecology* 89: 608-615.
- Budowski, G.N. 1965 Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. *Turrialba* 15(1): 40-2.
- Cai, Z-Q.; Rijkers, T.; Bongers, F. 2005 Photosynthetic acclimation to light changes in tropical monsoon forest woody species differing in adult stature. *Tree Physiology* 25: 1023-1031.
- Campoe, O.C.; Iannelli, C.; Stape, J.L.; Cooke, R.L.; Mendes, J.T.C.; Vivian, R. 2014 Atlantic forest tree species responses to silvicultural practices in a degraded pasture restoration plantation: From leaf physiology to survival and initial growth. *Forest Ecology and Management* 313: 233-242.
- Carvalho, P.E.R. 1994 Espécies florestais Brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Brasília, DF: Embrapa Produção de Informação.
- Chazdon, R.L.; Fetcher, N. 1984 Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 72(2): 553-564.
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to understorey plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.
- Chazdon, R.L.; Montgomery, R.A. La adquisición de carbono em las plantas. In: Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ), 2002.

- Costa, G.S. 2017 Pigmentos foliares, fotossíntese e crescimento de plantas jovens de *Cariniana* spp (Lecythidaceae) em função da disponibilidade de radiação luminosa. Dissertação – Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) – Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.
- Coste, S.; Baraloto, C.; Leroy, C.; Marcon, E.; Renaud, A.; Richerdson, A.D.; Roggy, J.C.; Schimann, H.; Uddling, J.; Hérault, B. 2010 Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science*, 67: 607-607.
- Coste, S.; Roggy, J-C.; Schimann, H.; Epron, D.; Dreyer, E. 2011 A cost-benefit analysis of acclimation to low irradiance in tropical rainforest tree seedlings: leaf life span and payback time for leaf deployment. *Journal of Experimental Botany* 62(11): 3941-3955.
- Denslow, J.S. 1980 Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12: (suppl.) 47-55.
- Dos Anjos, L.; Oliva, M.A.; Kuki, K.N.; Mielke, M.S.; Ventrella, M.C.; Galvão, M.F.; Pinto, L.R.M. 2015 Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. *Trees* 29: 247-258.
- Fagundes, M.C. 2018 Crescimento e trocas gasosas foliares de duas espécies arbóreas tropicais sob baixa disponibilidade de luz. Dissertação – Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) – Programa de Pós-graduação em Botânica.
- Favaretto, V.F.; Martinez, C.A.; Soriani, H.H.; Furriel, P.M. 2011 Differential responses of antioxidante enzymes in pioneer and late sucessional tropical tree species grown under sun and shade conditions. *Environmental and Experimental Botany* 70: 20-28.
- Givnish, T.J. 1988 Adaptation to Sun and shade: A Whole-Plant Perspective. *Australian Journal Plant Physiology* 15: 63-92.
- Hogan, K.P.; Machado, J.L. 2002 La luz solar: consecuencias biológicas y medición. In: Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ).
- Hunt, R.; Thomas, B.; Murphy, D., Murray, D. 2003 Growth analysis, individual plants. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* 2: 579-588.

- Kelly, J.; Jose, S.; Nichols, J.D.; Bristow, M. 2009 Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. *Forest Ecology and Management* 257: 287-293.
- Kitajima, K. 1994 Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kuptz, D.; Gramz, T.E.E.; Gunter, S. 2010 Light acclimation of four native tree in felling gaps within a tropical mountain rainforest. *Trees* 24: 117-127.
- Lobo, F.A.; Barros, M.P.; Dalmargro, H.J.; Dalmolin, A.C.; Pereira, W.E.; Souza, E.C.; Vourlitis, G.L.; Rodriguez Ortiz, C.E. 2013 Fitting net photosynthesis light response curves with Microsoft 1 Excel – A critical look at the models. *Photosynthetica* 51: 445-456.
- Lorenzi, H. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002. v1.
- Lusk, C.H.; Jorgensen, M.A. 2013 The whole-plant compensation point as a measure of juvenile tree light requirements. *Functional Ecology* 27: 1286-1294.
- Lüttge, U. 2008 *Physiological Ecology of Tropical Plants*. 2 ed. Springer. 458p.
- Mengarda, L.H.G.; Souza, R.L.F.; Campostrini, E.; Reis, F.O.; Vendrame, W.A.; Cuzzuol, G.R.F. 2009 Light as na indicator of ecological succession in brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.). *Braz. J. plant Physiol.* 21(1): 55-64.
- Monteith, J.L. 1977 Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 281: 277-294.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B.; Kent, J. 2000 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L.; Iriarte, S.V.B. 1999 Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80(6): 1908-1926.
- Osunkoya O. O.; Ash, J.E; Hopkins, M.S.; Graham, A.W. 1994 Influence of Seed Size and Seedling Ecological Attributes on Shade-Tolerance of Rain-Forest Tree Species in Northern Queensland. *Journal of Ecology* 82(1): 149-163.
- Piotto, D.; Rolim, S.G.; Montagnini, F.; Calmon, M. 2018 Sistemas silviculturais com espécies nativas na Mata Atlântica: Panorama, oportunidades e desafios. In: Rolim, S.G.; Piotto, D. (Eds.) *Silvicultura e Tecnologia de espécies da Mata Atlântica*. Editora Rona, Belo Horizonte, 165p.

- Poorter, L. 1999 Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- Poorter, L. 2009 Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* 181: 890-900.
- Rappaport, D.; Montagnini, F. 2014 Tree species growth under a rubber (*Hevea brasiliensis*) plantation: native restoration via enrichment planting in southern Bahia, Brazil. *New Forest* 45: 715-732.
- Reis, J.R.M.; Fontoura, T. 2009 Diversity of epiphytic bromeliads in the Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Teimoso-Jussari, BA. *Biota Neotropica* 9:73-79.
- Ribeiro, R.V.; Souza, G.M.; Oliveira, R.F.; Machado, E.C. 2005 Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica* 28 (1): 149-161.
- Rolim, S.G.; Piotto, D.; Orellana, E. 2018 Modelos de crescimento em diâmetro para 35 espécies da mata atlântica em plantios experimentais no norte do Espírito Santo. In: Rolim, S.G.; Piotto, D. (Eds.) *Silvicultura e Tecnologia de espécies da Mata Atlântica*. Editora Rona, Belo Horizonte, 165p.
- Rozendaal, D.M.A.; Hurtado, V.H.; Poorter, L. 2006 Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.
- Salgado-Luarte, C.; Gianoli, E. 2011 Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology* 25: 492-499.
- Salgado-Luarte, C.; Gianoli, E. 2017 Shade tolerance and herbivory are associated with RGR of tree species via different functional traits. *Plant Biology* 19: 413-419.
- Sanches, M.C.; Ribeiro, S.P.; Dalvi, V.C.; Da Silva, M.B.; De Souza, H.C.; Lemos-Filho, J.P. 2010 Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees* 24: 79-88.
- Santos, M.L.S.; França, S.; Gomes, F.P.; Nascimento, J.L.; Dos Anjos Silva, L.; Mielke, M.S. 2012 Low light availability affects leaf gas exchange, growth and survival

- of *Euterpe edulis* seedlings transplanted into the understory of an anthropic tropical rainforest. *Southern Forests* 74(3): 167-174.
- Souza, R.P.; Valio, I.F.M. 2003 Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasil. Bot.* 26(1): 35-47.
- Swaine, M.D.; Whitmore, T.C. 1988 On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Thomas, S.C.; Baltzer, J.L. 2002 Tropical Forests. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1-8.
- Trichon, V.; Walter, J-M.N.; Laumonier, Y. 1998 Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology*, 137: 227-244.
- Valladares, F.; Niinemets, U. 2008 Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 237-257.
- Valladares, F.; Laanisto, L.; Niinemets, U.; Zavala, M.A. 2016 Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology & Diversity* 9(30): 237-251.
- Wright, S.J.; Muller-Landau, H.C.; Condit, R.; Hubbel, S. 2003 Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84(12): 3174-3185.

CAPÍTULO 1

Crescimento e fotossíntese de plantas jovens de *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae) sob ampla faixa de disponibilidade de luz

Marayana Prado Pinheiro¹, Ândrea Carla Dalmolin², Ana Cristina Schilling³, Marcelo Schramm Mielke⁴

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA, Brasil

² Centro de Formação em Ciências e Tecnologias Agroflorestais, Universidade Federal do Sul da Bahia, Rodovia Jorge Amado km 22, Ilhéus, BA, Brasil

³ Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, Ilhéus, BA, Brasil

⁴ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, Ilhéus, BA, Brasil

Resumo

Considerando o potencial de *Cariniana legalis* para uso em plantios de enriquecimento florestal, o objetivo desse estudo foi avaliar respostas de crescimento e de aclimatação fotossintética de plantas jovens dessa espécie, sob ampla faixa de disponibilidade de luz, com enfoque no sub-bosque. Para avaliar a eficiência do uso da luz foi utilizado o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira. Variáveis a partir de curvas de resposta à luz, fluorescência da clorofila, reflectância foliar, alocação de biomassa e crescimento foram analisadas em função da variação na disponibilidade de luz (0,55 a 17,5 mol fótons m⁻² dia⁻¹) por meio de análise de regressão. Com a diminuição na disponibilidade de luz, *C. legalis* apresentou ajustes típicos de espécies tolerantes à sombra: diminuição nos custos metabólicos por meio da diminuição da taxa de respiração no escuro e do ponto de compensação de luz, maior alocação de biomassa para as folhas, por meio da razão de massa de folhas e da razão de área foliar, em

detrimento das raízes. Em função desses ajustes foi obtido um baixo ponto de compensação de luz em escala de planta inteira ($0,34 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$), atestando a toler\u00e2ncia \u00e0 sombra da esp\u00e9cie. Al\u00e9m disso, nos ambientes com maior disponibilidade de luz, essa esp\u00e9cie apresentou aumento no cont\u00e9udo de antocianinas e folhas mais espessas (maior massa foliar espec\u00edfica), como indicativos de fotoprote\u00e7\u00e3o do maquin\u00e1rio fotossint\u00e9tico, que propiciaram maiores taxas fotossint\u00e9ticas nessas condi\u00e7\u00f5es. Com esse estudo buscamos contribuir com informa\u00e7\u00f5es para o melhor entendimento da capacidade de aclima\u00e7\u00e3o de *C. legalis* \u00e0s condi\u00e7\u00f5es de luz no sub-bosque. De uma forma pr\u00e1tica, nossos resultados nos permitem indic\u00e1-la para uso em plantios de enriquecimento no sub-bosque florestal em condi\u00e7\u00f5es de sombra densa ($0,3$ a $4,3 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$), e sob clareiras pequenas e m\u00e9dias ($4,3$ a $12,8 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$).

Palavras-chave: \u00e1rvores tropicais, jequitib\u00e1-rosa, ponto de compensa\u00e7\u00e3o de luz em escala de planta inteira, sub-bosque.

Introdu\u00e7\u00e3o

Popula\u00e7\u00f5es de esp\u00e9cies arb\u00f3reas de grande porte est\u00e3o diminuindo rapidamente devido a a\u00e7\u00f5es antr\u00f3picas como desmatamento, corte seletivo e inc\u00eandios. Esse decl\u00ednio tem comprometido o funcionamento e a biodiversidade de v\u00e1rios ecossistemas, uma vez que essas esp\u00e9cies desempenham fun\u00e7\u00f5es ecol\u00f3gicas importantes, tais como estoque de carbono, criam microambientes distintos sob suas copas, servem de recurso alimentar, abrigo, locais de nidifica\u00e7\u00e3o e trampolins para muitos animais (Lindenmayer et al. 2012), al\u00e9m de servirem como suporte para plantas ep\u00edfitas (Reis e Fontoura 2009).

Uma das estrat\u00e9gias para aumentar a diversidade, al\u00e9m de recuperar a estrutura e fun\u00e7\u00e3o de ecossistemas florestais, \u00e9 a utiliza\u00e7\u00e3o de esp\u00e9cies arb\u00f3reas nativas em plantios de enriquecimento. No entanto, informa\u00e7\u00f5es ecol\u00f3gicas e silviculturais associadas ao seu manejo dessas esp\u00e9cies ainda s\u00e3o escassas, principalmente em ecossistemas com alta diversidade como a floresta atl\u00e2ntica brasileira (Campoe et al. 2014; Rappaport e Montagnini 2014; Piotto et al. 2018).

Entre as informa\u00e7\u00f5es ecol\u00f3gicas necess\u00e1rias para o manejo adequado dessas esp\u00e9cies, se destaca a toler\u00e2ncia \u00e0 disponibilidade de radia\u00e7\u00e3o luminosa, considerada

como o principal filtro ambiental que afeta a sobrevivência e o crescimento de plantas em florestas tropicais úmidas (Chazdon e Fetcher 1984; Valladares et al. 2000; Souza e Válio 2003; Lüttge 2008). Devido à dinâmica de abertura e fechamento de clareiras, a cobertura do dossel florestal não é contínua e nem uniforme. Essa dinâmica de abertura e fechamento influencia na disponibilidade de radiação luminosa que chega ao sub-bosque, afetando diretamente as espécies que ocorrem nesse ambiente (Kozłowski et al. 1991; Valladares et al. 2000; Chazdon e Montgomery 2002; Nicotra et al. 1999; Beckage e Clark 2003; Lüttge 2008). Em virtude disso, pesquisas vêm demonstrando como a tolerância a esse recurso influencia na distribuição e classificação das espécies ao longo do processo de sucessão ecológica (Budowski 1965; Bazzaz e Pickett 1980; Swaine e Whitmore 1988; Poorter et al. 2006).

Uma das espécies arbóreas nativas de grande porte e mais longevas da floresta atlântica brasileira é *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze, Lecythidaceae. Essa espécie pode atingir de 30 a 50 metros e ultrapassar 500 anos de idade (Carvalho 1994). Por apresentar sensibilidade a condições de pleno sol quando plântula e indivíduo jovem, *C. legalis* é classificada como tolerante à sombra (Martins e Rodrigues 2002; Ribeiro et al. 2005; Favaretto et al. 2011). Porém, devido ao seu hábito emergente, experimenta mudanças na disponibilidade de luz, até alcançar e ultrapassar o dossel quando adulta (Sanchez et al. 2010), o que justifica a necessidade de estudos ecofisiológicos que abordem a tolerância da espécie a variações na disponibilidade de luz. Além disso, por apresentar tolerância à sombra e ter relevante papel ecológico na manutenção da flora e fauna associadas (Reis e Fontoura 2009), além de seu potencial madeireiro (Carvalho 1994; Amorim et al. 2005; Rolim et al. 2018), *C. legalis* é considerada uma espécie promissora para uso em plantios de enriquecimento (Piotto et al. 2018).

Estudos ecofisiológicos auxiliam no entendimento da capacidade de aclimação das espécies a diferentes disponibilidades de radiação luminosa (Poorter 1999; Valladares et al. 2000; Souza e Válio 2003; Cai et al. 2005; Coste et al. 2005; Cai et al. 2008; Poorter 2009; Yang et al. 2011; Santos et al. 2012). Em relação às plantas adaptadas ao ambiente do sub-bosque, a hipótese do ganho líquido de carbono propõe que a capacidade de se estabelecer e crescer nessas condições está associada a características fisiológicas e/ou morfológicas, que maximizem o ganho de carbono (Givnish 1988). Dessa forma, uma maior eficiência do uso da luz é alcançada através de mudanças no balanço de carbono, a nível foliar e/ou de planta inteira. Plantas de sombra exibem folhas maiores e mais finas, maior conteúdo de clorofilas, baixas taxas

respiratórias e menor ponto de compensação de luz, além de alocam mais biomassa para as folhas quando comparadas com plantas de sol (Givnish 1988; Lüttge 2008; Valladares e Niinemets 2008). Entretanto, devido à formação de clareiras, plantas de sombra podem estar sujeitas a uma maior incidência de radiação luminosa. O excesso de radiação pode causar fotoinibição da fotossíntese devido a danos no maquinário fotossintético (Lüttge 2008; Krause et al. 2012), tendo consequências negativas para o ganho de carbono.

A capacidade de plântulas e plantas jovens de espécies arbóreas em sobreviver e crescer no sub-bosque pode ser acessada pelo ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP, Baltzer e Thomas 2007a; Baltzer e Thomas 2007b; Lusk e Jorgensen 2013). Por indicar o mínimo de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) necessário para a manutenção de um balanço positivo de carbono, o WPLCP tem sido utilizado por pesquisadores como uma medida da tolerância à sombra (Lusk e Jorgensen 2013). Segundo a hipótese do ganho de carbono, plantas com um WPLCP mais baixo podem tolerar sombra mais densa do que aquelas com um WPLCP mais alto (Valladares e Niinemets 2008). Porém, apesar de sua simplicidade e rápida obtenção, essa variável é pouco utilizada, provavelmente, em virtude da necessidade de que as plantas estejam aclimatadas a uma ampla faixa de disponibilidade de PAR para o seu cálculo (Baltzer e Thomas 2007a).

Para a obtenção de respostas mais refinadas e isolar possíveis fontes de variação que ocorrem em ambientes naturais (Lusk e Jorgensen 2013), estudos em condições de sombreamento artificial utilizam telas sombreadoras para simular condições de luz no sub-bosque de florestas tropicais (Poorter 1999). Assim, esse estudo foi realizado em condições artificiais (viveiro), com o objetivo de avaliar respostas de crescimento e de aclimação fotossintética de plantas jovens dessa espécie, sob ampla faixa de disponibilidade de luz, com enfoque no sub-bosque. Para avaliar a eficiência do uso da luz, sob baixa disponibilidade desse recurso, utilizamos o WPLCP.

Com os resultados obtidos aqui, buscamos contribuir com informações acerca da capacidade de aclimação de *C. legalis* às condições de luz no sub-bosque, visando subsidiar sua utilização em plantios de enriquecimento.

Material e Métodos

Tratamentos e delineamento

Foram adquiridas 280 plantas jovens de *C. legalis* junto ao viveiro do Instituto Floresta Viva. No momento da transferência para o viveiro da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), em Ilhéus, Bahia, Brasil (39°13'59"O; 14°45'15"), as plantas contavam com cinco meses de idade. Essas foram transplantadas para sacos plásticos de 1,0 L contendo como substrato solo de agrofloresta com cacau (cabruca), sendo regadas diariamente para evitar restrição hídrica. Após 15 dias de aclimação, 270 plantas foram colocadas em tubos PVC com 100 mm de diâmetro, com dois furos laterais para drenagem de água na parte inferior.

Foram obtidos 5 tratamentos de luz por meio de estruturas de madeira de 1,2 x 1,2 x 1,0 m cobertas com diferentes arranjos de camadas de telas sombreadoras pretas, dispostas sob seis bancadas de metal com 1,5 m de largura e 4,5 m de comprimento. Um tratamento de luz foi obtido utilizando-se apenas a tela do viveiro. O delineamento experimental foi em blocos ao acaso, em que cada tratamento foi repetido três vezes (3 blocos), totalizando 15 ambientes. Em cada ambiente foram colocadas 18 plantas, totalizando 54 plantas por tratamento de luz. O experimento durou 60 dias.

Aos 48 dias após o início do experimento verificou-se a necessidade de uma adubação suplementar. Esta foi realizada utilizando-se 16,45 g de fosfato mono-amônio (MAP), 21,20 g de uréia e 14,20 g de cloreto de potássio (KCl), diluídos em 16,5 L de água, sendo aplicados 50 mL dessa solução em cada planta.

Condições microclimáticas

Uma estação micrometeorológica Hobo Pro V2 Data Logger (Onset Computer, Massachusetts, USA) permaneceu fixa no viveiro para o acompanhamento da radiação fotossinteticamente ativa (PAR), da temperatura (T) e umidade relativa do ar (RH). A partir dos dados de T e RH foi calculado o déficit de pressão de vapor do ar (VPD). Para o monitoramento da PAR nos ambientes de luz foram utilizadas duas estações contendo três sensores quânticos S-LIA-M003, acoplados a dataloggers Hobo Micro Station Data Logger (Onset Computer, Massachusetts, EUA). Durante todo o período experimental, uma estação permaneceu fixa em três ambientes de luz para validar os dados. Com a

outra, foi realizado um rodízio entre os demais ambientes a cada 8 dias. As estações foram programadas para coletar dados a cada segundo e a cada 10 minutos a média da PAR era armazenada. A partir dessas médias foi calculada a PAR total diária ($\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) para todos os ambientes de luz, considerando o período compreendido entre o nascer e o pôr do sol. Modelos de regressão linear foram estabelecidos entre os valores de PAR obtidos no viveiro e nos ambientes de luz. Utilizando-se as equações de regressão obtidas com esses modelos, foram estimados os valores de PAR para o período em que não foi possível manter o sensor fixo devido ao rodízio. Com o processamento dos dados, obteve-se uma faixa de PAR variando de 0,55 a 17,5 $\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$, que corresponde à encontrada desde o sub-bosque fechado (0,3 $\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$), pequenas clareiras (4,3 a 6,5 $\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) e clareiras médias (12,8 $\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) em florestas tropicais úmidas (Chazdon e Fetcher 1984; Valladares et al. 1997; Valladares et al. 2000). As temperaturas médias diária e noturna foram de 26,6°C e 22,3°C, respectivamente, sendo a temperatura máxima diária de 33,6°C. O VPD diário médio foi de 0,6 kPa e o máximo de 3,2 kPa.

Curvas de resposta à luz (A/PAR)

As plantas respondem a variações na disponibilidade de luz com modificações nos parâmetros fotossintéticos a nível foliar, que contribuem para a otimização do balanço de carbono. A capacidade fotossintética máxima (A_{max}), a taxa de respiração no escuro (R_d), ponto de compensação de luz (LCP) e ponto de saturação de luz (LSP) foram deduzidos a partir de curvas A/PAR construídas em onze passos de 1200 a 0 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a uma temperatura da câmara de 28 °C e à concentração CO_2 ambiente (400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$). Essas curvas foram obtidas utilizando-se um sistema portátil de medição de fotossíntese LI6400 (Li-Cor, USA), equipado com uma fonte de luz 6400-02B RedBlue em uma folha completamente expandida e madura em três plantas por ambiente de luz, e ajustadas utilizando-se o modelo da hipérbole retangular modificada para extração dos parâmetros (Lobo et al. 2013).

Fluorescência da clorofila

A emissão da fluorescência da clorofila foi obtida por meio de um fluorômetro portátil OS30p+ (OPTI-SCIENCES) nas mesmas folhas onde foram realizadas as curvas A/PAR, próximo ao horário do meio-dia. Buscando-se garantir que todos os fotossistemas estivessem oxidados, mantemos no escuro a região da folha em que foi realizada a medição, utilizando-se cliques específicos, por um período não inferior a 30 minutos. Os sinais de emissão de fluorescência foram registrados no sistema de aquisição de dados do aparelho, que calculou automaticamente a razão F_v/F_m . Essa razão é utilizada como indicadora de estresse ambiental, uma vez que reflete os efeitos da variação na disponibilidade de radiação luminosa sobre a integridade do rendimento quântico potencial máximo do fotossistema II, influenciando na eficiência fotossintética (Björkman e Demmig 1987).

Reflectância foliar

Para avaliar mudanças no conteúdo de pigmentos foliares com a variação na disponibilidade de luz, foram utilizados índices derivados de medidas de reflectância foliar (Gamon e Surfus 1999): índice de reflectância de antocianinas ($ARI = (R_{550})^{-1} - (R_{700})^{-1}$), e índice de diferença normalizada da clorofila ($Chl\ NDI = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705})$).

Para se detectar a eficiência fotossintética por meio da dissipação do excesso de energia na forma de calor foi utilizado o índice de reflectância fotoquímica ($PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$). Mudanças nesse índice estão relacionadas com mudanças no ciclo das xantofilas. Para evitar valores negativos, uma escala de PRI (sPRI = $(PRI + 1) / 2$) foi calculada segundo Letts et al. (2008).

As avaliações da reflectância foram realizadas em três plantas de cada ambiente de luz, utilizando-se um espectroradiômetro USB4000-UV-VIS (Ocean Optics, Dunedin, Florida, USA) equipado com uma fonte de luz LS-1 tungstênio-halogênio (Ocean Optics, Dunedin, EUA). As medições foram realizadas na superfície adaxial das três primeiras folhas, do ápice para a base, em que a expansão do limbo fosse maior ou igual ao tamanho do sensor do aparelho.

Crescimento e alocação de biomassa

As 10 plantas que não foram submetidas aos ambientes de luz no início do experimento (tempo 0) foram utilizadas como controle para se saber se houve mudanças no crescimento com a submissão aos tratamentos de luz. Nessas plantas foram obtidas a área foliar (LA), a massa seca de raízes (RDM), de caules (SDM), de folhas (LDM) e total (TDM). A LA foi obtida utilizando-se um medidor de área LI-3100 (Li-Cor, USA), e a TDM determinada por meio de secagem em estufa de circulação forçada de ar a 50°C, até atingir massa constante.

Ao final do experimento foram selecionadas, aleatoriamente, 90 plantas para a análise de crescimento (6 de cada ambiente de luz). Após a contagem do número de folhas (LN), foi obtida a LA e determinada a massa seca conforme realizado no início do experimento. Para analisar mudanças morfológicas que visam maximizar a fotossíntese, foram calculadas, a nível foliar, a área foliar individual ($ILA = LA/LN$) e a massa foliar específica ($LMA = LDM/LA$). Em relação à alocação de biomassa e o crescimento, a nível de planta inteira, foram calculadas as seguintes variáveis: razão de massa de raiz ($RMR = RDM/TDM_1$), razão de massa de caule ($SMR = SDM/TDM$), razão de massa de folhas ($LMR = LDM/TDM$), razão de área foliar ($LAR = LA/TDM$), taxa de crescimento relativo ($RGR = \ln TDM - \ln TDM_0 / 60$ (dias)) e taxa assimilatória líquida ($NAR = (TDM - TDM_0 / LA_1 - LA_0) (\ln LA - \ln LA_0 / 60$ (dias)) (Hunt 2003). LA_0 e TDM_0 se referem à área foliar e massa seca total obtidas no tempo 0.

Variações em RGR, NAR e LAR, ao longo de amplos gradientes de disponibilidade de radiação luminosa, podem servir como indicativos da eficiência do uso da luz de uma determinada espécie vegetal. Como reflexo de ajustes em NAR e em LAR, RGR demonstra relações entre características fisiológicas (capacidade fotossintética), e características morfológicas, indicativas do quão eficiente as folhas interceptam a luz (Poorter 1999). Dessa forma, a análise do balanço de carbono, a nível de planta inteira, pode ser realizada utilizando a RGR, que corresponde ao incremento em biomassa a partir da biomassa inicial (Hunt 2003).

Ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP)

Para se avaliar a capacidade de plântulas e plantas jovens de espécies arbóreas em sobreviver e crescer no sub-bosque, pesquisadores têm adotado o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP) (Baltzer e Thomas 2007a; Baltzer e Thomas 2007b; Lusk e Jorgensen 2013). Por relacionar a PAR e a RGR, o WPLCP permite a avaliação do valor mínimo de PAR necessário para a manutenção de um balanço positivo de carbono. Assim, o WPLCP consiste em uma metodologia confiável para se avaliar a tolerância à sombra, sendo uma medida de eficiência do uso da luz sob baixa disponibilidade de PAR. (Baltzer e Thomas 2007a)

O WPLCP foi determinado segundo metodologia de Lusk e Jorgensen (2013), sendo o valor de PAR em que a reta intercepta o eixo x, ou seja, quando RGR=0. Para o seu cálculo foram utilizados os valores de PAR obtidos nos 15 ambientes de luz: 0,55; 0,59; 0,63; 1,31; 1,39; 1,41; 3,63; 3,92; 3,95; 6,77; 8,35; 8,38; 15,4; 17,2 e 17,5 mol fótons m⁻² dia⁻¹.

Análise estatística

O efeito da PAR sobre as variáveis foi analisado mediante análise de regressão. Para atender aos pressupostos dos ajustes, foram feitas transformações em PAR quando necessário. As análises estatísticas foram realizadas no Software R.

Resultados

A variação de PAR de 0,55 a 17,5 mol fótons m⁻² dia⁻¹ influenciou na fotossíntese e no crescimento de plantas jovens de *C. legalis*. No entanto, não causou a mortalidade das plantas, uma vez que houve 100% de sobrevivência ao final do experimento. O valor do WPLCP foi de 0,34 mol fótons m⁻² dia⁻¹, com valores do intervalo de confiança (95%) variando de 0,20 a 0,57 mol fótons m⁻² dia⁻¹. A RGR foi relacionada positivamente com a variação na disponibilidade de PAR ($p=7.906e-08$, $R^2=0.90$). O valor mínimo da RGR foi 1,78 mg g⁻¹ dia⁻¹ e o valor máximo 27,5 mg g⁻¹ dia⁻¹ nos ambientes de 0,59 mol fótons m⁻² dia⁻¹ e em 17,5 mol fótons m⁻² dia⁻¹, respectivamente (Figura 1A). Assim como ocorreu com RGR, NAR foi relacionada positivamente com a variação na

disponibilidade de PAR ($p=1.086e-08$, $R^2=0.93$; Figura 1B). Por outro lado, LAR apresentou relação negativa, aumentando com a diminuição na disponibilidade de PAR ($p=1.138e-06$, $R^2=0.85$; Figura 1C).

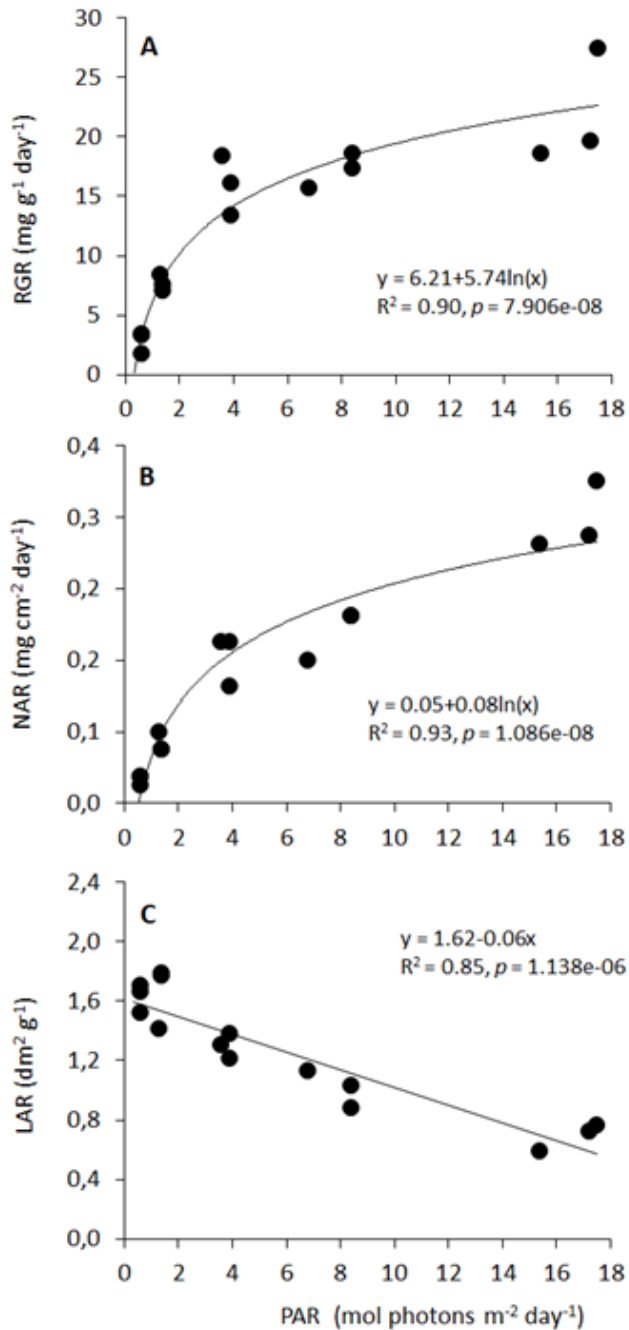


Figura. 1. Relações entre a variação (A) da taxa de crescimento relativo (RGR), (B) da taxa assimilatória líquida (NAR) e (C) da razão de área foliar (LAR) em função da variação na disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) para plantas jovens de *Cariniana legalis*.

Todos os parâmetros das curvas A/PAR (Figura 2) foram relacionados positivamente com a variação na disponibilidade de PAR. A_{max} (Figura 2A), R_d (Figura 2B) e LCP (Figura 2C) apresentaram variação acima de 80%. LSP (Figura 2D) teve 65% da sua variação explicada pela variação em PAR.

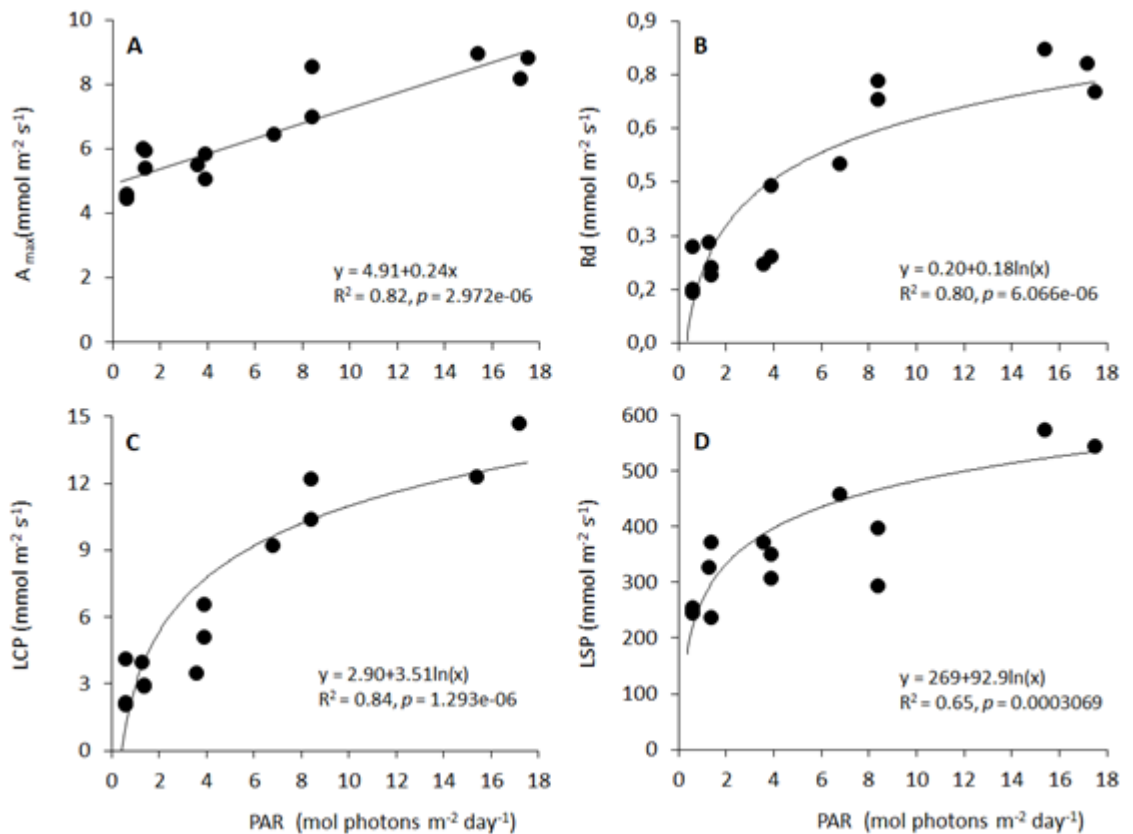


Figura. 2. Relações entre a variação (A) da taxa fotossintética líquida máxima (A_{max}), (B) da taxa de respiração no escuro (R_d), (C) do ponto de compensação de luz (LCP) e (D) do ponto de saturação (LSP) em função da variação na disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) para plantas jovens de *Cariniana legalis*.

Os índices ARI e Chl NDI foram relacionados de forma inversa com a variação na disponibilidade de PAR, que explicou 61% da variação dos mesmos. Enquanto ARI (Figura 3A) foi positivamente relacionado com a variação em PAR, Chl NDI (Figura 3C) foi relacionado negativamente. sPRI e Fv/Fm foram relacionados negativamente com a disponibilidade de PAR, com esta explicando 89% da variação em sPRI (Figura 3B) e 77% em Fv/Fm (Figura 3D).

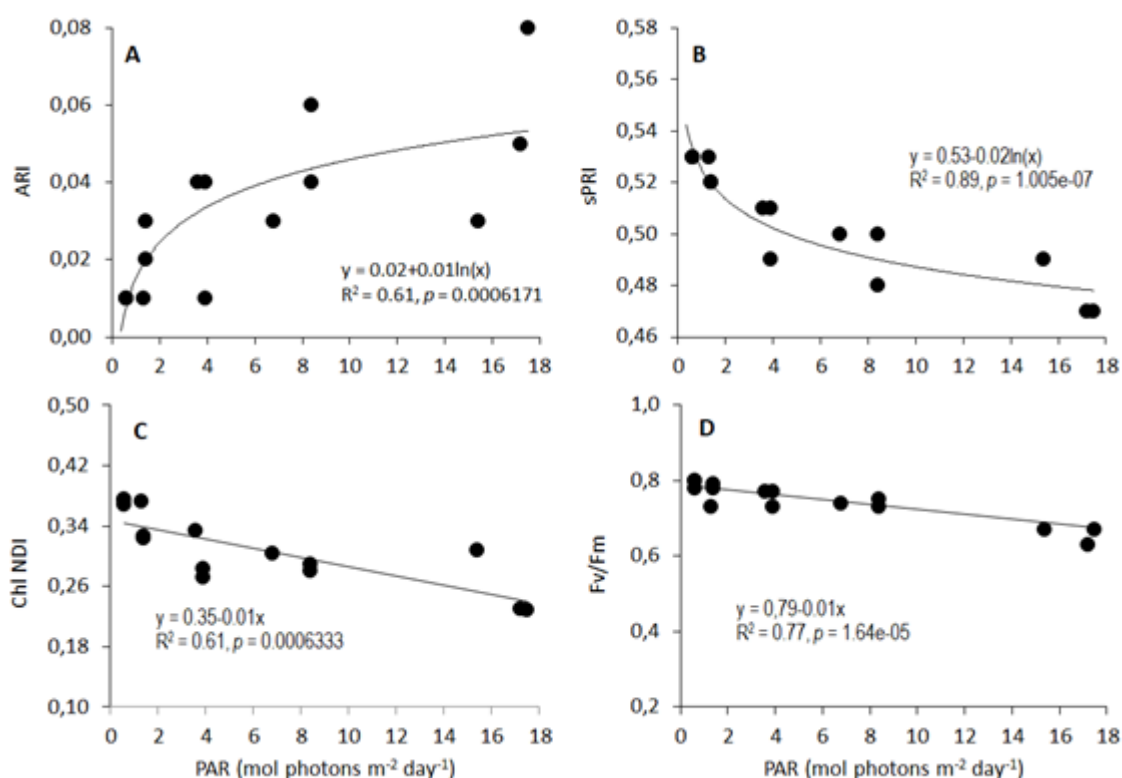


Figura. 3. Relações entre a variação (A) do índice relativo de antocianina (ARI), (B) do índice de reflectância fotoquímica (sPRI), (C) do índice de diferença normalizada da clorofilas (Chl NDI) e (D) do rendimento potencial do fotossistema II (Fv/Fm) em função da variação na disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) para plantas jovens de *Cariniana legalis*.

A variação na disponibilidade de PAR influenciou de forma contrastante a alocação de biomassa entre folhas e raízes. Enquanto LMR foi relacionada negativamente ($p=2.916e-05$; Figura 4A), RMR ($p=3.329e-06$; Figura 4C) foi relacionada positivamente. A variação na disponibilidade de PAR explicou 75% e 82% da variação em LMR e em RMR, respectivamente. SMR permaneceu constante independentemente da variação em PAR ($p=0.6739$; Figura 4B).

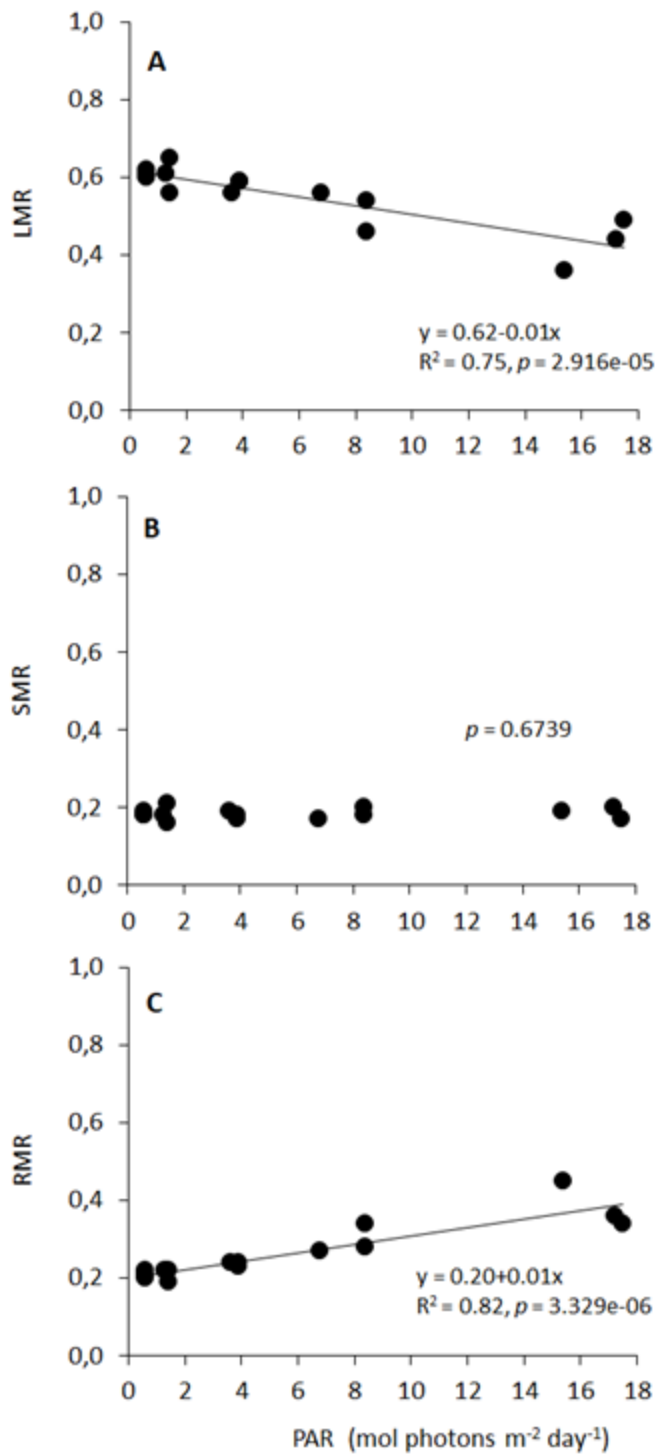


Figura. 4. Relações entre a variação da alocação de biomassa em função da variação na disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) para plantas jovens de *Cariniana legalis*. (A) razão de massa de folhas (LMR), (B) razão de massa de caule (SMR) e (C) razão de massa de raiz (RMR).

Em escala de folhas, não houve relação entre a disponibilidade de PAR e a LA ($p=0.3231$; Figura 5A) e ILA ($p=0.7288$; Figura 5B). Por outro lado, LN (Figura 5C) e LMA (Figura 5D) foram relacionados positivamente com a disponibilidade de PAR, que explicou 89% e 57% da variação em LMA e em LN, respectivamente

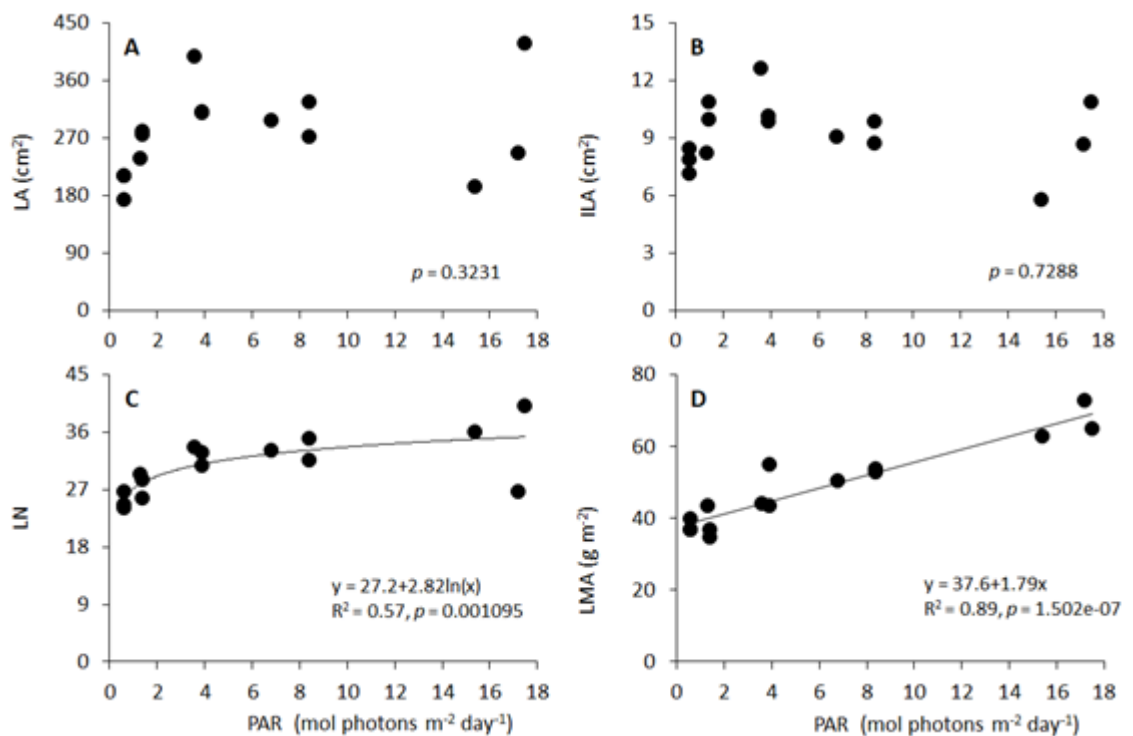


Figura. 5. Relações entre a variação (A) da área foliar (LA), (B) da área foliar individual (ILA), (C) do número de folhas (LN) e (D) da massa foliar específica (LMA) em função da variação na disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) para plantas jovens de *Cariniana legalis*.

Discussão

A sobrevivência de todas as plantas e a manutenção da taxa de crescimento relativo positiva em todos os ambientes de luz, confirmaram que *C. legalis* tolera condições de disponibilidade de luz correspondentes às encontradas no sub-bosque e em pequenas clareiras (0,3 a 4,3 mol fótons $\text{m}^{-2} \text{dia}^{-1}$), e sob clareiras médias (6,3 a 12,8 mol fótons $\text{m}^{-2} \text{dia}^{-1}$) (Chazdon e Fetcher 1984; Valladares et al. 1997; Valladares et al. 2000). O ponto de compensação de luz em escala de planta inteira de 0,34 mol fótons $\text{m}^{-2} \text{dia}^{-1}$ mostrou-se uma medida eficiente da tolerância à sombra para a espécie, predizendo o valor mínimo de PAR em que ocorre um balanço positivo de carbono (Baltzer e Thomas 2007a; Lusk e Jorgensen 2013).

Baseando-se nos nossos resultados, podemos afirmar que baixos valores da taxa de respiração no escuro (R_d) em escala de folhas, e mudanças na alocação da biomassa (folhas e raízes), em escala de planta inteira, foram os principais mecanismos de aclimação apresentados por *C. legalis* à diminuição na disponibilidade de PAR.

A variação na disponibilidade de PAR explicou 90% da variação em RGR. Por refletir a habilidade de aclimação das plantas ao ambiente no qual se desenvolvem, a RGR é dependente de alterações fisiológicas (NAR) e/ou morfológicas (LAR), que variam de forma inversa com a variação na disponibilidade de radiação luminosa (Osunkoya et al. 1994), como verificado em *C. legalis*. Para sobreviver em ambientes sombreados, sob baixa disponibilidade de PAR, espécies tolerantes à sombra aumentam LAR como estratégia para aumentar o ganho de carbono, através de uma maior interceptação da luz por unidade de área foliar (Givnish 1988; Poorter 1999; Souza e Válio 2003). Por outro lado, o aumento em NAR com o aumento na disponibilidade de PAR está associado com aumentos em RGR nessas condições.

Diversos autores têm relacionado a sobrevivência das plantas a ajustes em R_d para a manutenção do LCP, em escala de folhas, de acordo com a disponibilidade de radiação luminosa do ambiente (Givnish 1988; Walters e Reich 1999; Baltzer e Thomas 2007a; Baltzer e Thomas 2007b; Dos Anjos et al. 2015). Para maximizar o ganho de carbono com a diminuição na disponibilidade de PAR, *C. legalis* diminuiu seus custos respiratórios através de mudanças metabólicas (menores R_d , LCP e LSP), exibindo capacidade em aclimatar seu maquinário fotossintético, característica de espécies com crescimento lento, que regeneram em ambientes sombreados (Givnish 1988; Valladares e Niinemets 2008; Dos Anjos et al. 2015). De fato, com a diminuição na disponibilidade

de PAR, menores valores em R_d e LCP contribuíram para manutenção da RGR positiva através de reduções nas perdas de CO_2 , levando a um baixo valor de WPLCP.

O aumento no conteúdo de clorofilas (Chl NDI) com a diminuição na disponibilidade de PAR é devido ao ajuste fisiológico na busca de maior eficiência na captura de luz. Por outro lado, o aumento nos valores do ARI (antocianinas) com o aumento em PAR está relacionado com a estratégia de fotoproteção do maquinário fotossintético ainda em formação das folhas mais jovens de *C. legalis*. As antocianinas, pigmentos que conferem coloração avermelhada a folhas, flores e frutos, estão relacionadas com respostas a estresses ambientais (Close e Beadle 2003), porém, sua função não é bem compreendida (Menzies et al. 2015; Zhu et al. 2016). Estudos fisiológicos focam na fotoproteção do maquinário fotossintético (Close e Beadle 2003; Zhu et al. 2016), e estudos ecológicos focam na sua atuação como sinais de alerta contra herbívoros (Menzies et al. 2015). Costa (2017) associou o maior conteúdo de antocianinas em *C. legalis* do que em *C. estrellensis* tanto com a proteção contra a herbivoria (em ambientes sombreados), quanto com a proteção contra a fotoinibição da fotossíntese (em maior disponibilidade de PAR).

Aumentos na disponibilidade de radiação luminosa podem promover danos fotoquímicos, diminuindo a eficiência do processo fotossintético, sendo F_v/F_m e sPRI indicadores desse fator de estresse. Valores inferiores a 0,75 da razão F_v/F_m indicam dano fotoinibitório (Björkman e Demmig 1987), enquanto o declínio em sPRI indica dissipação do excesso de energia na forma de calor, mediado pelo ciclo das xantofilas (Letts et al. 2008; Lüttge 2008). Nesse sentido, apesar de ter apresentado valores para F_v/F_m inferiores a 0,75 nos três ambientes com maior disponibilidade de PAR (média de 0,65) e diminuição nos valores de sPRI, estes não foram suficientes para inibir a fotossíntese, uma vez que nesses ambientes foram obtidas a maior A_{max} e maior RGR, demonstrando a capacidade de plantas jovens de *C. legalis* em aproveitar incrementos na disponibilidade de luz.

A variação na disponibilidade de PAR influenciou de forma contrastante a alocação de biomassa entre folhas e raízes. Aumentos em LMR e LAR com a diminuição na disponibilidade de PAR, como observado para *C. legalis* nesse estudo, são ajustes típicos de espécies tolerantes à sombra para melhorar a eficiência na captura de luz (Poorter 1999; Mengarda et al. 2009; Mengarda et al. 2012; Gaburro et al. 2015; Sanches et al. 2017; Portela et al. 2018). Por outro lado, a maior alocação de carbono para as raízes (RMR), na busca de maior absorção de água, é uma resposta à maior

demanda transpiratória em ambientes onde a disponibilidade de PAR é maior (Popma e Bongers 1988; Claussen 1996), como, por exemplo, sob clareiras do dossel.

Uma das principais estratégias apresentadas por espécies tolerantes à sombra para aumentar a interceptação da luz onde este é o recurso limitante, é aumentar a LA (Givnish 1988; Poorter 1999; Duz et al. 2004; Poorter e Nagel 2000; Souza e Válio 2003; Valladares e Niinemets 2008; Poorter 2009). Porém, no presente estudo tal fato não se confirmou, uma vez que não houve relação entre essa variável e a disponibilidade de PAR. Outros estudos com *C. legalis* (Lima et al. 2010; Costa 2017; Fagundes 2018) verificaram diminuições significativas em LA com a diminuição na disponibilidade de radiação luminosa, indicando que as taxas fotossintéticas não foram suficientes para a produção de tecidos fotossintetizantes (Souza e Válio 2003), refletindo em menor ganho de carbono, justificando, também, a redução em LN. A relação positiva entre LMA e PAR sugere que as folhas de *C. legalis* são muito plásticas em relação às variações na disponibilidade de luz. Uma vez que LMA está relacionada com investimentos em tecidos fotossintéticos por unidade de área foliar (Evans e Poorter 2001; Liu e Su 2016), menores valores em LMA com a diminuição na disponibilidade de PAR indicam folhas mais finas e menos densas. Por outro lado, maiores valores em LMA contribuem para uma maior capacidade fotossintética, como observado pelos maiores valores de A_{max} com o aumento na disponibilidade de PAR.

Conclusões

A maior alocação de biomassa para as folhas (maiores LAR e LMR), em detrimento das raízes (menores RMR), com a diminuição na disponibilidade de luz, está relacionada com a capacidade de plantas jovens de *Cariniana legalis* em compensar a limitação na fotossíntese nessas condições. Além disso, essa espécie demonstrou capacidade em aclimatar seu maquinário fotossintético diminuindo custos respiratórios (menores R_d e LCP), maximizando a eficiência no ganho de carbono com aumento no sombreamento. Esses ajustes evidenciaram a tolerância de *C. legalis* à sombra, como demonstrado pelo baixo WPLCP obtido. Além disso, a apresentação de estratégias de fotoproteção e de dissipação do excesso de energia, nos ambientes com maior disponibilidade de luz, pode estar relacionada com a ocorrência de indivíduos jovens em pequenas clareiras. De uma forma prática, nossos resultados nos permitem indicar *C.*

legalis para uso em plantios de enriquecimento florestal em condições de sombra densa (0,3 a 4,3 mol fótons m⁻² dia⁻¹) e sob pequenas e médias clareiras (4,3 a 12,8 mol fótons m⁻² dia⁻¹).

Referências

- Amorim, A.M.; Fiaschi, P.; Jardim, J.G.; Thomas, W.W.; Clifton, B.C.; Carvalho, A.M.V. 2005 The vascular plants of a forest fragment in Southern Bahia, Brazil. *SIDA* 21(3): 1727-1752.
- Baltzer, J.L.; Thomas, S.C. 2007a Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology* 95: 1208-1221.
- Baltzer, J.L.; Thomas, S.C. 2007b Physiological and morphological correlates of whole-plant light compensation point in temperate deciduous tree seedlings. *Oecologia* 153: 209–223.
- Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1980 Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Beckage, B.; Clark, J.S. 2003 Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84(7): 1849-1861.
- Björkman, O.; Demmig, B. 1987 Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Budowski, G.N. 1965 Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. *Turrialba* 15(1): 40-2.
- Cai, Z-Q.; Rijkers, T.; Bongers, F. 2005 Photosynthetic acclimation to light changes in tropical monsoon forest woody species differing in adult stature. *Tree Physiology* 25: 1023-1031.
- Cai, Z-Q.; Poorter, L.; Han, Q.; Bongers, F. 2008 Effects of light and nutrients on seedlings of tropical *Bauhinia* lianas and trees. *Tree Physiology* 28: 1277-1285.
- Campoe, O.C.; Iannelli, C.; Stape, J.L.; Cooke, R.L.; Mendes, J.T.C.; Vivian, R. 2014 Atlantic forest tree species responses to silvicultural practices in a degraded pasture restoration plantation: From leaf physiology to survival and initial growth. *Forest Ecology and Management* 313: 233-242.
- Carvalho, P.E.R. 1994 Espécies florestais Brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Brasília, DF: Embrapa Produção de Informação.
- Chazdon, R.L.; Fetcher, N. 1984 Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 72(2): 553-564.

- Chazdon, R.L.; Montgomery, R.A. 2002 La adquisición de carbono em las plantas. In: Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. (eds.) Ecología y conservación de bosques neotropicales. Cartago: Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ).
- Claussen, J.W. 1996 Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *Forest Ecology and Management* 80: 245-255.
- Close, D. C.; Beadle, C. L. 2003 The ecophysiology of foliar anthocyanin. *The Botanical Review* 69(2): 149-161.
- Costa, G.S. 2017 Pigmentos foliares, fotossíntese e crescimento de plantas jovens de *Cariniana* spp (Lecythidaceae) em função da disponibilidade de radiação luminosa. Dissertação – Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC).
- Coste, S.; Roggy, J-C.; Imbert, P.; Born, C.; Bonal, D.; Dreyer, E. 2005 Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. *Tree Physiology* 25: 1127–1137.
- Dos Anjos, L.; Oliva, M.A.; Kuki, K.N.; Mielke, M.S.; Ventrella, M.C.; Galvão, M.F.; Pinto, L.R.M. 2015 Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. *Trees* 29: 247-258.
- Duz, S.R.; Siminski, A.; Santos, M.; Paulilo, M.T.S. 2004 Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. *Revista Brasileira de Botânica* 27(3): 587-596.
- Evans, J.R.; Poorter, H. 2001 Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755-767.
- Fagundes, M.C. 2018 Crescimento e trocas gasosas foliares de duas espécies arbóreas tropicais sob baixa disponibilidade de luz. Dissertação – Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) – Programa de Pós-graduação em Botânica.
- Favaretto, V.F.; Martinez, C.A.; Soriani, H.H.; Furriel, P.M. 2011 Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. *Environmental and Experimental Botany* 70: 20-28.
- Gaburro, T.A.; Zanetti, L.V.; Gama, V.N.; Milanez, C.R.D.; Cuzzuol, G.R.F. 2015 Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance. *Brazilian Journal Botany* 38(1): 39-49.

- Gamon, J.A.; Surfus, J.S. 1999 Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist* 143: 105-117.
- Givnish, T.J. 1988 Adaptation to Sun and shade: A Whole-Plant Perspective. *Aust. J. Plant Physiology* 15: 63-92.
- Hunt, R., Thomas, B., Murphy, D., Murray, D. 2003 Growth analysis, individual plants. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* 2: 579-588.
- Kozlowski, T.T.; Kramer, P.L.; Pallardy, S.G. 1991 The physiological ecology of wood plants. San Diego: Academic Press, 656p.
- Krause, G.H.; Winter, K.; Matsubara, S.; Krause, B.; Jahns, P.; Virgo, A.; Aranda, J.; García, M. 2012 Photosynthesis, photoprotection, and growth of shade-tolerant tropical tree seedlings under full sunlight. *Photosynth Res* 113: 273–285.
- Letts, M.G.; Phelan, C.A.; Johnson, D.R.; Rood, S.B. 2008 Seasonal photosynthetic gas exchange and leaf reflectance characteristics of male and female cottonwoods in a riparian woodland. *Tree Physiology* 28: 1037-1048.
- Lima, M.A.O.; Mielke, M.S.; Lavinsky, A.O.; França, S.; Almeida, A-A.F.; Gomes, F.P. 2010 Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. *Scientia Forestalis* 38(87): 527-534.
- Lindenmayer, D.B.; Laurance, W.F.; Franklin, J. F. 2012 Global Decline in large Old Trees. *Science* 338: 1305-1306.
- Liu, W.; Su, J. 2016 Effects of light acclimation on shoot morphology, structure, and biomass allocation of two *Taxus* species in southwestern China. *Scientific Reports* 6, 35384; doi: 10.1038/srep35384.
- Lobo, F.A.; Barros, M.P.; Dalmargro, H.J.; Dalmolin, A.C.; Pereira, W.E.; Souza, E.C.; Vourlitis, G.L.; Rodriguez Ortiz, C.E. 2013 Fitting net photosynthesis light response curves with Microsoft 1 Excel – A critical look at the models. *Photosynthetica* 51: 445-456.
- Lusk, C.H.; Jorgensen, M.A. 2013 The whole-plant compensation point as a measure of juvenile tree light requirements. *Functional Ecology* 27: 1286-1294.
- Lüttge, U. 2008 *Physiological Ecology of Tropical Plants*. 2 ed. Springer. 458p.
- Martins S.V.; Rodrigues, R.R. 2002 Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 163: 51-62.
- Menzies, I.J.; Youard, L.W.; Lord, J. M.; Carpenter, K.L.; van Klink, J.W.; Perry, N.B.; Schaefer, H.M.; Gould, K.S. 2015 Leaf colour polymorphisms: a balance between plant defence and photosynthesis. *Journal of Ecology* 1-10.

- Mengarda, L.H.G.; Souza, R.L.F.; Campostrini, E.; Reis, F.O.; Vendrame, W.A.; Cuzzuol, G.R.F. 2009 Light as an indicator of ecological succession in Brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.). *Brazilian Journal Plant Physiology* 21(1): 55-64.
- Mengarda, L.H.G.; Milanez, C.R.D.; Silva, D.M.; Aguiar, M.A.G.; Cuzzuol, G.R.F. 2012 Morphological and physiological adjustments of Brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.) to direct solar radiation. *Brazilian Journal Plant Physiology* 24(3): 161-172.
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L.; Iriarte, S.V.B. 1999 Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80(6): 1908-1926.
- Osunkoya, O.O.; Ash, J.E; Hopkins, M.S.; Graham, A.W. 1994 Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology* 82(1): 149-163.
- Piotto, D.; Rolim, S.G.; Montagnini, F.; Calmon, M. 2018 Sistemas silviculturais com espécies nativas na Mata Atlântica: Panorama, oportunidades e desafios. In: Rolim, S.G.; Piotto, D. (Eds.) *Silvicultura e Tecnologia de espécies da Mata Atlântica*. Editora Rona, Belo Horizonte, 165p.
- Poorter, L. 1999 Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- Poorter, H.; Nagel, O. 2000 The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal Plant Physiology* 27: 595-607.
- Poorter, L.; Bongers, L.; Bongers, F. 2006 Architecture of 54 most-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87, 1289-1301.
- Poorter, L. 2009 Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* 181: 890-900.
- Popma, J.; Bongers, F. 1988 The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75: 625-632.
- Portela, F.C.S.; Macieira, B.P.B.; Zanetti, L.V.; Gama, V.N.; Silva, D.M.; Milanez, C.R.D.; Cuzzuol, G.R.F. 2018 How does *Cariniana estrellensis* respond to different irradiance levels? *Journal Forestry Research*.

- Rappaport, D.; Montagnini, F. 2014 Tree species growth under a rubber (*Hevea brasiliensis*) plantation: native restoration via enrichment planting in southern Bahia, Brazil. *New Forest* 45: 715-732.
- Reis, J.R.M.; Fontoura, T. 2009 Diversity of epiphytic bromeliads in the Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Teimoso-Jussari, BA. *Biota Neotropica* 9: 73-79.
- Ribeiro, R.V.; Souza, G.M.; Oliveira, R.F.; Machado, E.C. 2005 Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica* 28(1): 149-161.
- Rolim, S.G.; Piotto, D.; Orellana, E. 2018 Modelos de crescimento em diâmetro para 35 espécies da mata atlântica em plantios experimentais no norte do Espírito Santo. In: Rolim, S.G.; Piotto, D. (Eds.) *Silvicultura e Tecnologia de espécies da Mata Atlântica*. Editora Rona, Belo Horizonte, 165p.
- Sanches, M.C., Ribeiro, S.P., Dalvi, V.C., Da Silva, M.B., De Souza, H.C., Lemos-Filho, J.P. 2010 Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees* 24: 79-88.
- Sanches, M.C.; Marzinek, J.; Bragiola, N.G.; Nascimento, A.R.T. 2017 Morphophysiological responses in *Cedrela fissilis* Vell. submitted to changes in natural light conditions: implications for biomass accumulation. *Trees* 31: 215–227.
- Santos, M.L.S.; França, S.; Gomes, F.P.; Nascimento, J.L.; Dos Anjos Silva, L.; Mielke, M.S. 2012 Low light availability affects leaf gas exchange, growth and survival of *Euterpe edulis* seedlings transplanted into the understory of an anthropic tropical rainforest. *Southern Forests* 74(3): 167-174.
- Souza, R.P.; Válio, I.F.M. 2003 Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasileira de Botânica* 26(1): 35-47.
- Swaine, M.D.; Whitmore, T.C. 1988 On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Valladares, F.; Allen, M.T.; Pearcy, R.W. 1997 Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.

- Valladares, F.; Wright, S.J.; Lasso, E.; Kitajima, K.; Pearcy, R.W. 2000 Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rain forest. *Ecology* 81(7): 1925-1936.
- Valladares, F.; Niinemets, U. 2008 Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 39: 237-257.
- Walters, M.B.; Reich, P.B. 1999 Research review Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143: 143-154.
- Yang, W.; Liu, F.; Zhou, L.; Zhang, S.; An, S. 2011 Trade-offs between growth and survival of non-pioneer light-demanding tree seedlings in tropical forest of Hainan Island, China. *Journal of Tropical Ecology* 27: 611-620.
- Zhu, H.; Zhang, T.J.; Zhang, P.; Peng, C.L. 2016 Pigment patterns and photoprotection of anthocyanins in the young leaves of four dominant subtropical forest tree species in two successional stages under contrasting light conditions. *Tree Physiology* 36: 1092-1104.

CAPÍTULO 2

A aclimação no viveiro é importante para o crescimento de plantas jovens de *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae) em área de reflorestamento

Marayana Prado Pinheiro¹, Ândrea Carla Dalmolin², Ana Cristina Schilling³, Marcelo Schramm Mielke³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA, Brasil

² Centro de Formação em Ciências e Tecnologias Agroflorestais, Universidade Federal do Sul da Bahia, Rodovia Jorge Amado km 22, Ilhéus, BA, Brasil

³ Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, Ilhéus, BA, Brasil

⁴ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, Ilhéus, BA, Brasil

Resumo

O sucesso de plantios de enriquecimento depende, entre outros fatores, de informações acerca da capacidade das espécies em se aclimatar às novas condições de plantio. Considerando o potencial de *Cariniana legalis* para uso em plantios de enriquecimento, o objetivo desse estudo foi analisar o crescimento e o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira de plantas jovens dessa espécie pré-aclimatadas a diferentes disponibilidades de luz após transferência para uma área de floresta. Também verificamos se as plantas estavam sob estresse luminoso. Os resultados mostraram que a pré-aclimação influenciou nas respostas de crescimento e no ponto de compensação de luz em escala de planta inteira obtidos após a transferência. As plantas que experimentaram variações menos bruscas nas condições de luz conseguiram melhor se ajustar às novas condições. As plantas pré-aclimatadas à maior disponibilidade de luz apresentaram maior ponto de compensação de luz na área de floresta, comprovando sua

menor tolerância à sombra. Inferimos que a falta de controle de possíveis fontes de variação (fatores abióticos e bióticos) nos ambientes da floresta pode ter influenciado na obtenção da ampla variação nos intervalos de confiança para os pontos de compensação de luz, não sendo possível afirmar que houve diferença significativa para essa variável entre as plantas sem danos e as com danos parciais. Apesar de não ter sido objeto desse estudo, observamos danos foliares causados por herbívoros na área de floresta. Assim, salientamos que esse aspecto biótico deve ser considerado em outros trabalhos que visam elucidar aspectos relacionados com a reintrodução de *C. legalis*.

Palavras-chave: aclimação, espécies arbóreas, jequitibá-rosa, plantio de enriquecimento.

Introdução

Cariniana legalis (Mart.) Kuntze, conhecida como jequitibá-rosa, é uma das espécies nativas de maior porte e mais longevas da floresta atlântica brasileira (Carvalho 1994). Essa espécie é reconhecida pela sua valiosa madeira e pelo papel ecológico chave na estrutura das florestas, servindo como suporte para epífitas, e local de abrigo e fonte de alimento para a fauna (Reis e Fontoura 2009; Sambuichi et al. 2009; Amorim et al. 2005; Rolim et al. 2018). Apesar de classificada como tolerante à sombra, são raros os registros de plântulas dessa espécie no sub-bosque florestal; porém, foi observada a ocorrência de indivíduos jovens crescendo sob pequenas clareiras na floresta estacional semidecidual (Sanches et al. 2010). Em função de sua tolerância à sombra e sua importância ecológica e econômica, *C. legalis* apresenta potencial para uso em plantios de enriquecimento (Piotto et al. 2018)

Priorizando a reintrodução de espécies nativas tolerantes à sombra e com alto valor madeireiro, plantios de enriquecimento têm por objetivo aumentar a diversidade e melhorar a estrutura e a função de florestas que precisam aumentar seu valor, tanto do ponto de vista ecológico quanto econômico (Kuptz et al. 2010; Rappaport e Montagnini 2014; Piotto et al. 2018). Porém, nem sempre a oferta das plantas a serem utilizadas é planejada conforme a demanda que se pretende atender, pois plantas aclimatadas a uma determinada condição ambiental podem ser plantadas em condições completamente diferentes.

Embora gradientes de vários fatores ambientais possam ser percebidos nas florestas tropicais, a radiação luminosa é a variável que exerce maior influência no comportamento ecofisiológico das plantas (Chazdon e Fetcher 1984; Lüttge 2008; Valladares e Niinemets 2008). A fração da radiação solar utilizada no processo fotossintético pelas plantas (radiação fotossinteticamente ativa, PAR) corresponde ao espectro de radiação luminosa, ou luz. A cobertura promovida pelo dossel determina o microclima abaixo deste, alterando condições de luz, temperatura e umidade do ar e do solo (Nicotra et al. 1999; Chazdon e Montgomery 2002; Beckage e Clark 2003; Lüttge 2008). Entretanto, como essa cobertura não é contínua, o sub-bosque apresenta-se como um ambiente de escassez e de grande variabilidade na disponibilidade de luz (Chazdon e Montgomery 2002; Hogan e Machado 2002), influenciando no estabelecimento e na distribuição das espécies (Bazzaz e Pickett 1980; Poorter et al. 2006; Valladares e Niinemets 2008).

No sub-bosque, com a diminuição na disponibilidade de luz, o comprometimento do ganho líquido de carbono limita a sobrevivência e o crescimento das plantas (Coste et al. 2005; Lüttge 2008; Gommers et al. 2013; Valladares et al. 2016). Nessas condições, avaliações dos ajustes relacionados a mudanças no balanço de carbono, a nível foliar e de planta inteira (Givnish 1988; Valladares e Niinemets 2008), servem como indicativo da capacidade de regeneração das espécies, servindo como critério para sua utilização em plantios de enriquecimento (Santos et al. 2012; Dos Anjos et al. 2015). A taxa de crescimento relativo (RGR) reflete relações entre características fisiológicas, relacionadas com a capacidade fotossintética, e características morfológicas, indicativas do quão eficiente as folhas interceptam a luz (Poorter 1999). Assim, por meio da RGR é possível analisar o balanço de carbono em escala de planta inteira (Hunt 2003).

De acordo com a hipótese do ganho líquido de carbono (Givnish 1988), toda característica que melhore a eficiência do uso da luz tende a estar presente nas espécies tolerantes à sombra. Baixas taxas respiratórias e menor ponto de compensação de luz, além de maior alocação de biomassa para a parte aérea (maiores razões de massa de caule e folhas) e exibição de folhas maiores e mais finas são características típicas dessas espécies (Givnish 1988; Valladares e Niinemets 2008).

Como medida de tolerância à sombra de espécies que regeneram e crescem no sub-bosque, o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP) relaciona a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) disponível e a RGR (Baltzer e

Thomas 2007; Lusk e Jorgensen 2013). Dessa forma, o WPLCP é avaliado como o valor de PAR em que a RGR é igual a zero, ou seja, corresponde ao valor mínimo de PAR no qual ocorre um balanço positivo de carbono a nível de planta inteira (Baltzer e Thomas 2007).

Considerando o enfoque que a recuperação de áreas florestadas tem recebido nos últimos anos, e o potencial de *C. legalis* para uso em plantios de enriquecimento, a análise das respostas dessa espécie à variação na disponibilidade de luz visa fornecer informações ecofisiológicas para ecólogos e produtores interessados na sua reintrodução. Diante da necessidade de se compreender o quanto a aclimação ao ambiente de luz, no início do crescimento, influencia no crescimento posterior, utilizamos plantas de *C. legalis* previamente aclimatadas a diferentes disponibilidades de luz (capítulo 1) e as transferimos para diferentes ambientes em área de reflorestamento (floresta secundária).

Assim, o objetivo desse estudo foi analisar a aclimação, o crescimento e o WPLCP de plantas jovens de *C. legalis* transferidas para área de floresta, após prévia aclimação em condições controladas, buscando simular sua utilização em plantios de enriquecimento. Trabalhamos com a hipótese de que o crescimento e o WPLCP após a transferência para a floresta são dependentes da prévia aclimação à disponibilidade de luz. Além disso, acreditamos que as plantas pré-aclimatadas à maior disponibilidade de luz apresentarão maiores requerimentos desse recurso na área de floresta, apresentando maior WPLCP.

Material e Métodos

Condições de pré-aclimação

Com aproximadamente cinco meses de idade, plantas de *C. legalis* produzidas no viveiro do Instituto Floresta Viva (Serra Grande, Uruçuca, BA, 39°7'60" O; 14°31'0" S) foram trazidas para a Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), em Ilhéus, Bahia, Brasil (39°13'59"O; 14°45'15"). Após serem transplantadas para sacos plásticos de 1,0 L contendo solo de agrofloresta com cacau (cabruca), as plantas foram colocadas em tubos PVC de 100 mm de diâmetro. Logo após, foram distribuídas aleatoriamente em 5 tratamentos de luz repetidos 3 vezes cada. Em cada tratamento foram colocadas 54

plantas (18 plantas por repetição). A disponibilidade de PAR foi monitorada por meio de sensores quânticos S-LIA-M003, acoplados a dataloggers Hobo Micro Station Data Logger (Onset Computer, Massachusetts, EUA). Ao final de um período de 60 dias foi calculada a PAR média diária nos 15 ambientes, que variou de 0,55 a 17,5 mol m⁻² dia⁻¹ (capítulo 1). Uma vez que dois tratamentos de luz apresentaram valores próximos de PAR, selecionou-se aquele com menor coeficiente de variação. Assim, utilizamos como PAR de pré-aclimatação (PAR_n) os tratamentos de 0,6±0,02; 3,8±0,10; 7,8±0,53 e 16,7±0,66 mol fótons m⁻² dia⁻¹.

Seleção dos ambientes e instalação do experimento na floresta

O experimento foi conduzido no interior de uma área de floresta secundária no *campus* da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) em Ilhéus, Bahia, Brasil (39°10'O; 14°47'S). Essa área possui aproximadamente 9 ha, e desde 1995 vem sendo realizados plantios com várias espécies arbóreas nativas da floresta atlântica, entre elas *C. legalis*. Nessa área foram selecionados 11 ambientes com base na estimativa da abertura do dossel (%CO) obtida por meio de fotografias hemisféricas (Trichon et al. 1998). As fotografias hemisféricas foram obtidas utilizando-se uma câmera fotográfica digital Nikon Coolpix 4300, equipada com uma lente olho-de-peixe (180°), montada sobre um tripé a 1,5 m do solo, e analisadas no software GLA (Gap Light Analyzer, Frazer et al. 1999).

Três plantas de cada PAR_n foram transferidas para cada ambiente na floresta, totalizando 12 plantas por ambiente. As plantas foram colocadas em área previamente escavada, de forma que as bordas dos tubos de PVC ficassem a nível do solo. O período de permanência variou de 41 a 56 dias, dependendo do ambiente, e, devido à ocorrência de chuvas regulares durante o período do experimento, não foi necessária irrigação.

Após a transferência, em cada ambiente, foram obtidas três fotografias, sendo selecionada aquela com melhor contraste para estimativa da %CO e da disponibilidade de luz (PAR média em mol fótons m⁻² dia⁻¹) utilizando o GLA. Para a obtenção das imagens, um ponto no perímetro da lente foi marcado com fita adesiva vermelha, para ser utilizado como referência ao norte magnético, com o auxílio de uma bússola. Com isso, a câmera foi posicionada no tripé e orientada para o norte magnético, sendo obtidas as fotografias. Cada ponto foi georreferenciado.

No GLA, após o registro da FH, foi identificado o norte magnético para o estabelecimento da extensão circular da imagem. Para a estimativa da PAR, além das coordenadas geográficas, foram fornecidas informações relativas ao período (em dias) em que as plantas permaneceram no ponto, a inclinação do terreno (0, plana) e o índice de nuvens. Para este último foi utilizado o valor de 0,5, pois a região não tem estação chuvosa definida. As estimativas da PAR pelo GLA foram corrigidas utilizando-se dados obtidos por uma estação meteorológica Hobo Micro Station data Logger (Onset Computer, Massachusetts, EUA), equipada com 2 sensores S-LIA-M003, localizada em área aberta (pleno sol) na UESC.

Na área de floresta, a %CO variou de 4,5 a 18% e, após a correção, os valores da PAR variaram de 1,72 a 9,11 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Essa PAR de posterior aclimação na floresta foi denominada PAR_{sf} . Os valores da %CO corresponderam aos encontrados em áreas em processo de regeneração e de floresta madura (1,4 a 5,1%) e em condições de clareira (7,6 a 28%) (Trichon et al. 1998); e os valores de PAR_{sf} corresponderam aos encontrados no sub-bosque e em clareiras pequenas (0,3 a 4,3 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$) e médias (6,2 a 12,8 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$) (Chazdon e Fetcher 1984; Valladares et al. 1997; Valladares et al. 2000).

Fluorescência da clorofila

Para avaliar se as plantas estavam sob estresse luminoso na área da floresta, aos 34 dias após a transferência, foi verificado o rendimento quântico potencial máximo do fotossistema II (Fv/Fm), via fluorescência da clorofila, utilizando-se um fluorômetro portátil OS30p+ (OPTI-SCIENCES). As avaliações foram realizadas em todas as plantas, em uma folha madura e totalmente expandida. Buscando-se garantir que todos os fotossistemas estivessem oxidados, mantemos no escuro a região da folha em que foi realizada a medição, utilizando-se cliques específicos, por um período não inferior a 30 minutos.

Avaliações da razão Fv/Fm também foram realizadas nos tratamento de pré-aclimação (PAR_n), em 9 plantas de cada.

Crescimento

Aos 41 dias após o início do experimento, as plantas começaram a ser retiradas dos ambientes para a análise de crescimento, sendo separadas em raiz, caule e folhas. A área foliar foi obtida utilizando-se um medidor de área LI-3100 (Li-Cor, USA). Em seguida, o material vegetal foi acondicionado em sacos de papel e colocado para secar em estufa de circulação de ar forçado a 60°, para determinação da massa seca total (TDM). A partir desses dados foram calculadas a razão de área foliar ($LAR = LA/TDM$), a taxa assimilatória líquida ($NAR = (TDM - TDM_0 / LA - LA_0) (\ln LA - \ln LA_0 / t)$) e a taxa de crescimento relativo ($RGR = \ln TDM - \ln TDM_0 / t$), sendo que TDM_0 e LA_0 foram obtidas nos ambientes da PAR_n (tempo 0), e t corresponde ao período, em dias, em que as plantas permaneceram em cada ponto (Hunt 2003).

Avaliações do crescimento (RGR, NAR e LAR) também foram realizadas nos tratamentos de pré-aclimatação (PAR_n), em 18 plantas de cada.

Ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP)

A determinação dos WPLCPs das plantas previamente aclimatadas a cada PAR_n foi realizada segundo metodologia de Lusk e Jorgensen (2013). Foram utilizados os 11 valores de PAR_{sf} : 1,72; 1,73; 1,93; 2,66; 2,66; 2,99; 3,35; 6,3; 7,52; 8,83 e 9,11 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$.

Análise estatística

O efeito da PAR_{sf} na fluorescência da clorofila (F_v/F_m) e nas variáveis de crescimento para as plantas de cada PAR_n foi analisado por meio análise de regressão. Os intervalos de confiança e as estimativas de erro nos permitiram comparações entre os valores de WPLCP obtidos para cada PAR_n . Consideramos que não houve diferença significativa entre os pontos de compensação de diferentes PAR_n somente se o valor do WPLCP de cada PAR_n estivesse dentro do intervalo de confiança do WPLCP da outra PAR_n .

Em todas as análises foi considerando o nível de significância de 5%. As análises estatísticas foram realizadas no Software R.

Resultados

A estimativa da disponibilidade de luz nos ambientes da floresta (PAR_{sf}) foi relacionada positivamente ($R^2 = 0,96$, $p=1.615e-07$) com a abertura do dossel (%CO), e todas as plantas jovens de *C. legalis* sobreviveram.

Não houve efeito da PAR_{sf} no rendimento quântico máximo do PSII (razão Fv/Fm, dados não mostrados). Considerando-se apenas os ambientes com menor disponibilidade de luz na floresta (PAR_{sf} 1,72 e 9,11 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$, respectivamente) (Tabela 1), as plantas apresentaram menores valores para a razão Fv/Fm no ambiente de maior PAR_{sf} . Apenas as plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ apresentaram diminuição nos valores de Fv/Fm na floresta em relação ao obtido antes da transferência (viveiro). Essas plantas também apresentaram os menores valores para a razão Fv/Fm tanto no ambiente com menor quanto no de maior PAR_{sf} em relação às demais.

Foram verificadas alterações significativas no crescimento após a transferência para a área de floresta (Tabela 1). Em relação aos dados obtidos em PAR_n e aqueles obtidos nos ambientes de menor e maior PAR_{sf} , apenas as plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ apresentaram aumento na taxa de crescimento relativo (RGR) e na taxa assimilatória líquida (NAR). As plantas PAR_n 3,8 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ apresentaram aumento em RGR apenas no ambiente de maior PAR_{sf} . Entretanto, as plantas PAR_n 7,8 e 16,7 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$, apresentaram diminuição em RGR e NAR nos ambientes com menor e maior PAR_{sf} em relação aos valores obtidos no viveiro (PAR_n). Apenas as plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ apresentaram diminuição na razão de área foliar (LAR) no ambiente com menor PAR_{sf} . Por outro lado, apenas as plantas PAR_n 16,7 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ apresentaram aumento em LAR no ambiente com maior PAR_{sf} . Considerando-se apenas os ambientes com menor e maior PAR_{sf} , os maiores valores para RGR e NAR foram obtidos na maior PAR_{sf} , e os maiores valores para LAR foram obtidos na menor PAR_{sf} (Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios \pm erro padrão para a eficiência quântica aparente do fotossistema II (Fv/Fm), taxa de crescimento relativo (RGR), taxa assimilatória líquida (NAR) e razão de área foliar (LAR) nos tratamento de pré-aclimatação à disponibilidade de luz (PAR_n, radiação fotossinteticamente ativa em mol fótons m⁻² dia⁻¹ \pm erro padrão), e os valores obtidos para essas variáveis em área de floresta secundária, nos ambientes com menor e maior disponibilidade de luz (PAR_{sf}), 1,72 e 9,11 mol fótons m⁻² dia⁻¹, respectivamente.

Variável	Pré-aclimatação (viveiro)		Floresta secundária	
	PAR _n	Fv/Fm	Fv/Fm – PAR _{sf} 1,72	Fv/Fm – PAR _{sf} 9,11
Fv/Fm	0,6 \pm 0,02	0,79 \pm 0,01	0,77	0,76
	3,8 \pm 0,10	0,76 \pm 0,01	0,81	0,78
	7,8 \pm 0,53	0,74 \pm 0,01	0,82	0,78
	16,7 \pm 0,66	0,66 \pm 0,01	0,80	0,78
RGR (mg g ⁻¹ dia ⁻¹)	PAR _n	RGR	RGR – PAR _{sf} 1,72	RGR – PAR _s 9,11
	0,6 \pm 0,02	2,82 \pm 0,5	5,47	10,6
	3,8 \pm 0,10	16,0 \pm 1,4	4,14	16,8
	7,8 \pm 0,53	17,2 \pm 0,9	2,52	11,4
	16,7 \pm 0,66	21,9 \pm 2,8	1,55	11,3
NAR (mg cm ⁻² dia ⁻¹)	PAR _n	NAR	NAR – PAR _{sf} 1,72	NAR – PAR _{sf} 9,11
	0,6 \pm 0,02	0,02 \pm 0,00	0,03	0,07
	3,8 \pm 0,10	0,16 \pm 0,02	0,03	0,15
	7,8 \pm 0,53	0,19 \pm 0,01	0,02	0,13
	16,7 \pm 0,66	0,31 \pm 0,02	0,02	0,15
LAR (dm ² g ⁻¹)	PAR _n	LAR	LAR – PAR _{sf} 1,72	LAR – PAR _{sf} 9,11
	0,6 \pm 0,02	1,63 \pm 0,06	1,53	1,2
	3,8 \pm 0,10	1,30 \pm 0,05	1,43	1,04
	7,8 \pm 0,53	1,01 \pm 0,07	1,27	0,73
	16,7 \pm 0,66	0,69 \pm 0,05	1,11	0,77

Para as plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$, não houve efeito significativo da PAR_{sf} em RGR (Figura 1A). A variação na PAR_{sf} afetou positivamente a variação em RGR das plantas PAR_n 3,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$ (Figura 1B) e PAR_n 7,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$ (Figuras 1C), com as primeiras apresentando melhores ajustes (acima de 60%). Nas plantas PAR_n 16,7 mol de fótons $m^{-2} dia^{-1}$ a RGR foi positivamente relacionada com a PAR_{sf} (Figura 1D). Entretanto, para essas últimas houve diminuição no crescimento em dois ambientes da floresta (PAR_{sf} abaixo de 4 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$), com valores negativos para RGR.

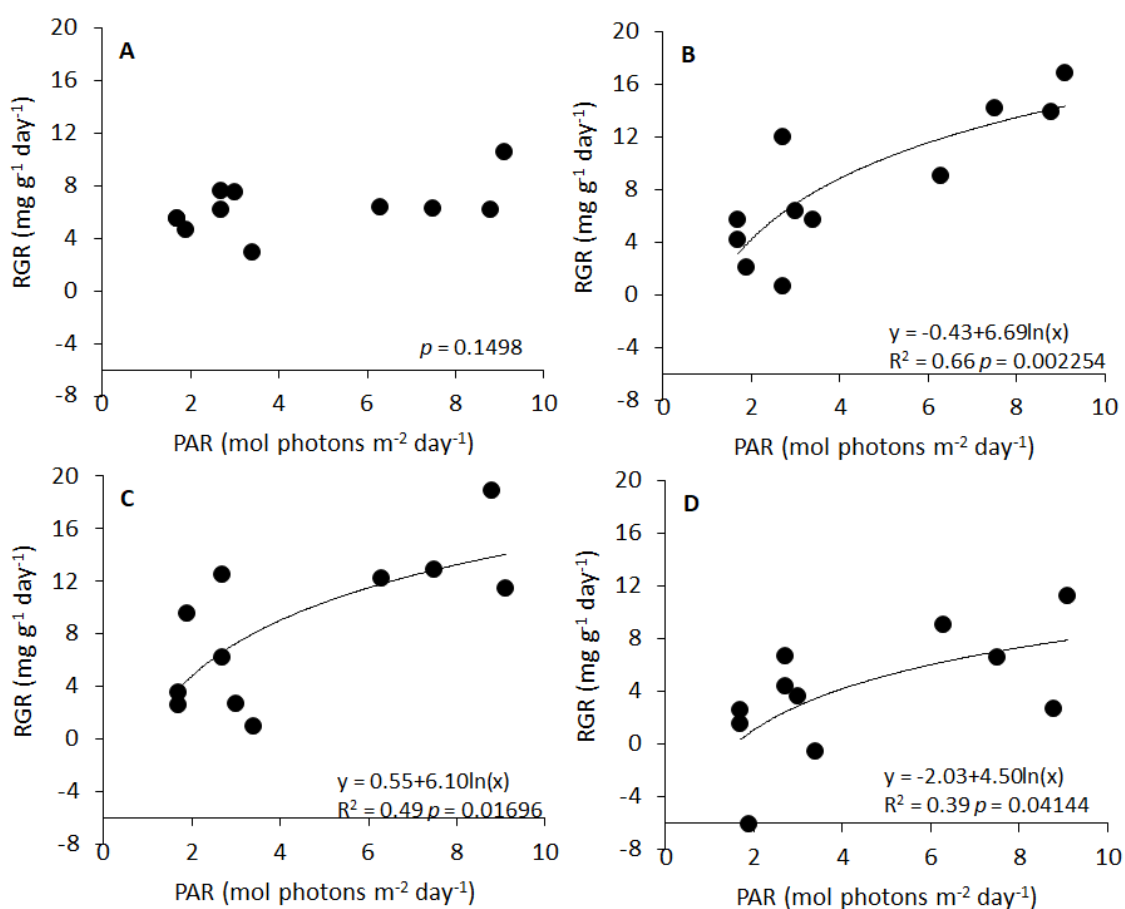


Figura1. Relação ente a taxa de crescimento relativo (RGR) e a radiação fotossinteticamente ativa média diária (PAR_{sf}) de plantas jovens de *Cariniana legalis* transferidas para área de floresta secundária do *campus* da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) após pré-aclimatação a diferentes tratamentos de luz (PAR_n). A) Plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; B) Plantas PAR_n 3,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; C) Plantas PAR_n 7,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; D) Plantas PAR_n 16,7 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$.

Não houve efeito significativo da PAR_{sf} em NAR para as plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$ (Figura 2A). A variação na PAR_{sf} afetou positivamente a variação em NAR das plantas PAR_n 3,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$ (Figura 2B) e PAR_n 7,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$ (Figura 2C), com primeiras apresentando melhores ajustes (acima de 60%). Nas plantas PAR_n 16,7 mol de fótons $m^{-2} dia^{-1}$, NAR (Figura 2D) foi positivamente relacionada com a PAR_{sf} .

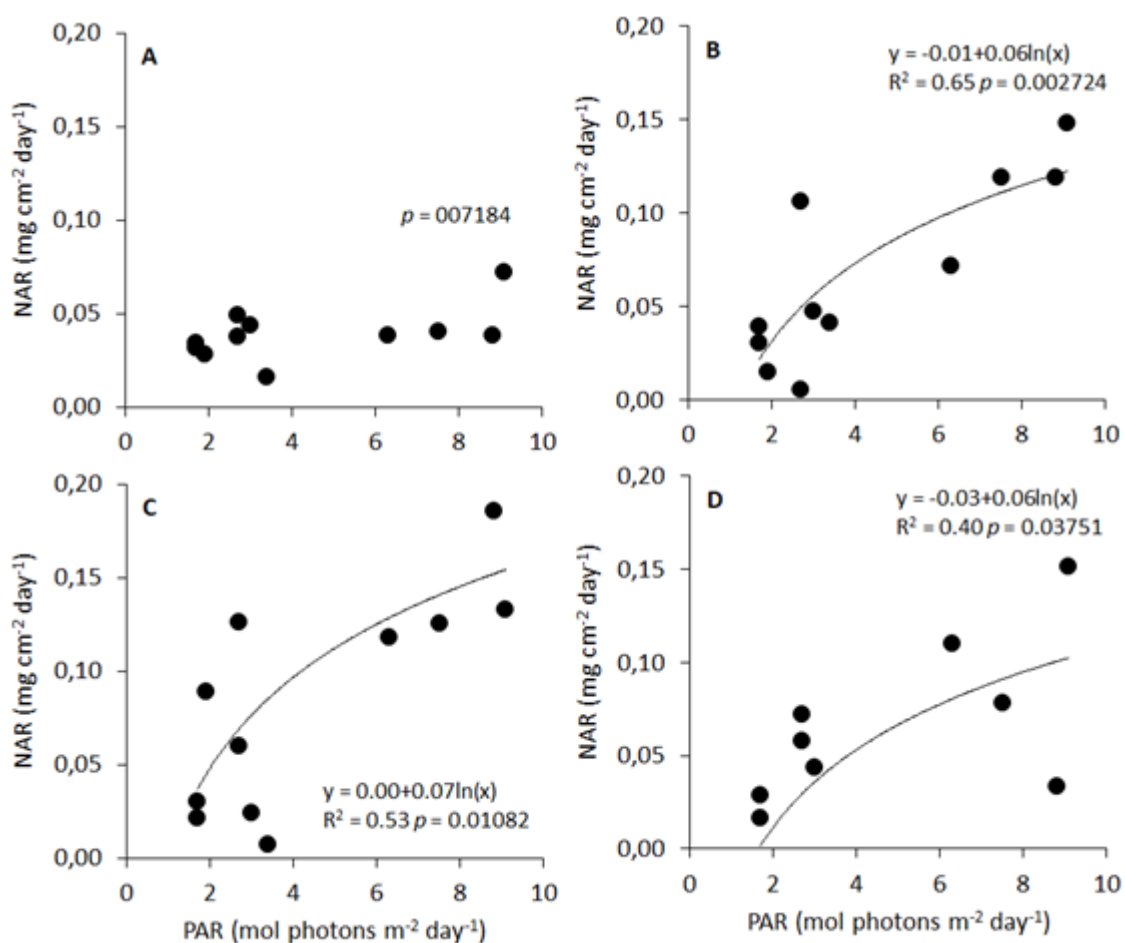


Figura 2. Relação entre a taxa assimilatória líquida (NAR) e a radiação fotossinteticamente ativa média diária (PAR_{sf}) de plantas jovens de *Cariniana legalis* transferidas para área de floresta secundária do campus da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) após prévia aclimação a diferentes tratamentos de (PAR_n). A) Plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; B) Plantas PAR_n 3,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; C) Plantas PAR_n 7,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; D) Plantas PAR_n 16,7 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$.

Não houve efeito significativo da PAR_{sf} em LAR para as plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$ (Figura 3A) e para as plantas PAR_n 16,7 mol $m^{-2} dia^{-1}$ (Figura 3D). Por outro lado, a variação em LAR foi negativamente relacionada com a variação na PAR_{sf} para as plantas PAR_n 3,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$ (Figura 3B) e PAR_n 7,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$ (Figura 3C).

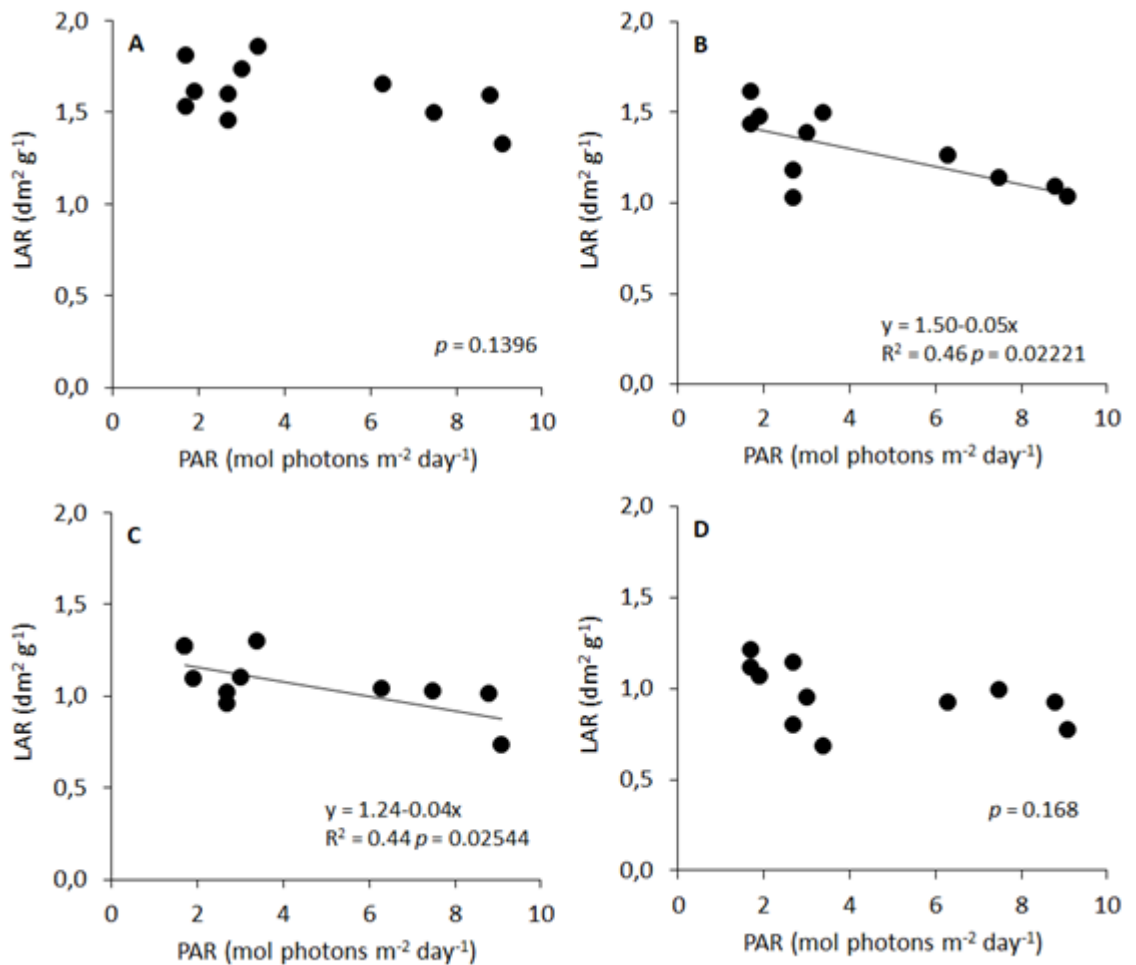


Figura 3. Relação entre a razão de área foliar (LAR) e a radiação fotossinteticamente ativa média diária (PAR_{sf}) de plantas jovens de *Cariniana legalis* transferidas para área de floresta secundária do campus da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) após prévia aclimatação a diferentes tratamento de luz (PAR_n). A) Plantas PAR_n 0,6 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; B) Plantas PAR_n 3,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; C) Plantas PAR_n 7,8 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$; D) Plantas PAR_n 16,7 mol fótons $m^{-2} dia^{-1}$.

Como estimativas apropriadas do WPLCP dependem de uma relação positiva entre a PAR e a RGR, não foi possível estimá-lo para as plantas PAR_n 0,6 mol fótons m⁻² dia⁻¹. Os valores do WPLCP para as plantas PAR_n 3,8, 7,8 e 16,7 mol de fótons m⁻² dia⁻¹ foram, 1,07, 0,92 e 1,57 mol fótons m⁻² dia⁻¹, respectivamente (Tabela 2).

De acordo com os dados do intervalo de confiança (IC 95%), podemos afirmar que não houve diferença entre os valores do WPLCP das plantas PAR_n 3,8 e 7,8 mol fótons m⁻² dia⁻¹. Por outro lado, os dados não nos forneceram evidências suficientes para afirmarmos que houve diferença significativa entre os valores dos WPLCPs das plantas PAR_n 3,8 e 16,7 mol fótons m⁻² dia⁻¹, e entre os WPLCPs das plantas PAR_n 7,8 e 16,7 mol fótons m⁻² dia⁻¹.

Tabela 2. Radiação fotossinteticamente ativa de pré-aclimação (PAR_n), ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP) e intervalo de confiança (95%) para plantas jovens de *Cariniana legalis* após transferência para área de floresta secundária.

PAR _n	WPLCP (mol fótons m ⁻² dia ⁻¹)	Intervalo de confiança 95%
3,8 ± 0,10	1,07	(0,75 – 1,53)
7,8 ± 0,53	0,92	(0,53 – 1,62)
16,7 ± 0,66	1,57	(0,96 – 2,56)

Discussão

A aclimação à disponibilidade de luz em condições controladas (PAR_n) influenciou no crescimento e no ponto de compensação de luz em escala de planta inteira após transferência para condições naturais (área de floresta).

A exposição a maiores disponibilidades de luz pode causar danos ao maquinário fotossintético, promovendo reduções na eficiência da fase fotoquímica da fotossíntese (Baker 2008). A fluorescência da clorofila é uma forma de se obter informações sobre a eficiência quântica do fotossistema II, por meio da razão F_v/F_m . Valores inferiores a 0,75 para essa razão são indicativos de fotoinibição (Björkman e Demmig 1987). Entretanto, os valores médios para a razão F_v/F_m no ambiente de maior disponibilidade de luz na floresta (PAR_{sf} 9,11 mol fótons m^{-2} dia^{-1}) indicaram que as plantas não estavam sob estresse luminoso. Portanto, é possível que plantas jovens de *C. legalis* apresentem capacidade de se adaptar a ambientes florestais com maior incidência de luz do que a obtida nesse estudo.

A capacidade das plantas em responder ao aumento ou à diminuição na disponibilidade de luz está relacionada a ajustes do maquinário fotossintético (escala de folhas), e de interações entre características morfológicas e fisiológicas (planta inteira) (Givnish 1988; Claussen 1996; Poorter 1999; Rozendaal et al. 2006; Valladares e Niinemets 2008). É possível que, para *C. legalis*, as restrições relacionadas à prévia aclimação ao sombreamento intenso (PAR_n 0,6 mol fótons m^{-2} dia^{-1}) tenham influenciado na falta de resposta de crescimento dessas plantas na área de floresta (PAR_{sf}), e na obtenção dos menores valores para a razão F_v/F_m nos locais de menor e maior PAR_{sf} . Entretanto, o maior crescimento (maiores RGR e NAR) nos ambientes da floresta pode estar demonstrando que essas plantas foram capazes de aproveitar incrementos na disponibilidade de luz. Esse resultado corrobora com os observados em outros estudos com essa mesma espécie em condições controladas (Lima et al. 2010; Costa 2017; Fagundes 2018), e no pleno sol em relação ao sombreamento natural (Lima et al. 2010).

As plantas não estão sujeiras apenas a variações drásticas na disponibilidade de radiação luminosa, mas também a variações em menor escala desse recurso (Montgomery e Chazdon 2002). Para *C. legalis*, as plantas PAR_n 3,8 e 7,8 mol fótons m^{-2} dia^{-1} responderam mais eficientemente à PAR_{sf} por meio de ajustes em LAR e em NAR. Provavelmente, essas respostas estão relacionadas com o fato dessas plantas

terem experimentado variações menos bruscas nas condições de luz com a transferência para a área de floresta. O maior investimento em LAR nos ambientes de PAR_{fg} inferior a $4 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ mostrou-se vantajoso para se alcançar um balan\u00e7o positivo de carbono. A maneira mais eficiente de maximizar a captura da luz em ambientes sombreados \u00e9 por meio de ajustes na morfologia foliar, aumentando a \u00e1rea foliar e alocando mais biomassa para as folhas (maior LAR) (Poorter 1999; Mengarda et al. 2009; Valladares e Niinemets 2008). Por outro lado, o maior investimento em NAR tornou-se vantajoso nos ambientes com PAR_{sf} superior a $6 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$, com as plantas podendo se beneficiar de maiores taxas fotossint\u00e9ticas nessas condi\u00e7\u00f5es (Poorter 1999), uma vez que n\u00e3o estavam sob dano fotoinibit\u00f3rio.

Nas plantas pr\u00e9-aclimatadas aos ambientes de maior disponibilidade de luz (PAR_n $16,7 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$), os ajustes em NAR parecem n\u00e3o ter sido suficientes para compensar a falta de ajustes em LAR em menores disponibilidades de luz na floresta. Tal fato poderia estar comprometendo o crescimento dessas plantas, em especial nos ambientes com PAR_{sf} inferior a $4 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ (sombreamento intenso ou sob pequenas clareiras) (Chazdon e Fetcher 1984; Valladares et al. 1997; Valladares et al. 2000). Para plantas que s\u00e3o transferidas de um ambiente de maior luminosidade para outro com menos luz, a aclima\u00e7\u00e3o do maquin\u00e1rio fotossint\u00e9tico parece assumir maior import\u00e2ncia para minimizar os custos de manuten\u00e7\u00e3o das folhas com maior capacidade fotossint\u00e9tica na sombra (Chazdon e Montgomery 2002). Esses resultados chamam a nossa aten\u00e7\u00e3o para as poss\u00edveis consequ\u00eancias da utiliza\u00e7\u00e3o de plantas que foram aclimatadas em condi\u00e7\u00f5es de maior disponibilidade no viveiro ou que foram submetidas ao processo de rustifica\u00e7\u00e3o, em \u00e1reas bem sombreadas do sub-bosque, com maior cobertura florestal.

Podemos afirmar que o WPLCP obtido ap\u00f3s a transfer\u00eancia para a \u00e1rea de floresta foi influenciado pela pr\u00e9-aclima\u00e7\u00e3o, uma vez que as plantas de maior PAR_n ($16,7 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) apresentaram maior valor para essa vari\u00e1vel. Esse aumento \u00e9 um indicativo da diminui\u00e7\u00e3o na toler\u00e2ncia \u00e0 sombra, por meio de aumento nos requerimentos de luz, estando de acordo com a nossa hip\u00f3tese. Al\u00e9m disso, inferimos que a falta de controle de poss\u00edveis fontes de varia\u00e7\u00e3o (fatores abi\u00f3ticos e bi\u00f3ticos) nos ambientes da floresta pode ter influenciado na obten\u00e7\u00e3o da ampla varia\u00e7\u00e3o nos intervalos de confian\u00e7a para os WPLCPs obtidos. Em fun\u00e7\u00e3o disso, n\u00e3o foi poss\u00edvel diferenciar o WPLCP das plantas PAR_n $16,7 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ em rela\u00e7\u00e3o aos WPLCPs das plantas PAR_n $3,8$ e $7,8 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$.

Conclusões

Esse estudo evidenciou a necessidade de, quando possível, planejar as condições de luz do ambiente de cultivo das plantas de acordo com a demanda que se pretende atender, visando garantir uma melhor aclimatação nas futuras condições de plantio. Nesse sentido, nossos resultados nos permitem afirmar que a prévia aclimatação à disponibilidade de luz, durante a fase inicial de crescimento, em condições controladas (viveiro) influenciou nas respostas de crescimento e no WPLCP *C. legalis* após transferência para condições naturais (floresta). Provavelmente, por terem experimentado variações menos bruscas nas condições de luz com a transferência para a área de floresta, as plantas PAR_n 3,8 e 7,8 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ responderam mais eficientemente ao gradiente de PAR_{sf} (1,72 a 9,11 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$). Por outro lado, as plantas pré-aclimatadas à maior disponibilidade de luz (PAR_n 16,7 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$) apresentaram o maior WPLCP, indicando sua menor tolerância à sombra. Também inferimos que a ampla variação nos intervalos de confiança dos WPLCPs pode estar relacionada com a falta de controle de possíveis fontes de variação (abióticas ou bióticas) na área de floresta.

Apesar de não ter sido objeto desse estudo, observamos danos foliares causados por herbívoros na área de floresta. Assim, salientamos que esse aspecto biótico deve ser considerado em outros trabalhos que visam elucidar aspectos relacionados com a reintrodução de *C. legalis*.

Referências

- Amorim, A.M.; Fiaschi, P.; Jardim, J.G.; Thomas, W.W.; Clifton, B.C.; Carvalho, A.M.V. 2005 The vascular plants of a forest fragment in Southern Bahia, Brazil. *SIDA* 21(3): 1727-1752.
- Baker, N.R. 2008 Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review Plant Biology* 59: 89-113.
- Baltzer, J.L.; Thomas, S.C. 2007 Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology* 95: 1208-1221.
- Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1980 Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Beckage, B.; Clark, J.S. 2003 Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84(7): 1849-1861.
- Björkman, O.; Demmig, B. 1987 Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Carvalho, P.E.R. 1994 Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA-CNPQ/SPI, Brasília, Brasil.
- Chazdon, R.L.; Fetcher, N. 1984 Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 72(2): 553-564.
- Chazdon, R.L.; Montgomery, R.A. 2002 La adquisición de carbono em las plantas. In: Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ).
- Claussen, J.W. 1996 Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *Forest Ecology and Management* 80: 245-255.
- Coste, S.; Roggy, J-C.; Imbert, P.; Born, C.; Bonal, D.; Dreyer, E. 2005 Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. *Tree Physiology* 25: 1127-1137.
- Costa, G.S. 2017 Pigmentos foliares, fotossíntese e crescimento de plantas jovens de *Cariniana* spp (Lecythidaceae) em função da disponibilidade de radiação luminosa. Dissertação – Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) – Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

- Dos Anjos, L.; Oliva, M.A.; Kuki, K.N.; Mielke, M.S.; Ventrella, M.C.; Galvão, M.F.; Pinto, L.R.M. 2015 Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. *Trees* 29: 247-258.
- Fagundes, M.C. 2018 Crescimento e trocas gasosas foliares de duas espécies arbóreas tropicais sob baixa disponibilidade de luz. Dissertação – Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) – Programa de Pós-graduação em Botânica.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D.; Lertzman, K.P. 1999 Gap Light Analyzer (GLA). Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright©1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Givnish, T.J. 1988 Adaptation to Sun and shade: A Whole-Plant Perspective. *Australian Journal Plant Physiology* 15: 63-92.
- Gommers, C.M.M.; Visser, E.J.W.; St Onge, K.R.; Voesenek, L.A.C.J.; Pierik, R. 2013 Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends in Plant Science* 18(2): 65-71.
- Hogan, K.P.; Machado, J.L. 2002 La luz solar: consecuencias biológicas y medición. In: Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ).
- Hunt, R., Thomas, B., Murphy, D., Murray, D. 2003 Growth analysis, individual plants. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* 2: 579-588.
- Kuptz, D.; Gramz, T.E.E.; Gunter, S. 2010 Light acclimation of four native tree in felling gaps within a tropical mountain rainforest. *Trees*, 24: 117-127.
- Lima, M.A.O.; Mielke, M.S.; Lavinsky, A.O.; França, S.; Almeida, A-A.F.; Gomes, F.P. 2010 Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. *Scientia Forestalis* 38(87): 527-534.
- Lusk, C.H.; Jorgensen, M.A. 2013 The whole-plant compensation point as a measure of juvenile tree light requirements. *Functional Ecology* 27: 1286-1294.
- Lüttge, U. 2008 *Physiological Ecology of Tropical Plants*. 2 ed. Springer, 458p.
- Mengarda, L.H.G.; Souza, R.L.F.; Campostrini, E.; Reis, F.O.; Vendrame, W.A.; Cuzzuol, G.R.F. 2009 Light as na indicator of ecological succession in brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.). *Brazilian Journal Plant Physiology* 21(1): 55-64.

- Montgomery, A.; Chazdon, R. L. 2002 Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps *Oecologia* 131:165–174.
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L.; Iriarte, S.V.B. 1999 Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80(6): 1908-1926.
- Piotto, D.; Rolim, S.G.; Montagnini, F.; Calmon, M. 2018 Sistemas silviculturais com espécies nativas na Mata Atlântica: Panorama, oportunidades e desafios. In: Rolim, S.G.; Piotto, D. (Eds.) *Silvicultura e Tecnologia de espécies da Mata Atlântica*. Editora Rona, Belo Horizonte, 165p.
- Poorter, L. 1999 Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- Poorter, L.; Bongers, L.; Bongers, F. 2006 Architecture of 54 most-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87, 1289-1301.
- Rappaport, D., Montagnini, F. 2014 Tree species growth under a rubber (*Hevea brasiliensis*) plantation: native restoration via enrichment planting in southern Bahia, Brazil. *New Forest* 45: 715-732.
- Reis, J.R.M.; Fontoura, T. 2009 Diversidade de bromélias epífitas na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Teimoso-Jussari, BA. *Biota Neotropica* 9(1): 73-79.
- Rolim, S.G.; Piotto, D.; Orellana, E. 2018 Modelos de crescimento em diâmetro para 35 espécies da mata atlântica em plantios experimentais no norte do Espírito Santo. In: Rolim, S.G.; Piotto, D. (Eds.) *Silvicultura e Tecnologia de espécies da Mata Atlântica*. Editora Rona, Belo Horizonte, 165p.
- Rozendaal, D.M.A.; Hurtado, V.H.; Poorter, l. 2006 Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.
- Sambuichi, R.H.R.; Mielke, M.S.; Pereira, C.E. (eds.) 2009 *Nossas árvores: conservação, uso e manejo de árvores nativas no sul da Bahia*. Editus: Ilhéus, BA. 296 p.
- Sanches, M.C., Ribeiro, S.P., Dalvi, V.C., Silva Junior, M.B., Sousa, H.C., Lemos-Filho, J.P. 2010 Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees* 24: 79-88.

- Santos, M.L.S.; França, S.; Gomes, F.P.; Nascimento, J.L.; Dos Anjos Silva, L.; Mielke, M.S. 2012 Low light availability affects leaf gas exchange, growth and survival of *Euterpe edulis* seedlings transplanted into the understory of an anthropic tropical rainforest. *Southern Forests* 74(3): 167-174.
- Trichon, V.; Walter, J-M.N.; Laumonier, Y. 1998 Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137: 227-244.
- Valladares, F.; Allen, M.T.; Pearcy, R.W. 1997 Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.
- Valladares, F.; Wright, S.J.; Lasso, E.; Kitajima, K.; Pearcy, R.W. 2000 Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rain forest. *Ecology* 81(7): 1925-1936.
- Valladares, F.; Niinemets, U. 2008 Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review Ecology Evolution Systematics*. 39: 237-257.
- Valladares, F.; Laanisto, L.; Niinemets, U.; Zavala, M.A. 2016 Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecology & Diversity* 9(3): 237-251.

CAPÍTULO 3

A herbivoria simulada afeta as respostas de plantas jovens de *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae) à variação na disponibilidade de luz

Marayana Prado Pinheiro¹, Ândrea Carla Dalmolin², Ana Cristina Schilling³, Marcelo Schramm Mielke⁴

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA, Brasil

² Centro de Formação em Ciências e Tecnologias Agroflorestais, Universidade Federal do Sul da Bahia, Rodovia Jorge Amado km 22, Ilhéus, BA, Brasil

³ Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, Ilhéus, BA, Brasil

⁴ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, Ilhéus, BA, Brasil

Resumo

Considerando que danos herbívoros podem limitar as respostas ao sombreamento, e a rara ocorrência de plântulas e indivíduos jovens de *Cariniana legalis* em ambientes sombreados, esse estudo teve por objetivo analisar os efeitos da herbivoria simulada no crescimento e na partição de biomassa de plantas jovens dessa espécie crescendo sob uma ampla disponibilidade de luz, focada no sub-bosque. Após aclimatamos as plantas a uma ampla faixa de disponibilidade de luz (0,67 a 20,6 mol fótons m⁻² dia⁻¹), aplicamos dois tratamentos de herbivoria simulada, diferindo na intensidade do dano, além de mantermos um tratamento sem danos. De maneira geral, as plantas sem danos apresentaram maior crescimento do que as plantas danificadas. O menor investimento em biomassa foliar demonstrou a menor capacidade das plantas danificadas em reagir à perda de área foliar (herbivoria simulada) nos ambientes mais sombreados, o que pode estar relacionado com a rara ocorrência de *C. legalis* sob sombra densa no sub-bosque

florestal. Além disso, a perda de área foliar diminuiu a tolerância à sombra, como evidenciado pelos maiores pontos de compensação de luz em escala de planta inteira das plantas danificadas em relação às plantas sem danos. Por outro lado, o aumento o investimento na biomassa foliar das plantas danificadas com o aumento na disponibilidade de luz, corresponde a registros da ocorrência sob pequenas e médias clareiras em florestas semidecíduas. Além de comprovarem que a perda de área foliar diminuiu a tolerância à sombra, os resultados obtidos nesse estudo fornecerem subsídios para classificarmos *C. legalis* como uma espécie parcialmente tolerante à sombra.

Palavras-chave: floresta atlântica, jequitibá-rosa, radiação luminosa, tolerância à sombra.

Introdução

A radiação luminosa é um dos recursos de maior influência na sobrevivência e no crescimento das plantas (Lüttge 2008; Valladares e Niinemets 2008). Em ecossistemas florestais, a cobertura promovida pelo dossel controla sua quantidade, qualidade e distribuição (Nicotra et al. 1999; Chazdon e Montgomery 2002; Lüttge 2008), tornando o sub-bosque um ambiente de escassez e de grande variabilidade em relação a esse recurso (Hogan e Machado 2002).

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) é a fração da radiação solar utilizada no processo fotossintético, correspondente ao espectro de radiação luminosa (ou luz). Considerando que a diminuição na disponibilidade de PAR limita diretamente o processo fotossintético e, conseqüentemente, o ganho de carbono, pesquisas têm se voltado para a ecofisiologia de espécies arbóreas em relação à sua tolerância à sombra (Givnish 1988; Poorter et al. 2006; Valladares e Niinemets 2008; Yang et al. 2013). Tratada como um conceito espécie-específico (Gratani 2014), a tolerância à sombra relaciona-se com a capacidade em manter um balanço positivo de carbono sob baixos níveis de radiação luminosa.

Seja pela maximização do ganho de carbono, ou pela minimização de suas perdas, duas hipóteses não excludentes, buscam debater a tolerância à sombra (Valladares e Niinemets 2008). Segundo a hipótese do ganho de carbono (Givnish 1988), quando submetidas ao sombreamento, espécies tolerantes apresentam

características que otimizam a eficiência no uso da luz e o ganho de carbono. Maior conteúdo de clorofilas, maior área foliar e maior alocação de biomassa para os tecidos foliares estão entre as características apresentadas pelas espécies tolerantes (Givnish 1988; Poorter 1999; Evans e Poorter 2001; Valladares e Niinemets 2008). A hipótese de tolerância ao estresse (Kitajima 1994), por outro lado, sugere que a tolerância à sombra está relacionada com a manutenção dos recursos capturados, maximizando a resistência a estresses, como herbivoria e danos causados por patógenos. Assim, as espécies tolerantes adotariam uma estratégia mais conservativa, alocando a maior parte da biomassa (carboidratos) para órgãos de reserva (raízes e caules) e não para a captura de luz, favorecendo sua persistência em ambientes sombreados (Myers e Kitajima 2007; Valladares e Niinemets 2008).

Na busca de uma medida padronizada de tolerância à sombra, estudos têm relatado o papel promissor do ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP) em prever os requerimentos mínimos de luz necessários para que ocorra um balanço positivo de carbono (Poorter 1999; Baltzer e Thomas 2007a; Baltzer e Thomas 2007b; Lusk e Jorgensen 2013). O WPLCP é avaliado como o intercepto da relação entre a taxa de crescimento relativo e a PAR, podendo ser considerado como uma medida de eficiência do uso da luz, sob baixa disponibilidade desse recurso. De acordo com a hipótese do ganho de carbono, plantas adaptadas à sombra podem alcançar um baixo WPLCP diminuindo seus custos metabólicos, através de uma menor taxa de respiração no escuro e de menor ponto de compensação de luz em escala de folhas (Baltzer e Thomas 2007a; Lusk e Jorgensen 2013).

Considerando o sentido ecológico da sombra, esta é muito mais do que a diminuição na disponibilidade de luz, pois envolve fatores ambientais, abióticos e bióticos que afetam as plantas (Valladares et al. 2016). Dessa forma, a habilidade de tolerância a esse estresse ambiental pode ser modificada pela ocorrência simultânea de múltiplos outros estresses (Kitajima 1994; Valladares e Niinemets 2008; Valladares et al. 2016). Juntamente com a luz, a herbivoria está entre os principais fatores envolvidos no trade-off entre o crescimento e sobrevivência no sub-bosque (Poorter 1999; Salgado-Luarte e Gianoli 2017). Isso se deve ao fato de que nesse ambiente, a recuperação da área foliar perdida é mais custosa do que em ambientes abertos, podendo influenciar negativamente na sobrevivência e na habilidade das plantas em responder à diminuição da disponibilidade de luz (Blundell e Peart 2001; Salgado-Luarte e Gianoli 2011; Salgado-Luarte e Gianoli 2012).

Dessa forma, é sugerido que a sobrevivência em ambientes sombreados dependeria de estratégias que diminuam o crescimento, mas que aumentem a recuperação dos danos foliares (Blundell e Peart 2001; Salgado-Luarte e Gianoli 2012). Essas estratégias estão relacionadas com a necessidade de se controlar o maior risco de mortalidade devido à diminuição na eficiência de captura da luz (Alabarce e Dillenburg 2014). Segundo Lusk e Jorgensen (2013), o maior valor do WPLCP obtido para *Weinmannia racemosa*, uma espécie tolerante à sombra da floresta temperada úmida (Nova Zelândia), foi devido à herbivoria causada por mamíferos. De acordo com esses autores, a perda de recursos pela ação dos herbívoros fez com os requerimentos de luz fossem maiores para que as plantas atingissem um crescimento positivo.

O desenvolvimento de pesquisas científicas, aliado à preocupação mundial com a recuperação da biodiversidade original das florestas, busca acessar o potencial das espécies arbóreas nativas em tolerar múltiplos estresses ambientais (Valladares et al. 2016). Uma vez que danos causados por herbívoros podem limitar as respostas plásticas das plantas, estudos ecofisiológicos sobre o potencial de tolerância à sombra devem incorporar as implicações dessa limitação nas estratégias de alocação de recursos e de crescimento apresentadas pelas espécies no sub-bosque (Blundell e Peart 2001; Salgado-Luarte e Gianoli 2012).

Devido ao seu papel ecológico na manutenção da flora e fauna associadas (Reis e Fontoura 2009), sua tolerância à sombra e ao seu potencial madeireiro (Carvalho 1994; Amorim et al. 2005; Rolim et al. 2018), *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze é considerada promissora para uso em plantios de enriquecimento (Piotto et al. 2018). Conhecida como jequitibá-rosa, *C. legalis* é uma das espécies arbóreas nativas de maior porte da floresta atlântica brasileira, e encontra-se distribuída, principalmente, nas florestas ombrófilas e estacionais (semidecíduais), do Paraná até Alagoas (Smith et al. 2016). Essa espécie cresce e se desenvolve no sub-bosque, mas necessita de clareiras para alcançar e compor o dossel florestal ou a condição de emergente, quando adulta (Sanches et al. 2010). Apesar de ser classificada como tolerante à sombra (Ribeiro et al. 2005; Favaretto et al. 2011), são raros os registros de plântulas de *C. legalis* no sub-bosque. Porém, Sanches et al. (2010) relataram a ocorrência de indivíduos jovens crescendo sob pequenas clareiras em área de floresta tropical semidecídua.

Considerando que danos herbívoros podem limitar as respostas ao sombreamento, e a observação da ocorrência de danos foliares em *C. legalis* no sub-bosque florestal (Capítulo 2), esse estudo teve por objetivo analisar os efeitos da

herbivoria simulada no crescimento e na partição de biomassa de plantas jovens dessa espécie crescendo sob uma ampla disponibilidade de luz. Assim, conduzimos esse estudo em condições controladas (viveiro), simulando um dano biótico (redução da área foliar).

Testamos a hipótese de que a diminuição da área foliar, pela herbivoria simulada, modifica as respostas de plantas jovens de *C. legalis* em relação à disponibilidade de luz, aumentando os requerimentos quanto a esse recurso e, conseqüentemente, aumentando o WPLCP.

Material e Métodos

Local de estudo, material vegetal e delineamento

O experimento foi realizado na Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), localizada em Ilhéus, Bahia, Brasil (39°13'59"O; 14°45'15"S). As plantas foram produzidas no viveiro do Instituto Floresta Viva, Serra Grande, Uruçuca, Bahia, Brasil (39°7'60"O; 14°31'0"S). Com 9 meses de idade, 235 plantas foram trazidas para o viveiro da UESC. Desse total, 225 foram transplantadas para sacos plásticos de 1,5 L, contendo como substrato solo de agrofloresta com cacau e, colocadas em tubos PVC de 100 mm de diâmetro e 250 mm de altura, com dois furos laterais para drenagem de água.

Foram obtidos 5 tratamentos de luz por meio de estruturas de madeira de 1,2 x 1,2 x 1,0 m cobertas com diferentes arranjos de camadas de telas sombreadoras pretas, sendo estes dispostos sob seis bancadas de metal com 1,5 m de largura e 4,5 m de comprimento. Um tratamento de luz foi obtido pela própria tela do viveiro. O delineamento experimental foi em blocos ao acaso, em que cada tratamento de luz foi repetido três vezes (3 blocos), totalizando 15 ambientes. Em cada ambiente foram colocadas 15 plantas, totalizando 45 plantas por tratamento de luz. As plantas foram regadas diariamente para evitar restrição hídrica. O experimento foi conduzido no período de agosto a novembro de 2017.

Para o monitoramento da radiação fotossinteticamente ativa (PAR), da temperatura (T) e da umidade relativa do ar (RH) no viveiro foi instalada uma estação micrometeorológica Hobo Pro V2 Data Logger (Onset, USA), que permaneceu fixa

durante todo o período experimental. O déficit de pressão de vapor do ar (VPD) foi calculado a partir dos valores de T e RH. Em cada repetição, a PAR foi monitorada utilizando-se sensores de radiação luminosa S-LIA-M003, acoplados a dataloggers Hobo Micro Station Data Logger H21-000 (Onset, USA). Foram utilizadas duas estações, com três sensores cada. Uma estação permaneceu fixa em uma mesma bancada e, com a outra, foi realizado um rodízio entre as demais, com 8 dias por bancada. Os dados de PAR foram coletados a cada segundo, sendo armazenadas as médias a cada 10 minutos. Ao final do experimento, a PAR total diária ($\text{mol m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) foi calculada a partir dessas médias, levando-se em consideração o período compreendido entre o nascer e pôr do sol. Foram estabelecidos modelos de regressão linear entre os valores de PAR obtidos no viveiro e nos ambientes de luz. Utilizando-se as equações de regressão obtidas com esses modelos, foram estimados os valores de PAR nos ambientes onde não foi possível manter o sensor fixo. Os valores de PAR variaram entre 0,67 a 20,6 mol de fótons $\text{m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Durante o experimento os valores da temperatura média diária, noturna e máxima foram 25°C, 20°C e 32,1°C, respectivamente. O VPD médio diário e o máximo foram 0,7 kPa e 2,1 kPa, respectivamente.

Herbivoria simulada

Após 31 dias, em cada ambiente de luz, as plantas foram divididas, aleatoriamente, em três grupos (5 plantas por grupo), e estas não apresentavam sinais de herbivoria foliar. No primeiro grupo, as folhas das plantas foram mantidas intactas, sem nenhum tipo de dano, correspondendo às plantas controle ou sem dano (SD). Em cada um dos dois grupos restantes foi aplicado apenas um tratamento de herbivoria simulada, que diferiram na intensidade do dano. No tratamento de “dano parcial” (DP), os cortes foram aplicados apenas nas folhas do terço superior das plantas. Esse tratamento foi pensado com base em observações da ocorrência de danos causados por herbívoros, principalmente, nas folhas da região apical. No tratamento de dano total (DT), mais severo, os cortes foram aplicados em todas as folhas. Os tratamentos de danos foram aplicados apenas uma vez.

Pesquisadores utilizam tesoura (Salgado-Luarte e Gianoli 2011; Pardo et al. 2016) ou perfuradores (Varnagiryte-Kabusinskiene et al. 2015) na tentativa de mimetizar o dano causado por herbívoros observado em condições naturais. Nesse

estudo, os cortes foram realizados perpendicularmente à nervura central da folha, utilizando-se tesoura. Assim, com a manutenção da nervura central, buscamos simular a herbivoria foliar observada em condições naturais.

Crescimento e partição de biomassa

No início do experimento (tempo 0), 10 plantas foram utilizadas para obtenção da área foliar (LA), da massa seca das raízes (RDM), dos caules (SDM), folhas (LDM) e total (TDM). A LA foi obtida utilizando-se um medidor de área LI-3100 (Li-Cor, USA). A TDM foi determinada por meio de secagem em estufa de circulação forçada de ar a 60°C, até atingir massa constante, mensurada em balança de precisão. Após 70 dias da aplicação dos tratamentos de herbivoria simulada foi contabilizado o número de folhas (LN), bem como obtida a LA e a biomassa de todas as plantas. A partir desses valores, foram calculados a área foliar individual ($ILA = LA/LN$), a massa foliar específica ($LMA = LDM/LA$), a razão de massa de raiz ($RMR = RDM/TDM$), razão de massa de caule ($SMR = SDM/TDM$), razão de massa de folhas ($LMR = LDM/TDM$), a razão de área foliar ($LAR = LA/TDM$), a taxa de crescimento relativo ($RGR = \ln TDM - \ln TDM_0 / t$) e a taxa assimilatória líquida ($NAR = (TDM - TDM_0 / LA - LA_0) (\ln LA - \ln LA_0 / t)$), onde TDM e LA correspondem à biomassa e área foliar obtidas no final do experimento (110 dias), e TDM_0 e LA_0 correspondem às obtidas no início do experimento (tempo 0) (Hunt 2003).

Ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP)

O WPLCP para cada tratamento de dano (SD, DP e DT) foi determinado segundo metodologia de Lusk e Jorgensen (2013). O WPLCP é o valor de PAR em que a reta intercepta o eixo x, ou seja, quando $RGR = 0$. Foram utilizados os valores de PAR obtidos nos 15 ambientes de luz: 0,67; 0,74; 1; 1,7; 1,8; 1,9; 3,7; 3,9; 4,4; 8,7; 9,2; 10; 18,8; 20 e 20,6 mol m⁻² dia⁻¹.

Análise estatística

Para verificar se houve efeito da disponibilidade de luz e dos tratamentos de danos (p -dano) e se houve interação entre esses estresses nas variáveis analisadas foram realizadas análises de covariância (ANCOVA). Modelos individuais para cada tratamento foram utilizados quando houve efeito significativo da interação entre a disponibilidade de luz e efeito do dano (p -interação) e/ou efeito do dano (p -dano) apenas. A análise da influência da luz nas variáveis RGR, NAR, LAR, RMR, SMR e LMR, em escala de planta inteira, e LA, LN, ILA e LMA em escala de folhas, foram realizadas mediante análise de regressão. Os intervalos de confiança e as estimativas de erro nos permitiram comparações entre os valores de WPLCP, segundo metodologia de Lusk e Jorgensen (2013). Consideramos que não houve diferença significativa entre os pontos de compensação entre plantas dos diferentes tratamentos de danos somente se o valor do WPLCP de cada tratamento estivesse dentro do intervalo de confiança do WPLCP do outro tratamento.

Em todas as análises foi considerando o nível de significância de 5%. As análises estatísticas foram realizadas no Software R.

Resultados

Todas as plantas sobreviveram ao período experimental. A herbivoria simulada influenciou todas as variáveis, exceto a razão de massa de caule (SMR), o número de folhas (LN) e a massa foliar específica (LMA); porém, SMR e LMA foram afetados significativamente pela interação entre a disponibilidade de luz e a herbivoria simulada (p -dano) (Tabela 1). Dessa forma, a análise de covariância (ANCOVA) demonstrou a necessidade do uso de modelos individuais para cada tratamento para todas as variáveis, exceto para LN (Tabela 1).

Tabela 1. Efeito da interação entre a disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (*p*-interação) e da herbivoria simulada (*p*-dano) nas variáveis: taxa de crescimento relativo (RGR, mg g⁻¹ dia⁻¹), taxa assimilatória líquida (NAR, dm² dia⁻¹), razão de área foliar (LAR, dm² g⁻¹), razão de massa de raiz (RMR), razão de massa de caule (SMR), razão de massa de folhas (LMR), área foliar (LA, cm²), número de folhas (LN), área foliar individual (ILA, cm²) e massa foliar específica (LMA, g m⁻²) de plantas jovens de *Cariniana legalis*.

Variável	<i>p</i> -interação	<i>p</i> -dano
RGR	0,465	3,59e-05*
NAR	0,199	0,00656*
LAR	0,000*	0,00110*
RMR	0,002*	0,00738*
SMR	0,043*	0,054504
LMR	0,003*	0,00766*
LA	0,369	0,00166*
LN	0,190	0,621
ILA	0,40	9,48e-07*
LMA	0,028*	0,3524

**p*<0,05

De maneira geral, as plantas sem danos (SD) apresentaram maior crescimento do que as plantas com danos parcial (DP) e dano total (DT). A disponibilidade de luz exerceu efeito significativo e positivo na taxa de crescimento relativo (RGR) e na taxa assimilatória líquida (NAR) para as plantas dos três tratamentos, explicando mais de 80% da variação dessas variáveis.

Para as plantas SD, a RGR (Figura 1A) variou de 4,34 mg g⁻¹ dia⁻¹ (em 0,67 mol fótons m⁻² dia⁻¹) a 20,7 mg g⁻¹ dia⁻¹ (em 20 mol fótons m⁻² dia⁻¹), seguidas pelas plantas DP (Figura 1D) e DT (Figura 1G). Os menores valores de RGR para as plantas DP e DT foram 1,57 mg g⁻¹ dia⁻¹ (em 0,67 mol fótons m⁻² dia⁻¹) e 1,87 mg g⁻¹ dia⁻¹ (em 1 mol fótons m⁻² dia⁻¹), respectivamente. Os maiores valores de RGR para as plantas DP e DT foram 16,2 mg g⁻¹ dia⁻¹ (em 20,6 mol m⁻² dia⁻¹) e 15,7 mg g⁻¹ dia⁻¹ (em 18,8 mol fótons m⁻² dia⁻¹), respectivamente. Para NAR foi observada a tendência, com os maiores valores, de forma geral, para as plantas SD (Figura 1B), seguidas pelas plantas DP (Figura 1E) e pelas plantas DT (Figura 1H). Entretanto, as plantas DT apresentaram maiores valores de RGR (Figura 1G) e NAR (Figura 1H) do que as plantas SD e DP nos

ambientes de 8,7 e 18,8 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Quanto à razão de área foliar (LAR), a variação na disponibilidade de PAR teve efeito apenas nas plantas SD (Figura 1C), explicando 86% da sua variação, havendo diminuição de LAR com o aumento na disponibilidade de luz.

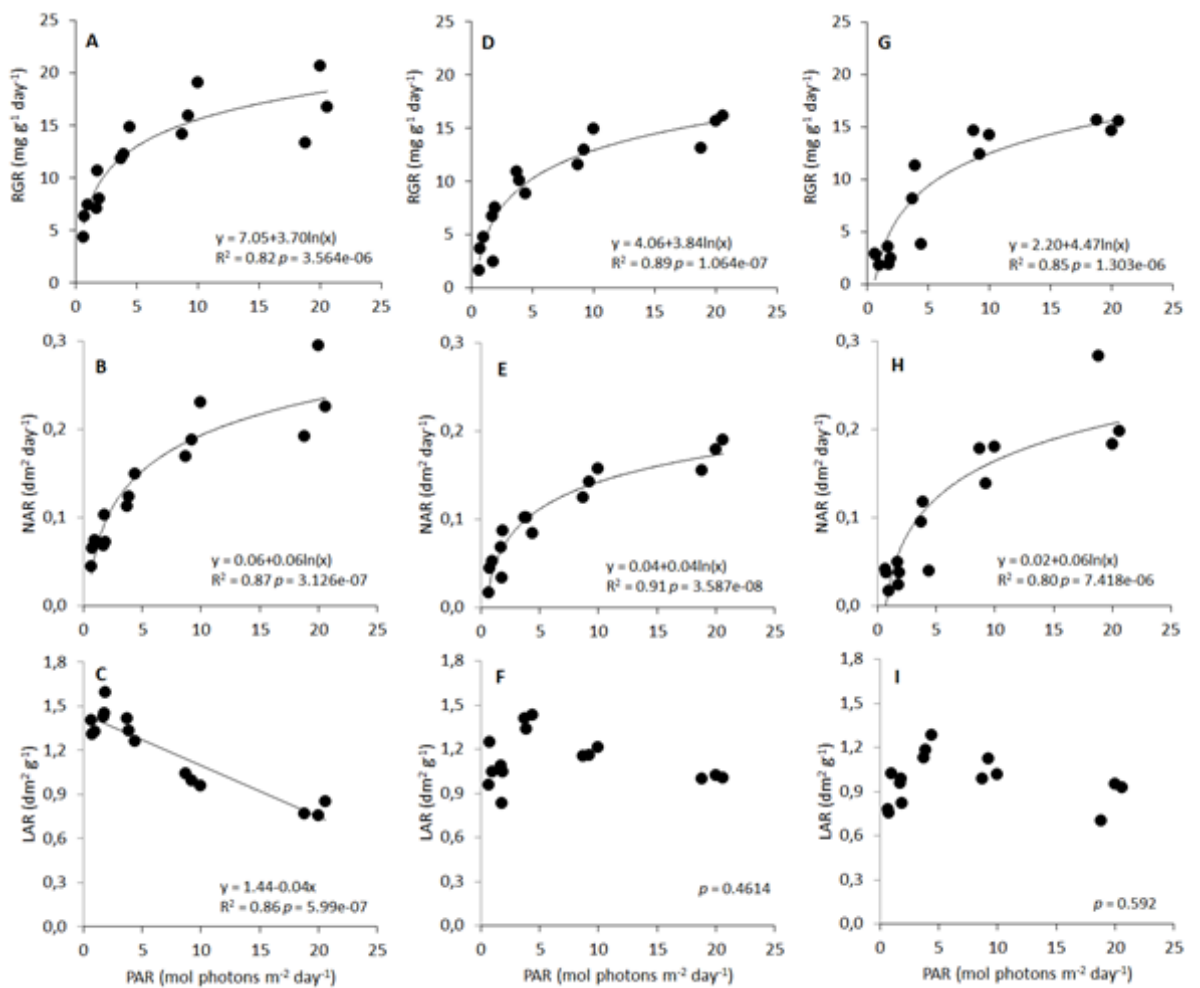


Figura 1. Relações entre a taxa de crescimento relativo (RGR), a taxa assimilatória líquida (NAR) e a razão de área foliar (LAR) em função da variação na disponibilidade de PAR para plantas jovens de *Cariniana legalis* submetidas a três tratamentos de herbivoria simulada: sem dano (SD, letras A, B e C), dano parcial (DP, letras D, E e F) e dano total (DT, letras G, H e I).

Para as plantas SD não houve efeito significativo da disponibilidade de PAR na partição de biomassa de raiz (RMR, Figura 2A), caule (SMR, Figura 2B) e folhas (LMR, Figura 2C). Em relação às plantas danificadas (DP e DT), houve diminuição na alocação de biomassa para as raízes (Figura 2D e Figura 2E) e caule (Figura 2G e Figura 2H) com o aumento na disponibilidade de luz. Houve correlação positiva entre a disponibilidade de PAR e LMR para as plantas danificadas, com as plantas DP (Figura 2F) apresentando, de maneira geral, maiores valores do que as plantas DT (Figura 2I).

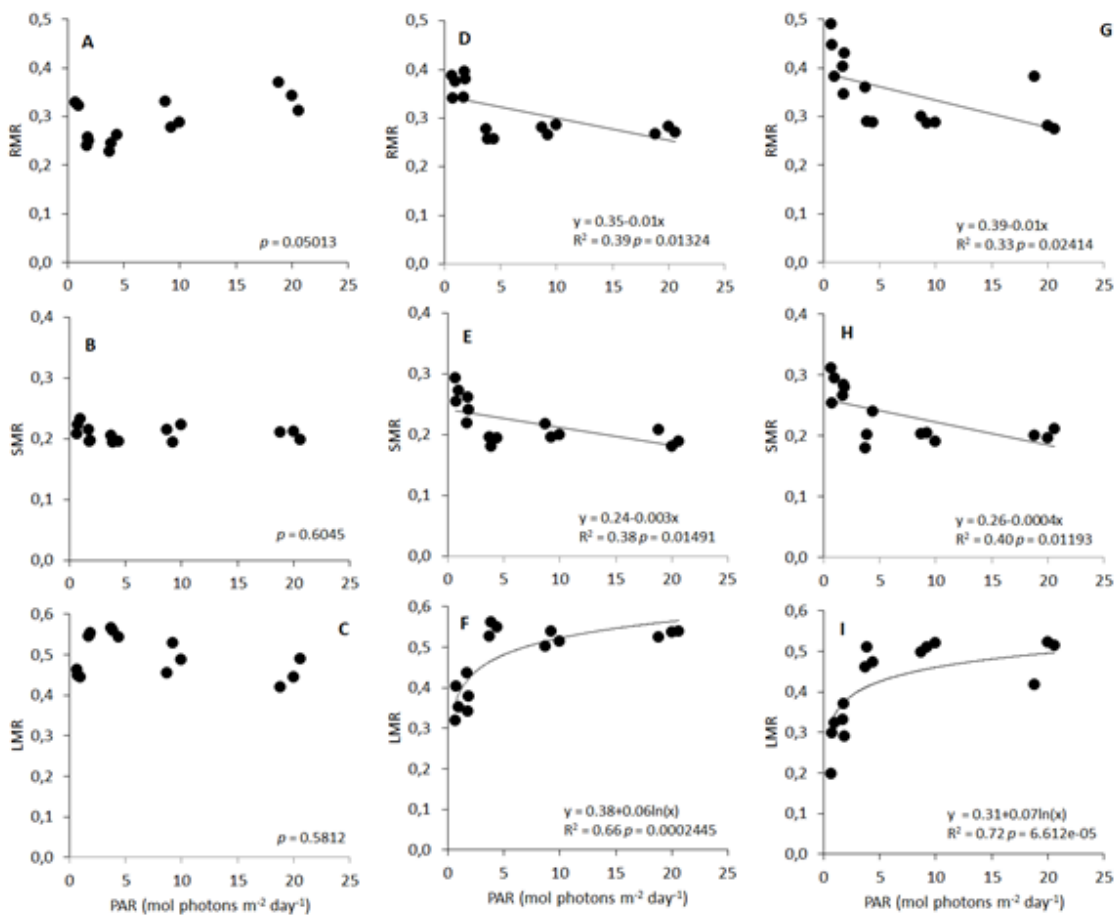


Figura 2. Relações entre a razão de massa de raiz (RMR), razão de massa de caule (SMR) e razão de massa de folhas (LMR) em função da variação na disponibilidade de PAR para plantas jovens de *Cariniana legalis* submetidas a três tratamentos de herbivoria simulada: sem dano (SD, letras A, B e C), dano parcial (DP, letras D, E e F) e dano total (DT, letras G, H e I).

A variação na disponibilidade de luz afetou positivamente a variação na área foliar (LA) para as plantas SD (Figura 3A), DP (Figura 3D) e DT (Figura 3G). Nos ambientes com disponibilidade de PAR inferior a 5 mol fótons m⁻² dia⁻¹, as plantas DP apresentaram maiores valores de LA do que as plantas DT. Não houve efeito significativo da variação na disponibilidade de luz na variação da área foliar individual (ILA) para as plantas SD (Figura 3B), DP (Figura 3E) e DT (Figura 3H). Por outro lado, houve efeito significativo e positivo da disponibilidade de PAR na variação da massa foliar específica (LMA) para as plantas SD (Figura 3C), DP (Figura 3F) e DT (Figura 3I). A variação na disponibilidade de luz explicou 90% da variação de LMA para as plantas SD e DP, e apenas 53% para as plantas DT.

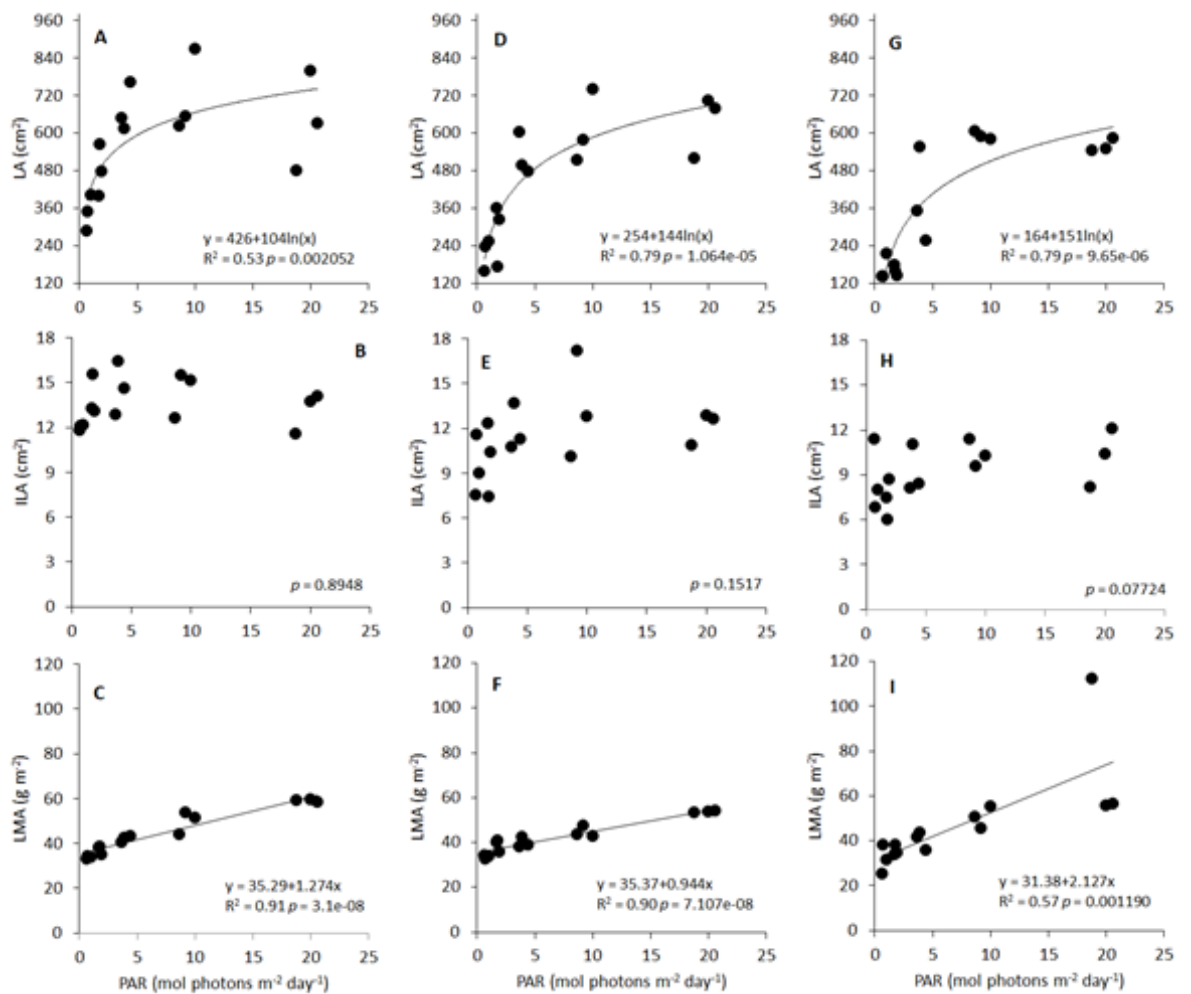


Figura 3. Relações entre a área foliar (LA), a área foliar individual (ILA) e a massa foliar específica (LMA) em função da variação na disponibilidade de PAR para plantas jovens de *C. legalis* submetidas a três tratamentos de herbivoria simulada: sem dano (SD, letras A, B e C), dano parcial (DP, letras D, E e F) e dano total (DT, letras G, H e I).

Apenas uma planta DT e $18,8 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ não produziu folhas. O uso de um modelo \u00fanico para o n\u00famero de folhas (LN) demonstrou que essa vari\u00e1vel foi correlacionada positivamente com a varia\u00e7\u00e3o na disponibilidade de luz para os tr\u00eas tratamentos (Figura 4). Em menores disponibilidades de PAR, as plantas DT apresentaram menor LN do que as plantas SD e DP.

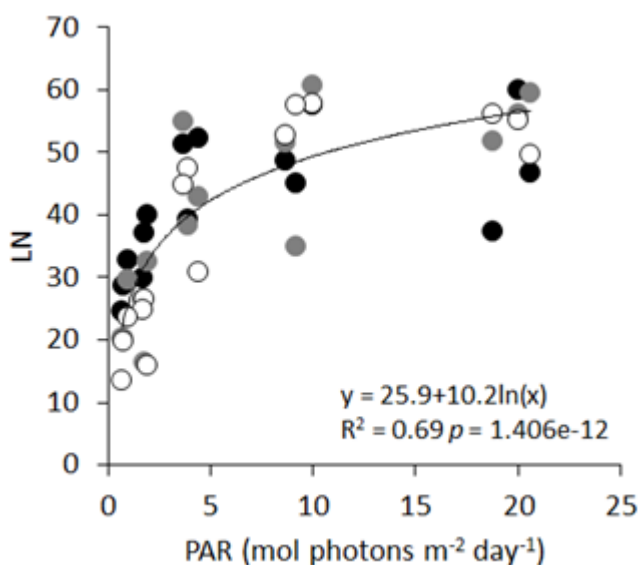


Figura 4. Relações entre o n\u00famero de folhas (LN) e a disponibilidade de PAR com modelo \u00fanico para tratamentos sem dano (SD, \u00e9rculos pretos), com dano parcial (DP, \u00e9rculos cinza) e dano total (DT, \u00e9rculos brancos) em plantas jovens de *Cariniana legalis*.

Os valores do WPLCP baseados em RGR para as plantas SD, DP e DT foram 0,15; 0,34 e 0,61 mol fótons m⁻² dia⁻¹, respectivamente. De acordo com os dados, podemos afirmar que houve diferença significativa entre o WPLCP das plantas DT em relação ao das plantas SD e DP. Porém, os dados não nos forneceram evidências suficientes para afirmarmos que houve diferença significativa entre os WPLCPs das plantas SD e DP (Tabela 2).

Tabela 2. Tratamentos de herbivoria simulada, ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP) e intervalo de confiança (95%) para plantas jovens de *Cariniana legalis*. SD (sem dano), DP (dano parcial) e DT (dano total).

Tratamento	WPLCP (mol m ⁻² dia ⁻¹)	Intervalo de confiança 95%
SD	0,15	(0,05 – 0,39)
DP	0,34	(0,20 – 0,60)
DT	0,61	(0,35 – 1,07)

Discussão

Estudos anteriores com plantas jovens de *C. legalis* (Lima et al. 2010; Costa 2017; Fagundes 2018) demonstraram que, em resposta à diminuição na disponibilidade de radiação luminosa, essa espécie exibiu ajustamentos morfofisiológicos foliares para maximizar sua captura, assim como as plantas sem danos (SD) nesse estudo. Com a diminuição na disponibilidade de luz, aumentos na razão de área foliar (LAR) indicam maior eficiência das folhas na sua captura e maior capacidade em compensar a limitação da fotossíntese pelos menores valores da taxa assimilatória líquida (NAR) (Poorter 1999; Souza e Válio 2003). Aumentos em NAR estão associados à maior eficiência na absorção de CO₂, contribuindo para o maior crescimento em maiores disponibilidades de luz (Poorter 1999).

Por outro lado, a variação na disponibilidade de luz não afetou a alocação de biomassa das plantas SD, embora seja esperado que, na tentativa de aumentar o ganho de carbono com a diminuição na disponibilidade de luz, haja maior alocação de biomassa para as folhas (Valladares e Niinemets 2008). Contudo, a relação entre a

variação na disponibilidade de luz e a variação na alocação de biomassa para as raízes (RMR) foi marginalmente significativa ($p = 0,0513$). Este resultado demonstra uma tendência positiva de aumento em RMR com o aumento na disponibilidade de luz, provavelmente, para suprir as demandas de água nessas condições (Popma e Bongers 1988; Claussen 1996).

A ausência de ajustes em LAR nas plantas danificadas demonstrou a influência da diminuição da área foliar (herbivoria simulada), na eficiência da interceptação da radiação luminosa. Aumentos na alocação de biomassa para as folhas (LMR) e em LAR, com a diminuição na disponibilidade de luz, estão relacionados com maior eficiência na captura desse recurso (Poorter 1999; Mengarda et al. 2009; Mengarda et al. 2012; Gaburro et al. 2015; Sanches et al. 2017; Portela et al. 2018).

A herbivoria simulada modificou a partição de biomassa entre folhas e raízes. Nos ambientes com menor disponibilidade de luz, as plantas danificadas apresentaram menor capacidade em reagir ao impacto da herbivoria simulada, como evidenciado pelo menor investimento de biomassa nas folhas (menores valores de LMR), além de menor número de folhas. A herbivoria pode comprometer a sobrevivência das plantas em ambientes sombreados devido aos maiores custos da substituição dos tecidos perdidos nessas condições (Salgado-Luarte e Gianoli 2011; Salgado-Luarte e Gianoli 2012), o que poderia limitar o seu desenvolvimento (Valladares et al. 2016) ou acelerar sua exclusão (Salgado-Luarte e Gianoli, 2011; Salgado-Luarte e Gianoli 2017).

Por outro lado, nos ambientes com maior disponibilidade de luz, as plantas danificadas apresentaram maior investimento nas folhas, que pode ser interpretado como uma tentativa de compensar a perda de área fotossintetizante pela herbivoria simulada. Aliado a isso, a exibição de maior massa foliar específica (LMA), nessas condições, indica maior quantidade de tecido fotossintético por unidade de área foliar, com consequente redução de danos ao maquinário fotossintético (Poorter e Nagel 2000; Evans e Poorter 2001). Esses resultados confirmam a capacidade de *C. legalis* em aproveitar incrementos na disponibilidade de luz, permitindo a ocorrência de indivíduos jovens crescendo sob pequenas clareiras, como relatado em área de floresta semidecidual por Sanches et al. (2010).

Além de estar relacionado com características capazes de influenciar no ganho líquido de carbono, o ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP) está relacionado com processos ecológicos como a herbivoria (Baltzer e Thomas 2007a; Lusk e Jorgensen 2013). A inclusão da herbivoria simulada fez com que

os requerimentos de luz fossem maiores para as plantas danificadas, com consequente aumento no WPLCP (Lusk e Jorgensen 2013). Entretanto, embora o valor do WPLCP das plantas DP tenha sido maior do que o das plantas SD, não foi possível afirmar que houve diferença significativa entre os WPLCPs dessas plantas. Com isso, podemos inferir que a intensidade de dano foliar imposto às plantas DP não foi suficiente para modificar seus requerimentos de luz em relação às plantas SD. Por outro lado, o WPLCP das plantas DT foi significativamente diferente dos obtidos para as plantas SD e DP. Provavelmente, a manutenção das folhas nos dois terços inferiores das plantas DP, pode ter contribuído para maior LA, maior LMR e maior RGR em relação às plantas DT.

Estudos têm destacado a relação entre o WPLCP e características fisiológicas a nível foliar, em especial a taxa de respiração no escuro (R_d) (Baltzer e Thomas 2007a, Baltzer e Thomas 2007b; Lusk e Jorgensen 2013). No capítulo 1 observamos que, com a diminuição da disponibilidade de luz, menores valores de R_d contribuíram para o baixo WPLCP. Entretanto, o WPLCP obtido para as plantas sem danos ($0,15 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) foi menor do que o obtido no Capítulo 1 ($0,34 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$). Como R_d é influenciado positivamente pela temperatura do ar (Lloyd e Farquar 2008), inferimos que o menor valor de temperatura média do ar obtida aqui (25°C) em relação à obtida no capítulo 1 ($26,6^\circ\text{C}$) resultou em menor R_d , que por sua vez influenciou na obtenção do menor valor para o WPLCP.

Conclusões

Concluimos que a herbivoria simulada modificou a partição de biomassa e modificou os requerimentos de luz de plantas jovens de *Cariniana legalis*. Embora praticamente todas as plantas tenham produzido folhas, o menor investimento na biomassa foliar, com a diminuição na disponibilidade de luz, demonstrou a menor capacidade das plantas danificadas em reagir à herbivoria nessas condições. Tal fato pode estar relacionado com a escassez de registros da ocorrência de indivíduos jovens de *C. legalis* sob dossel fechado no sub-bosque. Por outro lado, o aumento na biomassa foliar das plantas danificadas em maiores disponibilidades de luz pode estar demonstrando a capacidade da espécie em aproveitar o incremento na disponibilidade desse recurso, e

investir em tecidos fotossintetizantes. Essa capacidade pode estar relacionada com registros de sua ocorrência sob pequenas e médias clareiras em florestas semidecíduas.

Além de fornecerem subsídios para classificarmos *C. legalis* como uma espécie parcialmente tolerante à sombra, os resultados obtidos nesse estudo comprovam que a perda de área foliar diminui a tolerância à sombra, como evidenciado pelos maiores WPLCPs obtidos para as plantas danificadas em relação às plantas não danificadas.

Referências

- Alabarce, F.S.; Dillenburg, L.R. 2014 A possible ontogenetic trade-off between defense and tolerance in response to simulated herbivory in seedlings and saplings of *Araucaria angustifolia*. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 26: 147-156.
- Amorim, A.M.; Fiaschi, P.; Jardim, J.G.; Thomas, W.W.; Clifton, B.C.; Carvalho, A.M.V. 2005 The vascular plants of a forest fragment in Southern Bahia, Brazil. *SIDA* 21(3): 1727-1752.
- Baltzer, J.L.; Thomas, S.C. 2007a Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology* 95: 1208-1221.
- Baltzer, J.L.; Thomas, S.C. 2007b Physiological and morphological correlates of whole-plant light compensation point in temperate deciduous tree seedlings. *Oecologia* 153: 209–223.
- Blundell, A.G.; Peart, D.R. 2001 Growth strategies of a shade-tolerant tropical tree: the interactive effects of canopy gaps and simulated herbivory. *Journal of Ecology* 89: 608-615.
- Carvalho, P.E.R. 1994 Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA-CNPQ/SPI, Brasília, Brasil.
- Chazdon, R.L.; Montgomery, R.A. 2002 La adquisición de carbono em las plantas. In: Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ).
- Claussen, J.W. 1996 Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *Forest Ecology and Management* 80: 245-255.
- Costa, G.S. 2017 Pigmentos foliares, fotossíntese e crescimento de plantas jovens de *Cariniana* spp (Lecythidaceae) em função da disponibilidade de radiação luminosa. Dissertação – Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) – Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.
- Evans, J.R.; Poorter, H. 2001 Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755-767.
- Fagundes, M.C. 2018 Crescimento e trocas gasosas foliares de duas espécies arbóreas tropicais sob baixa disponibilidade de luz. Dissertação – Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) – Programa de Pós-graduação em Botânica.

- Favaretto, V.F.; Martinez, C.A.; Soriani, H.H.; Furriel, P.M. 2011 Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. *Environmental and Experimental Botany* 70: 20-28.
- Gaburro, T.A.; Zanetti, L.V.; Gama, V.N.; Milanez, C.R.D.; Cuzzuol, G.R.F. 2015 Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance. *Brazilian Journal Botany* 38(1): 39-49.
- Givnish, T.J. 1988 Adaptation to Sun and shade: A Whole-Plant Perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 63-92.
- Gratani, L. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany* . ID 208747, 2014.
- Hogan, K.P.; Machado, J.L. 2002 La luz solar: consecuencias biológicas y medición. In: Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ).
- Hunt, R., Thomas, B., Murphy, D., Murray, D. 2003 Growth analysis, individual plants. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* 2: 579-588.
- Kitajima, K. 1994 Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Lima, M.A.O.; Mielke, M.S.; Lavinsky, A.O.; França, S.; Almeida, A-A.F.; Gomes, F.P. 2010 Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. *Sci. For.* 38(87): 527-534.
- Lloyd, J.; Farquhar, G.D. 2008 Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of The royal Society* 363, 1811-1817.
- Lusk, C.H.; Jorgensen, M.A. 2013 The whole-plant compensation point as a measure of juvenile tree light requirements. *Functional Ecology* 27: 1286-1294.
- Lüttge, U. 2008 *Physiological Ecology of Tropical Plants*. 2 ed. Springer. 458p.
- Mengarda, L.H.G.; Souza, R.L.F.; Campostrini, E.; Reis, F.O.; Vendrame, W.A.; Cuzzuol, G.R.F. 2009 Light as an indicator of ecological succession in brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.). *Braz. J. plant Physiol.* 21(1): 55-64.
- Mengarda, L.H.G.; Milanez, C.R.D.; Silva, D.M.; Aguilar, M.A.G.; Cuzzuol, G.R.F. 2012 Morphological and physiological adjustments of Brazilwood (*Caesalpinia*

- echinata* Lam.) to direct solar radiation. Brazilian Journal Plant Physiology 24(3): 161-172.
- Myers J.A.; Kitajima, K. 2007 Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. Journal of Ecology 95: 383-395.
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L.; Iriarte, S.V.B. 1999 Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. Ecology 80(6): 1908-1926.
- Pardo, A.; García, F.M.; Valladares, F.; Pulido, F. 2016 Simulated herbivory does not constrain phenotypic plasticity to shade through ontogeny in a relict tree. Plant Biology 18: 618-626.
- Piotto, D.; Rolim, S.G.; Montagnini, F.; Calmon, M. 2018 Sistemas silviculturais com espécies nativas na Mata Atlântica: Panorama, oportunidades e desafios. In: Rolim, S.G.; Piotto, D. (Eds.) Silvicultura e Tecnologia de espécies da Mata Atlântica. Editora Rona, Belo Horizonte, 165p.
- Poorter, L. 1999 Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. Functional Ecology 13: 396-410.
- Poorter, L.; Bongers, L.; Bongers, F. 2006 Architecture of 54 most-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. Ecology 87, 1289-1301.
- Poorter, H.; Nagel, O. 2000 The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. Aust. J. Plant Physiol. 27: 595-607.
- Popma, J.; Bongers, F. 1988 The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia 75: 625-632.
- Portela, F.C.S.; Macieira, B.P.B.; Zanetti, L.V.; Gama, V.N.; Silva, D.M.; Milanez, C.R.D.; Cuzzuol, G.R.F. 2018 How does *Cariniana estrellensis* respond to different irradiance levels? Journal Forestry Research.
- Reis, J.R.M.; Fontoura, T. 2009 Diversidade de bromélias epífitas na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Teimoso-Jussari, BA. Biota Neotropica 9(1): 73-79.
- Ribeiro, R.V.; Souza, G.M.; Oliveira, R.F.; Machado, E.C. 2005 Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. Revista Brasileira de Botânica 28 (1): 149-161.

- Rolim, S.G.; Piotto, D.; Orellana, E. 2018 Modelos de crescimento em diâmetro para 35 espécies da Mata Atlântica em plantios experimentais no norte do Espírito Santo. In: Rolim, S.G.; Piotto, D. (Editores). *Silvicultura e tecnologia de espécies da Mata Atlântica*. Belo Horizonte, Editora Rona. 160 p.
- Salgado-Luarte, C.; Gianoli, E. 2011 Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology* 25: 492-499.
- Salgado-Luarte, C.; Gianoli, E. 2012 Herbivores Modify Selection on Plant Functional Traits in a Temperate Rainforest Understory. *The American Naturalist* 180(2): 42-53.
- Salgado-Luarte, C.; Gianoli, E. 2017 Shade tolerance and herbivory are associated with RGR of tree species via different functional traits. *Plant Biology* 19: 413-419.
- Sanches, M.C., Ribeiro, S.P., Dalvi, V.C., Da Silva, M.B., De Souza, H.C., Lemos-Filho, J.P. 2010 Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees* 24: 79-88.
- Sanches, M.C.; Marzinek, J.; Bragiola, N.G.; Nascimento, A.R.T. 2017 Morphophysiological responses in *Cedrela fissilis* Vell. submitted to changes in natural light conditions: implications for biomass accumulation. *Trees* 31: 215–227.
- Smith, N.P.; Mori, S.A.; Law, W.; Ribeiro, M. 2016 Conservation assessment of Lecythidaceae from eastern Brazil. *Kew Bulletin* 71: 14.
- Souza, R.P.; Válio, I.F.M. 2003 Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasil. Bot.* 26(1): 35-47.
- Valladares, F.; Niinemets, U. 2008 Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 237-257.
- Valladares, F.; Laanisto, L.; Niinemets, U.; Zavala, M.A. 2016 Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology & Diversity* 9(30): 237-251.
- Varnagiryte-Kabašinskiene, I.; Araminiene, V.; Stakenas, V. 2015 Effects of artificial defoliation and simulated insect damage on the growth of *Betula pendula* saplings. *iForest* 9: 95-100.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando a importância ecológica e econômica de *Cariniana legalis*, e o seu potencial para uso em plantios de enriquecimento, esse estudo buscou contribuir com informações acerca da sua capacidade em tolerar uma ampla disponibilidade de luz, focada no sub-bosque. Uma vez que danos causados por herbívoros podem limitar as respostas plásticas à variação na disponibilidade de luz, estudos ecofisiológicos sobre o potencial de tolerância à sombra devem incorporar as implicações dessa limitação nas estratégias de alocação de recursos e de crescimento apresentadas pelas espécies no sub-bosque.

Com a diminuição na disponibilidade de luz, *C. legalis* demonstrou capacidade em aclimatar seu maquinário fotossintético, diminuindo custos respiratórios, além de alocar mais biomassa para as folhas. Esses ajustes, a nível foliar e de planta inteira, contribuíram para a maximização da eficiência no ganho de carbono em condições de sombra densa. Por outro lado, nos ambientes com maior disponibilidade de luz, *C. legalis* apresentou estratégias de fotoproteção e de dissipação do excesso de energia. Por sua vez, a diminuição da área foliar (herbivoria simulada) influenciou nas respostas à disponibilidade de luz, com as plantas danificadas investindo em biomassa para as folhas com o aumento nesse recurso, demonstrando a capacidade dessas plantas em reagir à herbivoria nessas condições. Esses resultados corroboram com registros da ocorrência de indivíduos jovens em pequenas clareiras em florestas semidecíduas.

A prévia aclimação à disponibilidade de luz, durante a fase inicial de crescimento, influenciou nas respostas de crescimento de *C. legalis* após transferência para área de floresta, evidenciando a necessidade de, quando possível, planejar as condições de luz do ambiente de cultivo das plantas de acordo com a demanda que se pretende atender, visando garantir uma melhor aclimação nas futuras condições de plantio.

O ponto de compensação de luz em escala de planta inteira (WPLCP) mostrou-se uma variável útil na estimativa de tolerância à sombra de *C. legalis*, sendo influenciado por características abióticas (disponibilidade de luz) e bióticas (herbivoria). Os resultados demonstraram que a prévia aclimação a diferentes disponibilidade de luz e a diminuição da área foliar aumentaram os requerimentos de luz das plantas e, consequentemente, o WPLCP.

Os resultados contribuíram para confirmar a capacidade de plantas jovens de *C. legalis* em tolerar diminuições na disponibilidade de luz e de aproveitar incrementos na disponibilidade desse recurso. De uma forma prática, nossos resultados nos permitem incluir *C. legalis* no grupo das espécies parcialmente tolerantes à sombra e indicá-la para uso em plantios de enriquecimento florestal sob dossel fechado e sob pequenas e médias clareiras.