

**ESTRESSE HÍDRICO EM DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS**

**MARIA STELA DE OLIVEIRA DEGLI ESPOSTI**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE – UENF**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ**

**ABRIL/2013**

**ESTRESSE HÍDRICO EM DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS**

**MARIA STELA DE OLIVEIRA DEGLI ESPOSTI**

Dissertação apresentada ao Centro de  
Biotecnologia e Biociências da  
Universidade Estadual do Norte  
Fluminense Darcy Ribeiro como parte  
das exigências para obtenção do título  
de Mestre em Ecologia e Recursos  
Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Angela Pierre Vitória

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

ABRIL/2013

# ESTRESSE HÍDRICO EM DUAS ESPÉCIES DA MATA ATLÂNTICA DE DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS

Maria Stela De Oliveira Degli Esposti

Dissertação apresentada ao Centro de  
Biotecnologia e Biociências da  
Universidade Estadual do Norte  
Fluminense “Darcy Ribeiro” como parte  
das exigências para obtenção do título  
de Mestre Ecologia e Recursos  
Naturais.

Aprovada em 18 de abril de 2013.

Comissão examinadora:

---

Dr. Bruno dos Santos Esteves  
(Control Ambiental)

---

Dr. Eliemar Campostrini  
Laboratório de Fisiologia Vegetal (CBB/UENF/LMGV)

---

Dr<sup>a</sup> Alena Torres Netto  
Laboratório de Biologia Celular e Tecidual (UENF/CBB/LBCT)

---

Dr<sup>a</sup> Angela Pierre Vitória (UENF/CBB/LBCT)  
Laboratório de Ciências Ambientais (UENF/CBB/LCA) – Orientadora

---

Dr. Fabio Afonso Mazzei Moura de Assis Figueiredo  
Laboratório de Ciências Ambientais (UENF/CCTA/LMGV) – Revisor e Suplente

*“Dê-me, Senhor,  
agudeza para entender,  
capacidade para reter,  
método e faculdade para aprender,  
sutileza para interpretar,  
graça e abundância para falar.*

*Dê-me, Senhor,  
acerto ao começar,  
direção ao progredir e  
perfeição ao concluir.”*

*São Tomás de Aquino*

*Aos meus pais, Jonas e Terezinha*

*Dedico*

## AGRADECIMENTOS

A Deus, autor de todas as minhas vitórias, pela força, sabedoria e perseverança que me permitiu esta conquista.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Rio de Janeiro (FAPERJ), pela concessão da bolsa de mestrado.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro pela oportunidade de realização deste trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais e ao Laboratório de Ciências Ambientais pelo apoio logístico e estrutural.

À minha orientadora Angela Pierre Vitória, pela confiança desde o início, por toda orientação e ensinamentos, pela contribuição em meu crescimento profissional e também humano.

Ao comitê de acompanhamento, professora Cristina Maria Magalhães de Souza (Cristal) e Alena Torres Netto, pelo apoio e colaboração desde o início do projeto.

Ao professor Eliemar Campostrini, pela colaboração e contribuição no presente trabalho.

Aos técnicos Helmo e Wanderlei, pela disposição em ajudar.

Aos meus pais, Jonas e Terezinha, meus pilares, a quem devo tudo que sou que me passaram todos os valores e ensinamentos para a vida. Obrigada pela força, pelo amor, pela confiança, por me ajudarem em todas as etapas de minha vida, esta vitória é nossa.

Às minhas irmãs, Ana Gabriela, Marília e Beatriz, pelo companheirismo, carinho e todo apoio que recebi neste período, vocês são essenciais.

À toda minha família, que estava sempre torcendo pela minha vitória.

Ao Felipe, pelo amor, carinho, compreensão, paciência, por estar ao meu lado durante todo este tempo, por apoiar e entender minhas escolhas e decisões, com você tudo ficou mais fácil, esta conquista também é sua.

Aos amigos do laboratório, pela boa convivência, amizade e ajuda nos momentos de tensão, de cansaço e também alegrias.

À Annaliza Meneguelli e Thaís Alencar, pela amizade, por acordar as 4:00h da manhã e ajudar durante os experimentos, pela alegria e animação contagiantes.

À Tatiane, grande amiga, por ser incansável em ajudar e em colaborar em todos os dias de experimento, pela força, fé e paz que sempre me passou, pela amizade sincera. Obrigada de coração.

Aos meus amigos do mestrado Dani, Tatiane Pereira, Cynara, Clara, Vinícius, Layra e todos os demais, obrigada por fazerem os momentos difíceis serem mais tranquilos.

Aos meus amigos bonjesuenses, pelos momentos de descontração, pelas saídas, risadas e por todo apoio durante este período. Vocês foram muito importantes.

As minhas amigas Denise, Analiza, Maria Eliza, Edwiges, Cecília e Alice, pelo bom convívio, por estarem sempre presentes no dia-a-dia dando forças e palavras de perseverança, enfim, pela amizade verdadeira que encontrei em cada uma de vocês.

A todos que de alguma forma colaboraram.

Muito Obrigada!

## SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS	x
LISTA DE FIGURAS	xi
LISTA DE TABELA	xiv
RESUMO	xv
ABSTRACT	xvi
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Mata Atlântica	1
1.2. Sucessão ecológica	2
1.2.1. Grupos sucessionais	2
1.3. Estresse abiótico	3
1.3.1. Estresse hídrico	5
1.4. Recuperação de áreas degradadas	7
2. HIPÓTESES	9
3. OBJETIVOS	9
3.1. Objetivo geral	9
3.2. Objetivos específicos	9
4. MATERIAIS E MÉTODOS	10
4.1. Experimento 1	
4.1.1. Material vegetal	10
4.1.2. Condições experimentais	10
4.1.3. Avaliações ecofisiológicas	13
4.1.3.1. Trocas gasosas	13
4.1.3.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	13
4.1.3.3. Quantificação de pigmentos fotossintéticos	14
4.1.3.4. Potencial hídrico	14
4.1.4. Análises estatísticas	15
4.2. Experimento 2	

4.2.1. Material vegetal	15
4.2.2. Condições experimentais	15
4.2.3. Avaliações ecofisiológicas	18
4.2.3.1. Trocas gasosas	18
4.2.3.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	18
4.2.3.3. Potencial hídrico	19
4.2.4. Análises estatísticas	19
5. RESULTADOS	20
5.1. Experimento 1	20
5.1.1. Trocas gasosas	20
5.1.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	22
5.1.3. Pigmentos fotossintéticos	24
5.1.4. Potencial hídrico	25
5.2. Experimento 2	27
5.2.1. Trocas gasosas	27
5.2.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	29
5.2.3. Potencial hídrico	30
6. DISCUSSÃO	32
7. CONCLUSÕES	37
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	38

## LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

$A$  = Taxa fotossintética líquida

$C_i$  = Carbono interno

$Clo\ a + b$  = Clorofilas totais

$Caro$  = Carotenóides

DPV = Déficit de pressão de vapor

$E$  = Transpiração

ETR = Taxa de transporte de elétrons

$EIUA$  = Eficiência intrínseca no uso da água

EROs = Espécies reativas de oxigênio

$F_o$  = Fluorescência mínima

$F_m$  = Fluorescência máxima

$F_v$  = Fluorescência variável

$F_v/F_m$  = Rendimento quântico máximo do fotossistema II

$F_v/F_o$  = eficiência máxima do processo fotoquímico no fotossistema II

$g_s$  = Condutância estomática

MPa = Megapascal

NPQ = Quociente de extinção não-fotoquímica

$q_{NP}$  = *Quenching* não-fotoquímico

$q_P$  = *Quenching* fotoquímico

PSI = Fotossistema I

PSII = Fotossistema II

$T$  = Temperatura

UR = Umidade relativa

$\Psi_{AM}$  = Potencial hídrico antemanhã

$\Psi_h$  = Potencial hídrico

$\Psi_{MD}$  = Potencial hídrico meio-dia

$\Delta\Psi_h$  = Variação diária do potencial hídrico

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Conceito geral da sequência de fases e respostas induzidas em plantas por estresse abiótico segundo Lichtenthaler (2006).....4
- Figura 2.** A – Estrutura feita de sombrite dentro da casa de vegetação para cultivo de ipê amarelo sob condições de luminosidade semelhantes às encontradas naturalmente; B – Indivíduo de ipê amarelo após o transplante para vasos de 30 L. ....10
- Figura 3.** Caracterização das condições ambientais da casa de vegetação durante o experimento com ipê amarelo. A - Temperatura; B - Umidade relativa; C - Déficit de pressão de vapor (DPV).....12
- Figura 4.** A - Estrutura feita de sombrite dentro da casa de vegetação para cultivo das espécies sob condições de luminosidade semelhantes às encontradas em seus ambientes naturais; B – Indivíduos de jequitibá branco 30 dias após a germinação.....16
- Figura 5.** Caracterização das condições ambientais da casa de vegetação no período de experimento com jequitibá branco. A - Temperatura; B - Umidade relativa; C - Déficit de pressão de vapor (DPV).....17
- Figura 6.** Indivíduos de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*) com cinco meses de idade. A e B – Controle; C e D – Estresse hídrico 17 dias após a suspensão da irrigação; E e F – 8 dias após a reidratação.....20
- Figura 7.** A - Taxa fotossintética líquida ( $A$ ); B - Condutância estomática ( $g_s$ ); C – Transpiração ( $E$ ); D – Carbono interno ( $C_i$ ); E – Eficiência intrínseca no uso da água ( $EIUA$ ) dos tratamentos Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—◆—) de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).....22

**Figura 8.** A e B - Rendimento quântico máximo do fotossistema II (Fv/Fm); C e D - Fv/F0. Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—) de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*), (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade (n=4).....23

**Figura 9.** A e B - Coeficiente de extinção fotoquímico (qP); C e D - Coeficiente de extinção não fotoquímico (qNP); E e F - Quociente de extinção não fotoquímico (NPQ). Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—) de ipê amarelo. (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade (n=4).....24

**Figura 10.** Pigmentos fotossintéticos ( $\text{nmol}/\text{cm}^2$ ) A - Clorofilas totais (Clo a+b); B - carotenóides (Caro); C- razão clorofila total/carotenóides de indivíduos de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*) em 0, 17 e 25 dias após a imposição do estresse hídrico. Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—).(↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade (n=4).....25

**Figura 11.** A e B - Potencial hídrico antemanhã ( $\Psi_{AM}$ ); C e D - Potencial hídrico meio-dia ( $\Psi_{MD}$ ); E e F - Variação diária de potencial hídrico ( $\Delta\Psi_h$ ). Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—) de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade (n=4).....26

**Figura 12.** Indivíduos de jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*) com oito meses de idade. A e B - Controle; C e D - Estresse hídrico 32 dias após a suspensão da irrigação; E e F - 7 dias após a reidratação.....27

**Figura 13.** A e B - Taxa fotossintética líquida (A); C e D - Condutância estomática ( $g_s$ ); E e F - Transpiração (E); G e H - Carbono interno (Ci); e I e J - Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) dos tratamentos Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—) de jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade (n=4).....28

**Figura 14.** A e B - Rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ); C e D –  $F_v/F_0$ . Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—) de jequitibá branco (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).....29

**Figura 15.** A e B – Coeficiente de extinção fotoquímico ( $qP$ ); C e D - Coeficiente de extinção não fotoquímico ( $qNP$ ); E e F – Quociente de extinção não fotoquímico (NPQ). Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—) de jequitibá branco (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).....30

**Figura 16.** A e B - Potencial hídrico antemanhã ( $\Psi_{AM}$ ); C e D - Potencial hídrico meio-dia ( $\Psi_{MD}$ ); E e F - Variação diária de potencial hídrico ( $\Delta\Psi_h$ ). Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—) de jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).....31

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Dias de avaliação dos parâmetros ecofisiológicos para ipê amarelo. (\*)  
indica o dia de reidratação.....13

**Tabela 2.** Dias de avaliação dos parâmetros ecofisiológicos para jequitibá branco. (\*)  
indica o dia de reidratação.....18

**Tabela 3.** Taxa fotossintética de espécies arbóreas de diferentes estágios  
sucessionais..... 31

## RESUMO

O conhecimento ecofisiológico de espécies da Mata Atlântica é importante para identificação de espécies indicadas para restauração de locais degradados. Com o objetivo de avaliar a resistência ao estresse hídrico, indivíduos da espécie secundária inicial ipê amarelo (*Handroanthus chrysotrichus*) e da secundária tardia jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*) foram submetidos à restrição hídrica e reidratação. Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação e os indivíduos foram divididos em dois tratamentos, controle e estresse hídrico (n=4). Após a suspensão da rega, avaliações de trocas gasosas, fluorescência da clorofila a, potencial hídrico e pigmentos fotossintéticos foram realizadas acompanhando a resposta dos indivíduos até os valores de  $A$  se aproximarem de zero, quando foram reidratados e os parâmetros supra-citados monitorados até que se estabilizassem. Os indivíduos de ipê amarelo apresentaram queda significativa e rápida (3 dias) para  $A$ ,  $E$  e  $g_s$ , com recuperação dos valores de  $A$  após a reidratação (17 dias após suspensão da rega). Já para jequitibá branco, a queda nos valores destes parâmetros foi lenta (25 dias) e a reidratação ocorreu após 32 dias da suspensão da rega. Após a reidratação, houve rápida recuperação (cerca de 3 a 5 dias) dos parâmetros para ambas as espécies. Para a razão  $F_v/F_m$ , houve queda significativa 15 dias após a suspensão da rega, com recuperação total dos valores após cinco dias da reidratação em ipê amarelo. Para jequitibá branco não houve alteração neste parâmetro. Em ipê amarelo, os valores de  $\Psi_{AM}$  e  $\Psi_{MD}$  mostraram-se significativamente menores após 9 dias de suspensão da rega e para jequitibá branco, apenas 32 dias após a suspensão da rega. As avaliações após a reidratação mostraram que houve recuperação um dia após a reidratação para as duas espécies. As concentrações de pigmentos em ipê amarelo tiveram quedas significativas após 17 dias de suspensão da rega. A concentração de clorofilas totais não apresentou recuperação total após a reidratação. Ambas as espécies não atingiram seu ponto de murcha permanente, obtendo recuperação dos parâmetros avaliados. Os resultados sugerem a capacidade das espécies de tolerarem ambientes passíveis de seca por intervalos curtos de tempo.

Palavras chave: estresse hídrico, reidratação, *Handroanthus chrysotrichus*, *Cariniana estrellensis*, ecofisiologia

## ABSTRACT

The ecophysiological knowledge of native species becomes important to identify which species are more suitable for restoration of degraded sites. Aiming to evaluate the resistance to water stress, species of plants secondary initial ipê amarelo (*Handroanthus chrysotrichus*) and late secondary jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*) underwent rehydration with fluid restriction. The experiments were conducted in a greenhouse. These were divided into two lots, water stress and control (n = 4). After water removal, reviews of gas exchange, chlorophyll fluorescence, water potential and quantification of photosynthetic pigments were made following the response of individuals to the values approaching zero, when the plants were rehydrated and parameters above-cited monitored until it stabilized. Individuals ipê amarelo decreased significantly and rapidly (3 days) for A, E and gS, with recovery of the next control after rehydration (17 days after discontinuation of irrigation). Already in jequitibá branco, the fall in the values of these parameters was slow (25 days) and rehydration occurred after 32 days of suspension of irrigation. After rehydration, there was rapid recovery (about 3 to 5 days) parameters for both species. For Fv / Fm, significant falls 15 days after the suspension of irrigation, with full recovery of values after 5 days of rehydration in ipê amarelo. To jequitibá branco, there was no change in this parameter. In ipê amarelo, the values of predawn water potential and midday were significantly lower after 9 days of suspension of irrigation. To jequitibá branco, after 32 days without watering. Assessments after rehydration showed that increased water status in 1 day for two species. Concentrations of total chlorophyll and carotenoids in ipê amarelo had significant decreases after 17 days without watering. The total chlorophyll concentration did not return to baseline values after rehydration. Both species have not reached their permanent wilting point, getting good recovery of all parameters. The results suggest the ability of species to tolerate environments susceptible to dry for short periods of time.

Key-words: water stress, rehydration, *Handroanthus chrysotrichus*, *Cariniana estrellensis*, ecophysiology

# 1. INTRODUÇÃO

## 1.1. MATA ATLÂNTICA

A Mata Atlântica foi uma das maiores florestas tropicais das Américas. Ela se estendia por quase toda a costa brasileira abrangendo áreas tropicais e subtropicais (Câmara, 2003). A localização deste bioma favoreceu a formação de uma alta biodiversidade e ocorrência de endemismo, incluindo mais de 20 mil espécies vegetais, 261 espécies de mamíferos, 688 espécies de pássaros, 280 espécies de anfíbios e 200 espécies de répteis (Goerck, 1997; Thomas *et al.*, 1998; Mittermeier *et al.*, 1999; Silva e Casteleti, 2003). Porém, a cobertura atual se encontra em torno de 8 a 11,7 % da cobertura original, de acordo com Hirota (2003) e Ribeiro *et al.* (2009), respectivamente. A maior parte do restante de Mata Atlântica encontra-se dividida em pequenos fragmentos isolados, desprotegidos e em estágios intermediários de sucessão, com alto risco de desaparecimento (Silva e Tabarelli, 2000; Hirota, 2003; Silva *et al.*, 2007). O alto grau de fragmentação pode levar a extinção do bioma se medidas de conservação não forem tomadas (Chomitz *et al.*, 2005). A fragmentação pode levar a extinção de espécies, especialmente as endêmicas, e também a danos locais como a alteração na hidrologia da região, além de aumentar a importância do efeito de borda (Chomitz *et al.*, 2005; Ribeiro *et al.*, 2009).

Devido à alta biodiversidade da Mata Atlântica, o alto grau de degradação e por ser prioritária em preservação, é considerada um dos 34 *hotspots* do mundo. Uma das maiores causas da destruição da Floresta Atlântica foi a ocupação humana com construção de grandes centros que vem ocorrendo há 500 anos além da prática da agricultura e pecuária (Dean, 1996; Chomitz *et al.*, 2005; Rodrigues *et al.*, 2009). De acordo com Dean (1996), a exploração dos recursos florestais, como madeira, frutos e caça também é um grande fator que influenciou na destruição do hábitat.

Projetos de restauração das áreas remanescentes podem contribuir para a conservação dos fragmentos e das espécies que neles residem (Rodrigues *et al.*, 2009). Porém, esta restauração não é fácil de ser realizada, apesar das informações existentes, além do alto custo e o longo tempo para se obter resultados (Palmer *et al.*, 2006). Segundo Tabarelli (2005), as iniciativas de recuperação realizadas ainda não são suficientes para garantir a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica.

## 1.2. SUCESSÃO ECOLÓGICA

### 1.2.1. GRUPOS SUCESSIONAIS

As florestas tropicais representam um ecossistema complexo, cujo equilíbrio pode ser facilmente rompido se houver perturbação (Maciel *et al.*, 2003). As formações de florestas tropicais têm sido caracterizadas como um mosaico sucessional com diferentes fases estruturais e florísticas induzidas pela abertura de clareiras, que geram diferentes ambientes onde as espécies irão se desenvolver de acordo com suas capacidades (Souza, 2008). As condições ambientais nas clareiras diferem daquelas do sub-bosque. Os recursos, principalmente a luz, não são mais controlados pelos indivíduos do dossel dominante e passam a estar disponíveis ao nível do solo (Bazzaz e Pickett, 1980), favorecendo plantas dos estádios iniciais do processo de sucessão ecológica. Assim, a classificação das espécies nos diferentes grupos sucessionais está diretamente relacionada com a luminosidade (Budowski, 1965).

A sucessão ecológica pode ser definida, de acordo com Pinto-Coelho (2007), como uma sequência de mudanças funcionais e estruturais que ocorrem nas comunidades. Ela pode ocorrer de duas formas diferentes: (1) sucessão primária, em um solo recém formado; e (2) sucessão secundária, dentro de uma floresta quando há ocorrência de clareiras ou perturbações antrópicas (Odum, 1988). No primeiro, o processo da sucessão inicia-se em áreas onde não há nenhum tipo de vegetação. As espécies pioneiras se estabelecem inicialmente sendo substituídas por espécies secundárias ao longo do tempo, até chegar a espécies arbóreas de idade superior a 100 anos caracterizando o estágio clímax. Na segunda situação, perturbações ocorrem onde já existe vegetação, como a exemplo das clareiras que se abrem no dossel e espécies pioneiras, que não conseguem se desenvolver sob o dossel, se estabelecem rapidamente. Com o passar do tempo, estas são substituídas pelas espécies que são capazes de sobreviver abaixo do dossel, espécies secundárias e clímax (Swaine e Whitmore, 1988; Worbes *et al.*, 1992).

Além da classificação das comunidades em estágios sucessionais, as espécies podem ser classificadas em grupos sucessionais. As espécies caracterizadas como de estágios iniciais de sucessão apresentam características como sementes pequenas e numerosas, taxa elevada de crescimento, baixa tolerância à sombra, baixa densidade de madeira, alto consumo de água, altas taxas

fotossintéticas, entre outras (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2005). A classificação das espécies nos diferentes grupos sucessionais varia entre autores. Segundo Gandolfi *et al.* (1995), as espécies arbóreas se dividem em pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias. As pioneiras são aquelas que se desenvolvem em clareiras ou lugares abertos recebendo radiação direta em pelo menos parte do dia. As secundárias iniciais se desenvolvem em pequenas clareiras e mais raramente no sub-bosque. Já as secundárias tardias se estabelecem exclusivamente no sub-bosque, onde é sombreado. Swaine e Whitmore (1988) afirmam que existem apenas dois grupos distintos entre as espécies arbóreas e que a diferença entre eles é simples: pioneiras, cujas sementes germinam apenas onde há forte incidência de radiação solar em, no mínimo, parte do dia; e não-pioneiras ou clímax, espécies cujas sementes germinam sob a sombra da floresta e os indivíduos também se estabelecem sob o dossel e sobrevivem nesse ambiente de sombra. Já Budowski (1965), classifica as espécies em quatro grupos distintos denominados espécies de estágio inicial (pioneiras), estágio secundário inicial, secundário tardio e clímax.

Algumas espécies podem ser incluídas em mais de um grupo diferente, já que os limites que definem esses grupos são muito tênues e a classificação dos mesmos pode ser feita de várias formas, dependendo dos critérios utilizados (Paula *et al.*, 2004). Entretanto, todas as classificações encontradas estão relacionadas diretamente com a luminosidade e conseqüentemente com outras variações abióticas, principalmente temperatura e disponibilidade hídrica.

### **1.3. ESTRESSE ABIÓTICO**

Nos ecossistemas naturais, as espécies arbóreas podem estar sob vários tipos de estresse. Larcher (2000) define estresse como um desvio significativo das condições ótimas para a vida e que induz respostas e mudanças no organismo. Já Levitt (1980) definiu estresse como qualquer fator que desfavoreça a vida de uma planta. Segundo Larcher (2000) e Lichtenthaler (2006), as conseqüências do estresse podem ser permanentes e podem levar a morte se os limites de tolerância e a capacidade adaptativa da planta forem ultrapassados.

Lichtenthaler (2006) afirma que a resposta das plantas ao estresse ocorre em quatro fases diferentes como observado na Figura 1. Na primeira fase, com a introdução do estresse, a planta tem um declínio de algumas funções normais, como

desempenho fotossintético. Com a manutenção do estresse, a planta entra na segunda fase de resposta, estágio de resistência. Nesta fase, a planta começa a se adaptar às condições estressantes e podem ocorrer processos de reparação. Quando o estresse permanece depois da segunda fase, a planta entra na terceira, considerada fase de exaustão, no qual há uma alta intensidade do estresse, levando a planta a um estado crônico ou até mesmo a morte. Depois deste estágio, se retirado o estresse, a planta entra na quarta fase, com uma recuperação parcial ou total de suas funções fisiológicas.



**Figura 1.** Conceito geral da sequência de fases e respostas induzidas em plantas por estresse abiótico segundo Lichtenthaler (2006).

Alguns parâmetros são usados para avaliar a presença/ausência de estresse e o nível do mesmo. Um deles é o rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), que diminui quando a planta está sob condições estressantes. Ele pode ser usado como indicador sensível de desempenho fotossintético das plantas. Pode-se obter essa medida através dos parâmetros da emissão da fluorescência da clorofila *a* (Bolhàr- Nordenkampf *et al.*, 1989; Maxwell e Johnson, 2000). O método de avaliação da fluorescência da clorofila *a* tem sido altamente usado em pesquisas, pois é um método não destrutivo, rápido, de fácil aplicação e fornece importantes informações sobre o aparato fotossintético (Lázar, 1999).

A  $g_S$ ,  $A$  e  $F_v/F_m$  são afetados por diversos tipos de estresses como deficiência hídrica, temperaturas supra e infra ótimas, excesso de radiação solar, entre outros (Lichtenthaler e Babani, 2000).

### 1.3.1 Estresse hídrico

O estresse hídrico é um dos fatores ambientais que mais afeta a produtividade (Behera *et al.*, 2001). Ele pode afetar a planta através da inibição do crescimento celular ou pela redução da taxa fotossintética (Dreyer, 1997). O balanço hídrico na planta é controlado pela transpiração e quando esta supera a absorção, o teor de água diminui, promovendo a queda do potencial hídrico e do turgor celular (Lawlor e Cornic, 2002).

Como resposta inicial ao estresse hídrico, ocorre o fechamento estomático para evitar perda de água. Este processo altera as trocas gasosas impedindo a entrada de CO<sub>2</sub> e diminuindo assim a taxa fotossintética (Lawlor e Uprety, 1993; Silva *et al.*, 2001). Com o fechamento estomático, a proporção de O<sub>2</sub> aumenta em relação a de CO<sub>2</sub> favorecendo a fotorrespiração, no qual a Rubisco atua mais em sua função oxidase, levando a redução de O<sub>2</sub> e, portanto, maior formação de EROs (Dat *et al.*, 2000).

A modulação do fechamento estomático acontece de acordo com a turgidez das células-guarda. É um mecanismo passivo e ocorre quando as condições atmosféricas são de baixa umidade. Porém, em situações de estresse, um outro mecanismo de fechamento estomático ocorre, chamado mecanismo hidroativo. Ele ocorre quando as células e tecidos vegetais estão desidratados através de sinalização nas células, sendo o ácido abscísico (ABA) um importante promotor do fechamento estomático. A concentração de ABA nos cloroplastos aumenta em plantas sob estresse hídrico (Hsiao, 1973).

Entretanto, o fechamento estomático não é o único responsável pela diminuição da taxa fotossintética, pois outros fatores podem influenciar e/ou alterar a estrutura e a função dos componentes do aparato fotossintético (Chernyad'ev, 2005). Como exemplo, pode ocorrer transtornos na eficiência energética e deficiência de ATP, inibição da ATPase assim como a diminuição da atividade da Rubisco (Chernyad'ev e Monakhova, 2003; Chernyad'ev, 2005). De acordo com Tezara *et al.* (1999), a diminuição da taxa fotossintética está relacionada com a inibição do ciclo de Calvin.

Lawlor e Tezara (2008) afirmam que a causa da redução da taxa fotossintética, sob estresse hídrico, pode não ser possível, pois os sistemas

fotossintéticos são variados, estrutura e funcionalmente, e dependentes do ambiente, que é extremamente dinâmico. Além disso, afirmam que resultados dependem da espécie, das condições de crescimento e experimentação.

Análises de fluorescência da clorofila *a* fornecem informações sobre o estado do PSII (Maxwell e Johnson, 2000). De acordo com Bolhar-Nordenkampf *et al.* (1989), a análise de fluorescência é um indicador sensível e precoce de danos à fotossíntese e à fisiologia da planta sob estresse ambiental, podendo ser utilizada para aferição do estresse hídrico (Ögren e Öquist, 1985). Segundo Silva *et al.* (2001), quando a deficiência hídrica afeta o sistema fotossintético pode ocorrer diminuição da razão  $F_v/F_m$ , sendo esse um bom indicativo deste estresse.

O déficit hídrico afeta o *status* hídrico das folhas que diminui à medida que há menor quantidade de água disponível no solo. Isto leva à perda de turgescência e ao fechamento estomático (Mansur e Barbosa, 2000). A diminuição de teor de água no solo pode levar à desidratação celular resultando em alterações estruturais e químicas (Kültz, 2005) e afeta também as membranas dos cloroplastos, levando à inativação do PSII e a biossíntese de compostos orgânicos (Le Lay *et al.*, 2001; Gigon *et al.*, 2004).

Processos como síntese da parede celular e de proteínas, que são sensíveis a esta deficiência, são afetados tendo como consequência a redução da expansão foliar. Assim, o processo de crescimento é o primeiro a ter consequências devido ao déficit hídrico já que o crescimento celular é afetado rapidamente (Sadras e Milroy, 1996; Nogueira *et al.*, 2005). A diminuição na taxa de crescimento já foi descrita por Green *et al.* (1971) como uma das primeiras consequências quando o estresse hídrico se desenvolve e o turgor celular é perdido. O estresse ainda pode estimular a abscisão foliar e acentuar o crescimento de raízes. O crescimento radicular é considerado uma segunda linha de defesa contra dessecação (Taiz e Zeiger, 2009).

Para conseguir manter o *status* hídrico, os processos fisiológicos e os bioquímicos em condições normais durante a deficiência hídrica, as plantas acumulam solutos orgânicos de baixo peso molecular promovendo o ajuste osmótico. O ajustamento osmótico mantém a turgescência da planta permitindo que ela abra seus estômatos e realize fotossíntese mesmo com baixo potencial hídrico do solo e é considerado um importante mecanismo de tolerância (Garcia, 2009). Dentre os solutos orgânicos podemos citar a prolina, glicina betaína, íons orgânicos,

poliálcois e frutanos, sendo a prolina a mais associada a resposta ao estresse hídrico (Bajji *et al.*, 2001; Garcia, 2009).

As plantas apresentam alguns mecanismos de resistência à seca que podem ser divididos em retardo da dessecação, quando a planta mantém a hidratação dos tecidos apesar das condições ambientais, e tolerância a dessecação, capacidade de continuar suas atividades mesmo desidratada (Taiz e Zeiger, 2009).

A resposta das espécies ao estresse hídrico depende das características das mesmas, que podem ser relacionadas ao estágio sucessional ao qual a espécie pertence. De acordo com Bazzaz (1979), as espécies do estágio inicial de sucessão possuem maior plasticidade fisiológica para mudanças ambientais.

#### **1.4. RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS**

A recuperação de áreas florestais degradadas é de grande importância na atualidade, pois a ausência de cobertura florestal pode levar a extinção de espécies, perturbação na hidrologia regional e perda de biodiversidade (Chomitz *et al.*, 2005). A formação de cobertura florestal nessas áreas pode trazer diversos benefícios para os locais onde serão localizados, além da manutenção da biodiversidade.

O reflorestamento pode ser usado como sumidouros de carbono, já que florestas em crescimento absorvem altas concentrações de CO<sub>2</sub> formando reservatórios de carbono, colaborando com a diminuição de gás carbônico na atmosfera (Campos, 2001). Assim, o reflorestamento contribui para redução de emissão e remoção de gases poluentes (Mecanismo de Desenvolvimento Limpo – MDL) (Couto, 2008). Além disso, este possibilita restauração do solo, reduzindo e controlando a erosão, estabilizando solos instáveis e protegendo recursos hídricos (Williams *et al.*, 1990). A recuperação de áreas através do plantio de espécies arbóreas nativas recompõe o teor de matéria orgânica do solo, recuperando a capacidade de retenção de água a microbiologia do mesmo (Soares e Casagrande, 2008).

Essas regiões degradadas podem apresentar condições ambientais estressantes para muitas espécies vegetais como deficiência hídrica, alta radiação solar, degradação do solo, entre outras (Santos *et al.*, 2006). Sendo assim, nem todas as espécies que seriam as dominantes desses locais conseguem se desenvolver, pois não são adaptadas a essas condições estressantes. Portanto,

essa recuperação deve ocorrer com a utilização de espécies adequadas de acordo com as condições climáticas do ambiente a ser restaurado.

Existe carência de informações fisiológicas sobre indicação de espécies promissoras e potenciais que podem ser utilizadas em reflorestamento (Rêgo, 2001) e estudos experimentais simulando condições naturais podem indicar espécies resistentes ou não a diversos tipos de estresses encontrados naturalmente. Por essas razões, o conhecimento ecofisiológico de espécies nativas, e suas adaptações aos diversos tipos de ambiente se tornam importante para identificar quais espécies ou grupos ecológicos são mais indicados para restauração de locais degradados. Além disso, a recuperação de áreas possui um alto custo e a quanto maior forem as informações sobre espécies adequadas, o uso dos recursos será mais eficiente. Santos *et al.* (2006) afirmam que a falta de conhecimento sobre a ecofisiologia das espécies nativas é um fator limitante para o sucesso dos plantios florestais em ambientes impactados. Os tratamentos experimentais ajudam a mostrar quais espécies sobrevivem ou resistem à seca, à alta radiação solar ou a altas temperaturas servindo como base para escolha de quais delas são mais adequadas ao ambiente que se quer restaurar.

## 2. HIPÓTESES

- O ipê amarelo deverá apresentar recuperação total dos parâmetros ecofisiológicos após a reidratação.
- O jequitibá branco deverá apresentar apenas uma recuperação parcial após o período de reidratação.

## 3. OBJETIVO GERAL

Caracterizar e avaliar o comportamento ecofisiológico de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*) e jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*) em resposta ao período de estresse hídrico e à reidratação.

### 3.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar a taxa fotossintética líquida, transpiração, condutância estomática, concentração de carbono interno e eficiência intrínseca no uso da água em indivíduos de ipê amarelo e jequitibá branco submetidos a estresse hídrico.
- Determinar a fluorescência da clorofila *a* em indivíduos de ipê amarelo e jequitibá branco submetidos a estresse hídrico
- Quantificar pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e carotenóides) em indivíduos de ipê amarelo submetidos a estresse hídrico.
- Determinar potencial hídrico em indivíduos de ipê amarelo e jequitibá branco submetidos a estresse hídrico.

## 4. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram utilizadas duas espécies nativas de Mata Atlântica de diferentes estágios sucessionais: a secundária inicial ipê amarelo (*Handroanthus chrysotrichus*) e a secundária tardia jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*). Os experimentos foram divididos por espécies, sendo o experimento 1 realizado com ipê amarelo e o experimento 2, com jequitibá branco.

### 4.1. Experimento 1

#### 4.1.1. Material vegetal

O ipê amarelo, *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex DC.) Mattos (Bignoniaceae), nomenclatura anterior *Tabebuia chrysotricha*, pode atingir altura de 4-10m e possui uma copa globosa e densa. Seu tronco é cilíndrico e pouco tortuoso, podendo atingir de 30-40 cm de diâmetro, com casca grossa e fissurada. Apresenta folhas alternas e compostas, com folíolos pubescentes em ambas as faces. É uma espécie decídua e característica de formações abertas da floresta pluvial, ocorrendo desde o estado do Espírito Santo até Santa Catarina. Sua floração ocorre nos meses de agosto a setembro, geralmente sem folhagem. É uma espécie muito utilizada para arborização urbana devido a seu porte e por ser considerada ornamental (Lorenzi, 2000).

#### 4.1.2. Condições experimentais

O experimento foi realizado em casa de vegetação desde a germinação até o término dos tratamentos. Sementes foram germinadas em vasos plásticos de capacidade de 500 mL contendo substrato próprio para espécies arbóreas (Substrato Basaplant<sup>®</sup>). Trinta dias após a germinação, os indivíduos foram transplantados para vasos com capacidade de 30 litros contendo o mesmo substrato, onde foram mantidos até o término dos experimentos. Após o transplante, o substrato foi enriquecido com fertilizante de liberação lenta N:P:K (4:14:8) numa proporção de 20 g para cada 5 kg de substrato. Todos os indivíduos foram irrigados

diariamente ou em dias alternados de acordo com a disponibilidade de água no solo de cada vaso desde a germinação até a imposição do estresse.

As condições de luminosidade na casa de vegetação foram ajustadas com sombrite para se obter a intensidade luminosa semelhante a encontrada naturalmente para espécie, obtendo uma redução em torno de 50% da luminosidade em relação ao pleno sol (Figura 2).

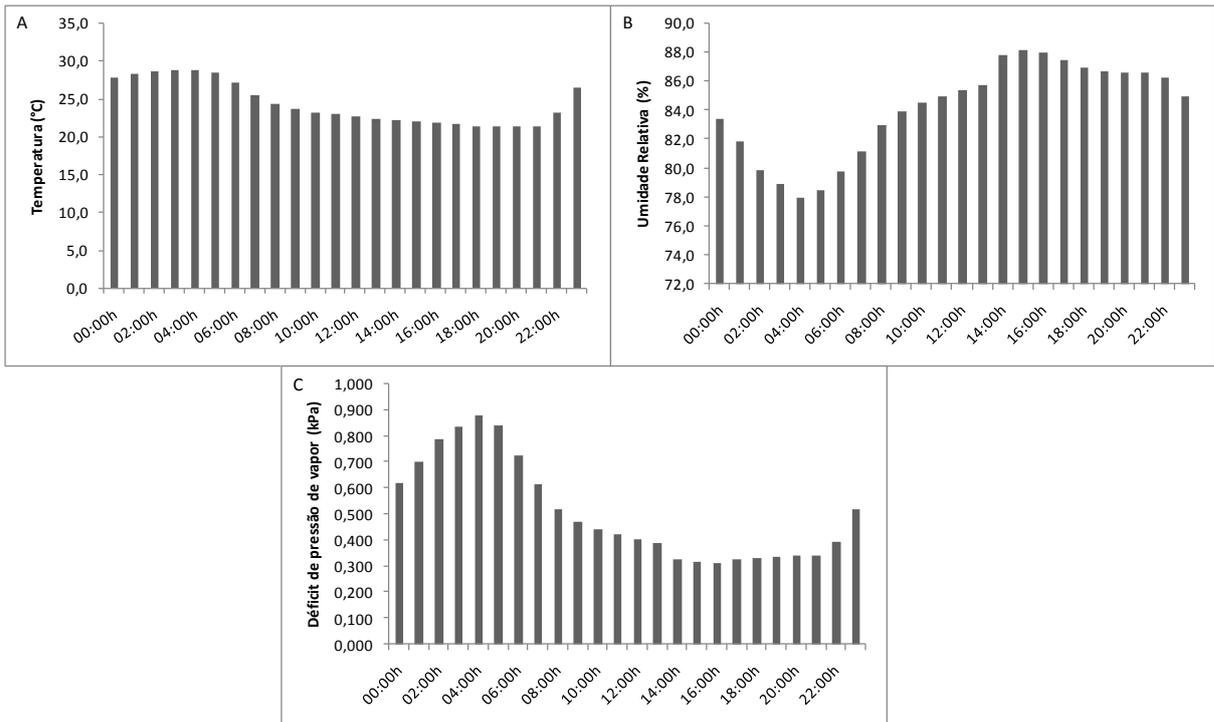


**Figura 2.** A – Estrutura feita de sombrite dentro da casa de vegetação para cultivo de ipê amarelo sob condições de luminosidade semelhantes às encontradas naturalmente; B – Indivíduo de ipê amarelo após o transplante para vasos de 30 L.

O experimento com ipê amarelo foi realizado durante o período de 29 de maio a 26 de junho de 2012. O monitoramento da temperatura e umidade relativa foi feito a cada uma hora através de termohigrômetro portátil WatchDog 1450 Data Logger (Spectrum Technologies, Inc.) (Figura 2 4 e B). Através destes dados foi calculado o DPV segundo a fórmula:

$$DPV = 0,61137 * EXP((17,502 * T) / (240,97 + T)) * (1 - (UR / 100))$$

onde T representa a temperatura (°C) e UR, umidade relativa (%).



**Figura 3.** Caracterização das condições ambientais da casa de vegetação durante o experimento com ipê amarelo. A - Temperatura; B - Umidade relativa; C - Déficit de pressão de vapor (DPV).

Indivíduos de ipê amarelo ( $n=4$ ) com cinco meses de idade foram utilizados para as avaliações das respostas ao estresse hídrico. Os indivíduos foram separados em dois grupos: 1) Controle, recebeu irrigação regular para manutenção do solo sempre úmido, 2) Estresse hídrico, no qual a irrigação foi interrompida até o valor da taxa fotossintética líquida ( $A$ ) se aproximar de zero. Após o valor de  $A$  dos indivíduos sob estresse hídrico se aproximar de zero foi feita a reidratação até os valores de  $A$  se aproximarem dos valores do controle.

O experimento teve duração de 25 dias em função do tempo necessário para a queda de  $A$  até próximo de zero (Tabela 1).

**Tabela 1.** Dias de avaliação dos parâmetros ecofisiológicos para ipê amarelo. (\*) indica o dia de reidratação.

Parâmetros ecofisiológicos	Dias de avaliação														
	0	3	6	9	12	15	17*	18	19	20	21	22	23	25	
Trocas gasosas	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Fluorescência	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Potencial Hídrico	x	x		x		x	x	x						x	
Pigmentos	x						x							x	

### 4.1.3. Avaliações ecofisiológicas

#### 4.1.3.1. Trocas gasosas

Para análises de trocas gasosas foi usado um analisador de gás no infra vermelho (IRGA) portátil, modelo Ciras 2 (PP Systems, UK). Os parâmetros aferidos foram: taxa fotossintética líquida ( $A$ ), transpiração ( $E$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) e concentração de carbono interno ( $C_i$ ). A eficiência intrínseca no uso da água ( $EUIA$ ) foi calculada através da relação dos valores de  $A$  e  $g_s$  ( $EUIA = A/g_s$ ). As medições foram feitas em duas folhas por indivíduos, sempre no terceiro par de folhas, ápice para base.

Através da curva de resposta a luz (Figura 3 A), foi determinado o ponto de saturação luminosa. Para o ipê amarelo foi padronizada a intensidade luminosa de  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Para determinação do período de maior atividade fotossintética, foi realizada uma curva diária da taxa fotossintética líquida antes do início dos experimentos, sendo o horário de avaliação determinado entre 8:30h e 10:30h.

#### 4.1.3.2. Fluorescência da clorofila *a*

As análises de fluorescência da clorofila *a* foram obtidas através do fluorímetro modulado portátil modelo FMS2 (Hansatech, UK) utilizando as mesmas folhas usadas para as análises de trocas gasosas. Com a utilização de cliques foliares, as folhas foram pré-adaptadas ao escuro por 30 minutos antes das medidas. As avaliações ocorreram entre 12:00h e 13:00h. Foram registrados os seguintes parâmetros:  $F_0$  (fluorescência mínima),  $F_m$  (fluorescência máxima),  $F_v$  (fluorescência variável),  $F_v/F_m$  (rendimento quântico máximo do fotossistema II),  $qP$  (coeficiente de dissipação fotoquímica),  $qNP$  (coeficiente de dissipação não-

fotoquímica) e NPQ (rendimento quântico de extinção não-fotoquímico). A razão  $F_v/F_o$  foi calculada.

#### 4.1.3.3. Quantificação de pigmentos fotossintéticos

Para quantificação de pigmentos, um disco foliar foi retirado das mesmas folhas utilizadas para análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* dos tratamentos controle e estresse hídrico. O horário para retirada dos discos foi padronizado, ocorrendo as 14:00h. Os discos foram acondicionados em tubos com 5 mL de DMSO abrigados da luz. Após 5 dias, as análises foram realizadas no espectrofotômetro (UV-160A ; UV – Visible Recording Spectrophotometer – Shimadzu - LCA) nos comprimentos de onda de 480nm, 649nm e 665nm segundo a metodologia de Wellburn, 1994. Para a quantificação das concentrações de clorofilas *a* e *b* e carotenóides foram usadas as equações de Wellburn, 1994:

$$[\text{Clorofila } a] (\mu\text{g/mL}): 12,19A_{665} - 3,45A_{649}$$

$$[\text{Clorofila } b] (\mu\text{g/mL}): 21,99A_{649} - 5,32A_{665}$$

$$[\text{Carotenóides}] (\mu\text{g/mL}): (1000A_{480} - 2,14[\text{Clorofila } a] - 70,16[\text{Clorofila } b])/220$$

Após a obtenção das concentrações de pigmentos em  $\mu\text{g/mL}$ , ocorreu a conversão destas a  $\text{nmol.cm}^2$  através da fórmula

$$\frac{[\text{Pigmento}] \times (\text{Volume do solvente})}{\text{Área do disco foliar}}$$

Área do disco foliar

na qual [Pigmento] é o valor encontrado pelas fórmulas descritas acima (Wellburn, 1994) para cada pigmento.

#### 4.1.3.4. Potencial hídrico

As avaliações de potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) foram feitas com o uso de uma bomba de pressão de Scholander (Modelo 3005 Pressure Extractor, Soilmoisture Equipment Corp., USA), utilizando uma folha de cada indivíduo para cada tratamento ( $n=4$ ). A folha foi coletada e acondicionada na câmara de pressão. Após a entrada de gás na câmara, a leitura ocorreu no momento em que a seiva exsudou pelo pecíolo (Turner, 1981). As medidas ocorreram antes do amanhecer ( $\Psi_{AM}$ ), entre 4:30h e 5:30h, e ao meio-dia, entre 12:00h e 13:00h ( $\Psi_{MD}$ ). Através desses valores a

variação do  $\Psi_h$  diário foi calculada utilizando-se a fórmula  $\Delta \Psi_h = \Psi_{MD} - \Psi_{AM}$  (Atroch, 2008).

#### 4.1.4. Análises estatísticas

As análises descritivas (médias) foram realizadas para trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, potencial hídrico, concentrações de pigmentos fotossintéticos. As diferenças entre os tratamentos foram testadas pelo teste one-way ANOVA para cada parâmetro analisado seguido do teste de Tuckey ( $p \leq 0,05$ ). As análises foram realizadas pelo programa Statistica 7.0.

## 4.2. EXPERIMENTO 2

### 4.2.1. Material vegetal

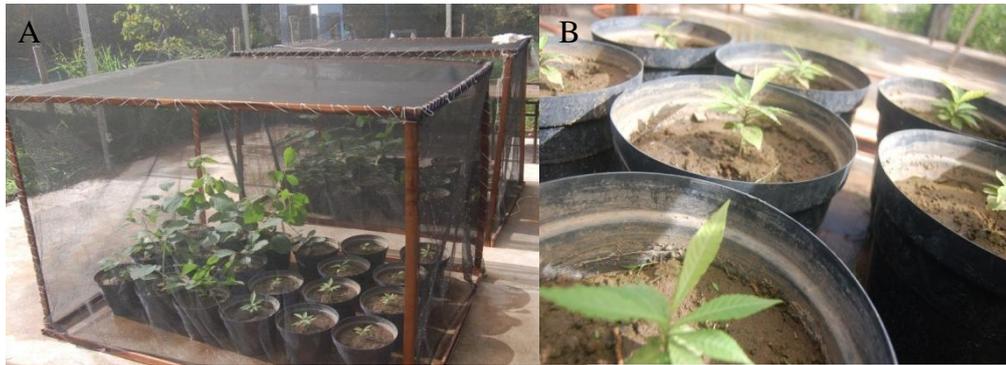
O jequitibá branco, *Cariniana estrellensis* (Raddi) (Lecythidaceae), é uma espécie arbórea semidecídua. Sua altura pode variar de 35-45 m, com tronco de 90-120 cm de diâmetro. Ocorre desde o sul da Bahia até o Rio Grande do Sul nas Florestas Pluvial Atlântica e Subtropical, podendo ocorrer ainda no Acre e em florestas de galeria do Brasil Central. Floresce durante os meses de outubro a dezembro, meses que ocorrem também surgimento de nova folhagem. Os frutos amadurecem nos meses de julho a setembro com os indivíduos praticamente sem folhagem. É uma espécie ornamental indicada para paisagismo de parques e grandes jardins devido ao seu grande porte e é considerada indispensável nos reflorestamentos heterogêneos com fins ecológicos (Lorenzi, 2000).

### 4.2.2. Condições experimentais

Os experimentos foram realizados em casa de vegetação desde a germinação até o término dos tratamentos. Sementes foram germinadas em vasos plásticos com capacidade de 500 mL contendo substrato próprio para espécies arbóreas (Substrato Basaplant<sup>®</sup>). Trinta dias após a germinação, os indivíduos foram transplantados para vasos com capacidade de 30 litros contendo o mesmo substrato, onde foram mantidos até o término dos experimentos. Após o transplante o substrato foi enriquecido com fertilizante de liberação lenta N:P:K (4:14:8) numa proporção de 20 g para cada 5 kg de substrato. Todos os indivíduos foram irrigados

diariamente ou em dias alternados de acordo com a disponibilidade de água no solo de cada vaso desde a germinação até a imposição do estresse.

As condições de luminosidade na casa de vegetação foram ajustadas com sombrite para se obter a intensidade luminosa semelhante a encontrada naturalmente, em torno de 90% menor do que a pleno sol.

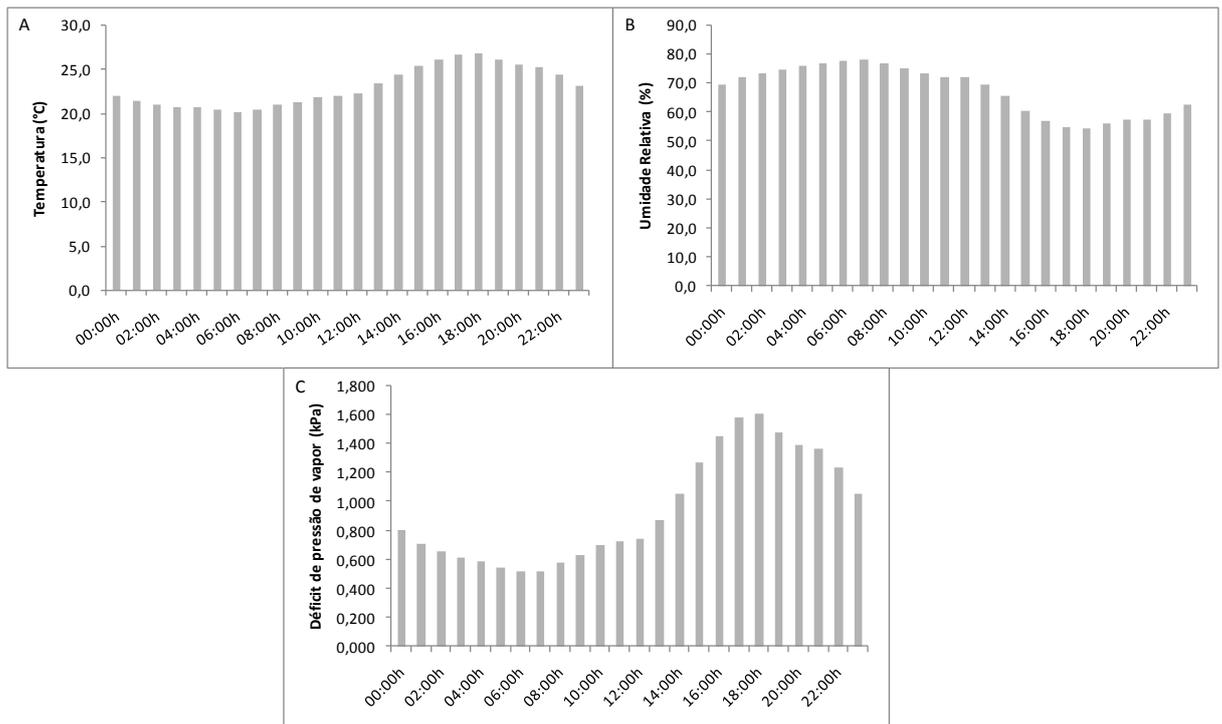


**Figura 4.** A - Estrutura feita de sombrite dentro da casa de vegetação para cultivo das espécies sob condições de luminosidade semelhantes às encontradas em seus ambientes naturais; B – Indivíduos de jequitibá branco 30 dias após a germinação.

O experimento com jequitibá foi realizado no período de 26 de setembro a 5 de novembro de 2012. O monitoramento da temperatura e umidade relativa foi feito a cada uma hora através de termohigrômetro portátil WatchDog 1450 Data Logger (Spectrum Technologies, Inc.) (Figura 5 A e B). Através destes dados foi calculado o déficit de pressão de vapor (DPV) segundo a fórmula:

$$DPV = 0,61137 * EXP((17,502 * T) / (240,97 + T)) * (1 - (UR / 100))$$

onde T representa a temperatura (°C) e UR, umidade relativa (%).



**Figura 5.** Caracterização das condições ambientais da casa de vegetação no período de experimento com jequitibá branco. A - Temperatura; B - Umidade relativa; C - Déficit de pressão de vapor (DPV).

Indivíduos de jequitibá branco ( $n=4$ ) com oito meses de idade foram utilizados para as avaliações das respostas ao estresse hídrico. Os indivíduos foram separados em dois grupos: 1) Controle, indivíduos receberam irrigação regular para manutenção do solo sempre úmido, 2) Estresse hídrico, no qual a irrigação foi interrompida até o valor da taxa fotossintética líquida ( $A$ ) se aproximar de zero. Após o valor de  $A$  dos indivíduos sob estresse hídrico se aproximar de zero foi feita a reidratação até os valores de  $A$  se aproximarem dos valores do controle.

O experimento teve duração de 39 dias em função do tempo necessário para a queda de  $A$  até próximo de zero (Tabela 2).

**Tabela 2.** Dias de avaliação dos parâmetros ecofisiológicos para jequitibá branco. (\*) indica o dia de reidratação.

Parâmetros ecofisiológicos	Dias de avaliação														
	0	3	6	9	12	15	18	25	31	32*	33	34	35	37	39
Trocas gasosas	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Fluorescência	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Potencial Hídrico	x	x		x		x	x	x		x					x

#### 4.2.3. Avaliações ecofisiológicas

As análises ecofisiológicas (trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e potencial hídrico) foram iguais às realizadas para ipê amarelo no item 4.1.3.1; 4.1.3.2 e 4.1.3.4.

#### 4.2.4. Análises estatísticas

As análises descritivas (médias) foram realizadas para trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, potencial hídrico, concentrações de pigmentos fotossintéticos. As diferenças entre os tratamentos foram testadas pelo teste one-way ANOVA para cada parâmetro analisado seguido do teste de Tuckey ( $p \leq 0,05$ ). As análises foram realizadas pelo programa Statistica 7.0.

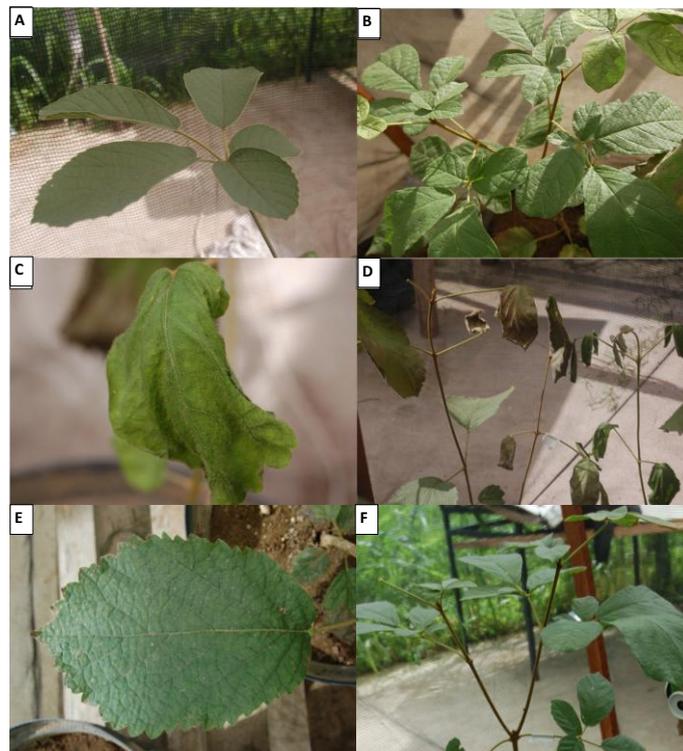
## 5. RESULTADOS

### 5.1. Experimento 1

#### 5.1.1. Trocas gasosas

A Figura 6 mostra o aspecto dos indivíduos de ipê amarelo durante o experimento de estresse hídrico.

Os valores de  $A$  em ipê amarelo dos indivíduos do controle permaneceram em torno de  $10 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Os indivíduos de ipê amarelo submetidos a estresse hídrico tiveram seus valores de  $A$  reduzidos em 70% (controle =  $9,95 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; estresse =  $3,08 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) 17 dias após a suspensão da irrigação (Figura 7 A). A reidratação ocorreu antes dos valores de  $A$  chegarem a  $0 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$  em função do aspecto visual dos indivíduos (Figura 6 C e D), que indicavam senescência iminente das folhas. Apesar do intenso murchamento, após a reidratação houve a recuperação visual completa dos indivíduos (Figura 6 E e F).



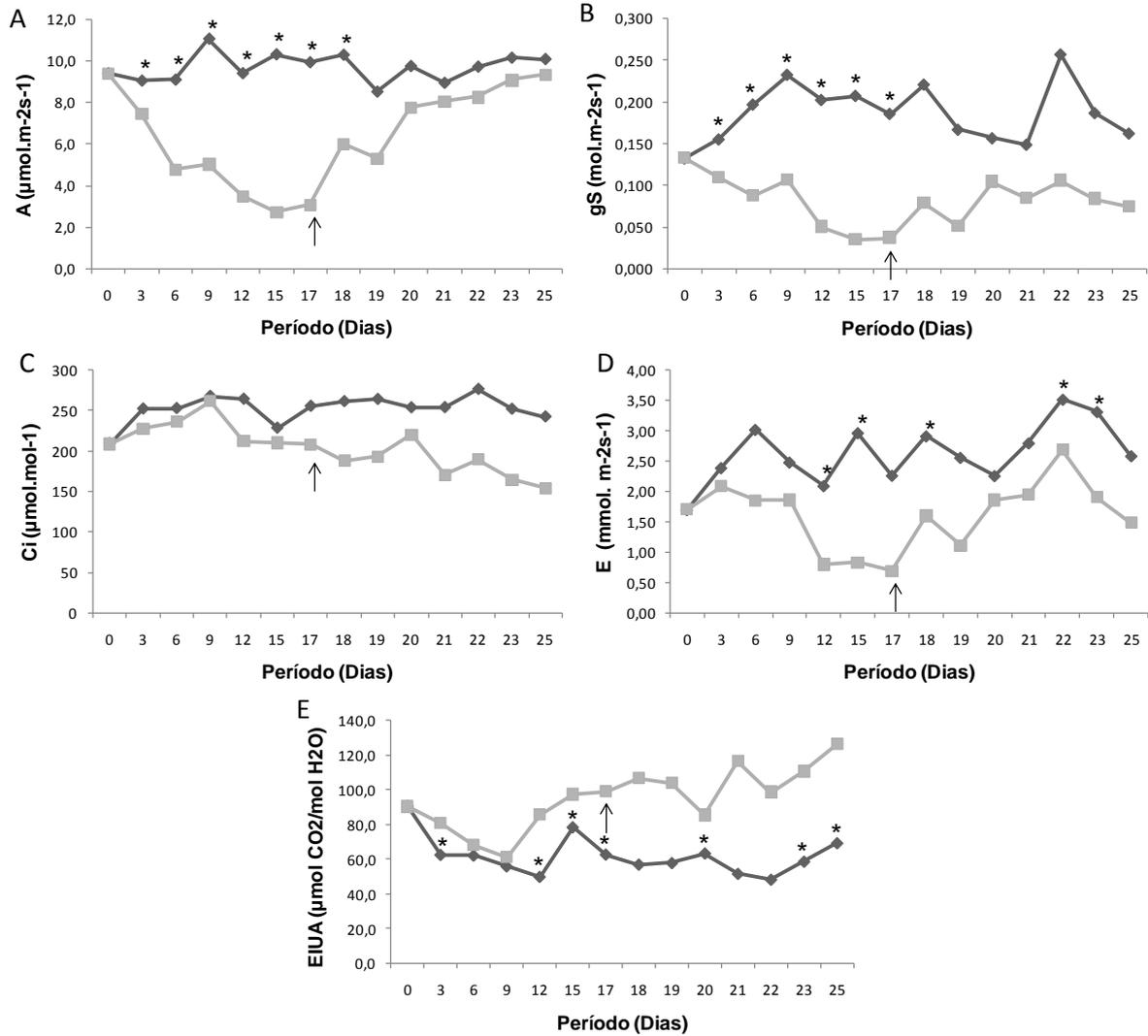
**Figura 6.** Indivíduos de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*) com cinco meses de idade. A e B – Controle; C e D – Estresse hídrico 17 dias após a suspensão da irrigação; E e F – 8 dias após a reidratação.

As avaliações de  $A$  e  $g_s$  (Figura 7 A e B) mostraram uma resposta rápida ao estresse hídrico, diminuindo significativamente seus valores em relação ao controle três dias após a suspensão da irrigação.

Após a reidratação houve aumento em  $A$  retornando aos valores próximos ao controle em três dias. Para  $g_s$  foi observada uma redução de 80% no tratamento de estresse hídrico.

Assim como  $A$  e  $g_s$ , a  $E$  também foi reduzida significativamente quando o tratamento de estresse hídrico foi imposto, com retomada dos valores após a reidratação (Figura 7 D). Para  $C_i$  (Figura 7 C) não houve diferença significativa em nenhum dos períodos de tratamento entre controle e estresse hídrico, apesar de se observar uma clara tendência de redução estresse hídrico.

À medida que  $g_s$  diminuiu nos indivíduos de ipê amarelo submetidos a estresse hídrico, a  $EIUA$  aumentou chegando a valores superiores (na ordem de 58%) em relação ao controle no período de maior deficiência hídrica, 17 após a suspensão da irrigação (Figura 7 E). Após a reidratação, os valores de  $EIUA$  continuaram superiores aos do controle.



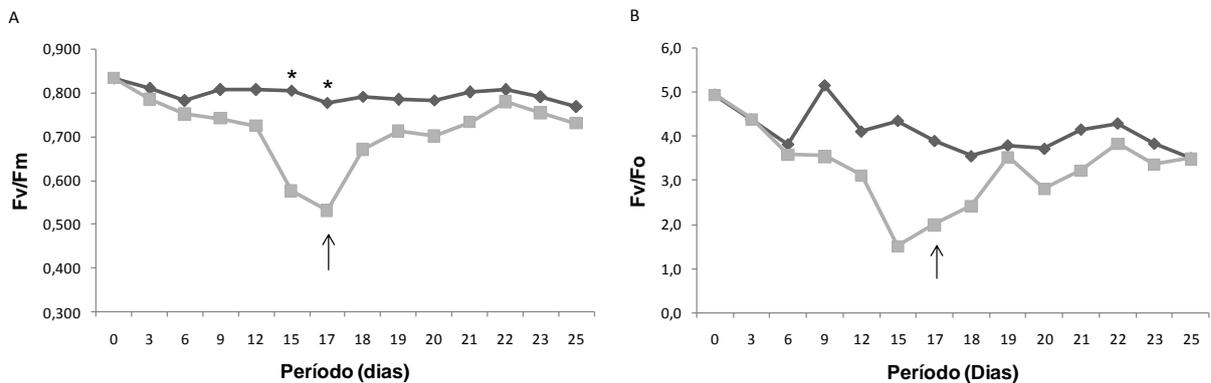
**Figura 7.** A - Taxa fotossintética líquida (A); B - Condutância estomática ( $g_s$ ); C - Transpiração (E); D - Carbono interno (Ci); E - Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) dos tratamentos Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—■—) de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).

### 5.1.2. Fluorescência da clorofila a

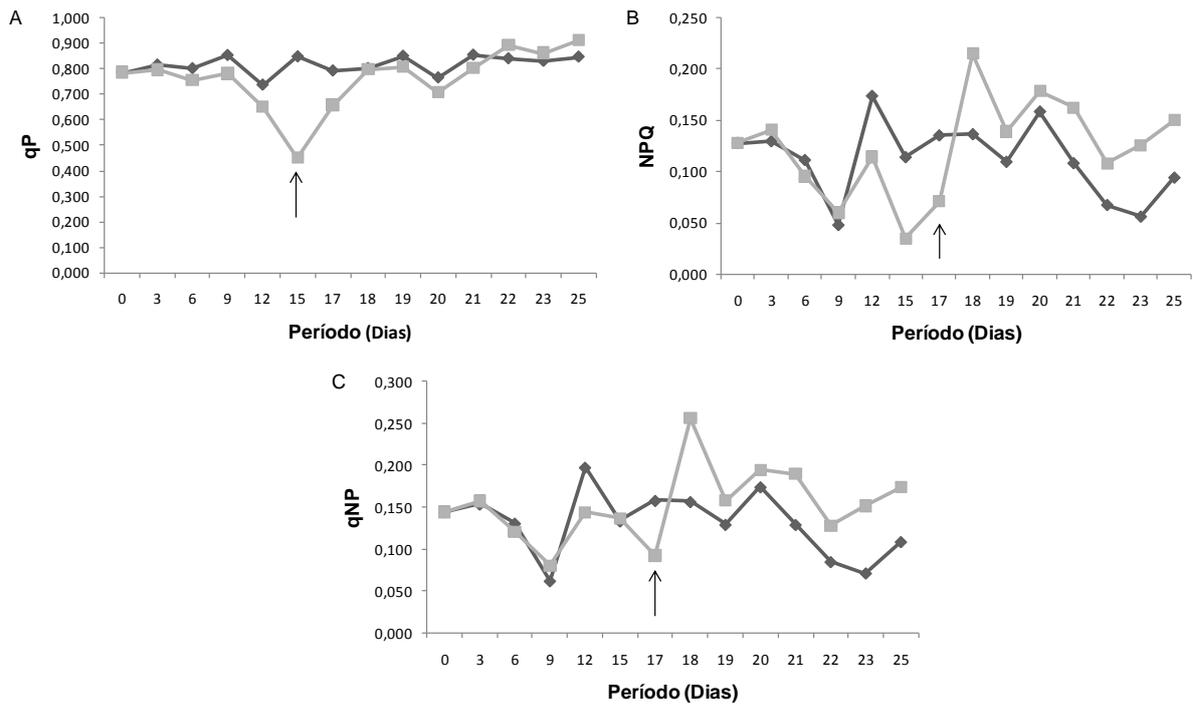
A razão  $F_v/F_m$  mostrou queda significativa após 15 dias de suspensão da irrigação, chegando a diminuir em 66% (0,530) em relação ao controle (0,777 – Figura 8 A). Porém, é possível observar uma queda, embora não significativamente, nestes valores 12 dias após a restrição hídrica (0,724). Após a reidratação (Figura 8

A - seta), 17 dias após a suspensão da irrigação, houve recuperação total dos valores de Fv/Fm. Para Fv/Fo (Figura 8 B) não foi encontrada diferença significativa entre os tratamentos, apesar de haver uma clara tendência de redução quando mantido sob estresse hídrico (Figura 8 C).

O coeficiente de dissipação fotoquímica (qP), mostrou diferença significativa 15 dias após interrupção da irrigação com redução de 57% em relação ao controle (Figura 9 A). Diferente do esperado, qNP e NPQ não apresentaram diferença significativa em nenhum dos períodos e tratamentos (Figura 9 B e C).

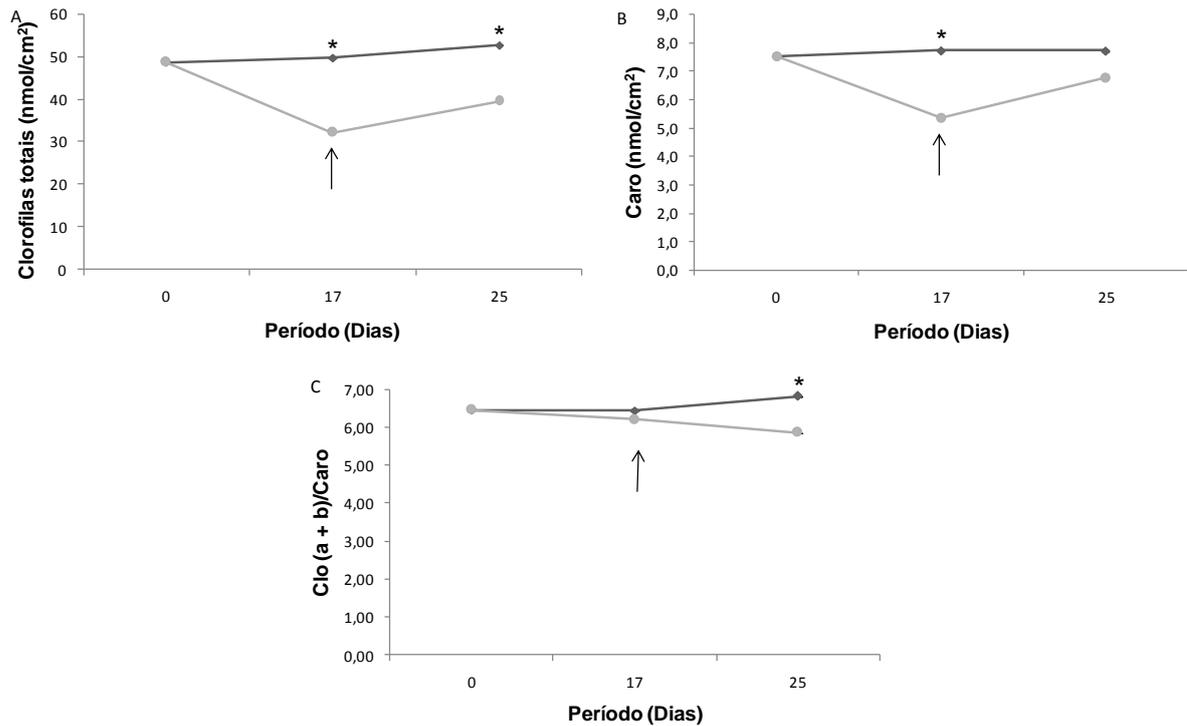


**Figura 8. A e B - Rendimento quântico máximo do fotossistema II (Fv/Fm); C e D – Fv/F0. Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—■—) de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*), (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade (n=4).**



### 5.1.3. Pigmentos fotossintéticos

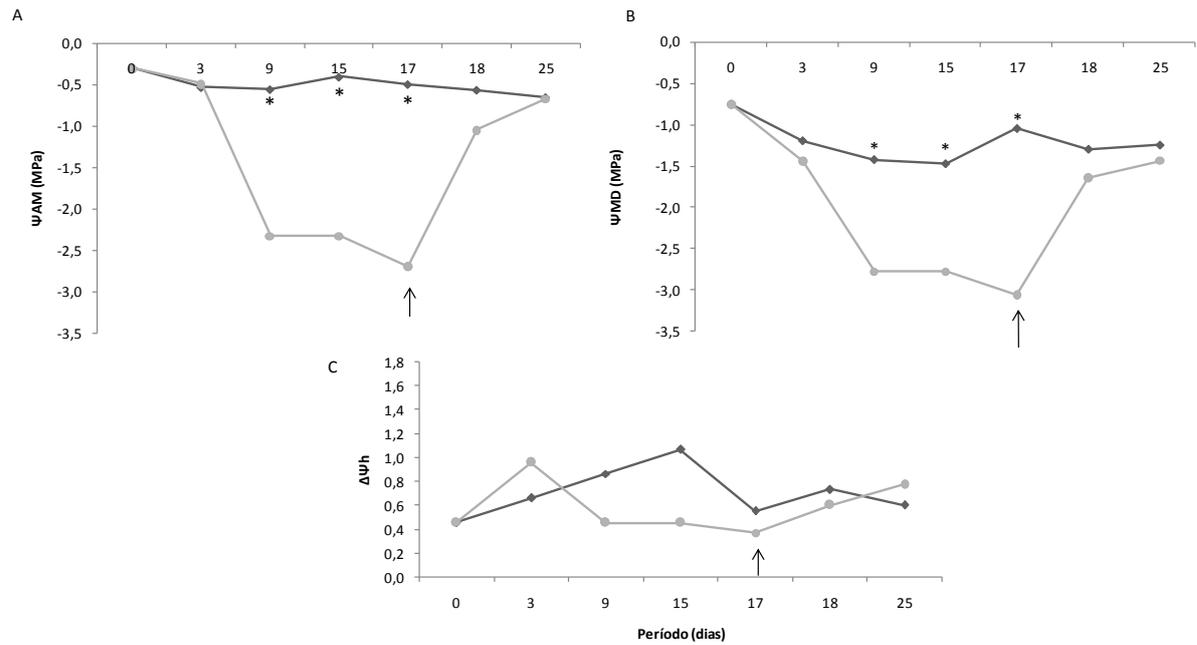
A alteração nos teores de pigmentos em ipê amarelo foi semelhante para clorofilas totais (Clo a+b) e carotenóides, com diminuição significativa 17 dias após o estresse hídrico (Figura 10 A e B). A redução destes dois parâmetros foi de 46 e 30%, respectivamente, em relação ao controle. A razão clorofila total/carotenóides foi mantida durante o estresse hídrico, mas apresentou diferença significativa após a reidratação.



**Figura 10.** Pigmentos fotossintéticos (nmol/cm<sup>2</sup>) A - Clorofilas totais (Clo a+b); B - carotenóides (Caro); C- razão clorofila total/carotenóides de indivíduos de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*) em 0, 17 e 25 dias após a imposição do estresse hídrico. Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).

#### 5.1.4. Potencial Hídrico

A resposta do potencial hídrico antemanhã ( $\Psi_{AM}$ ) e ao meio-dia ( $\Psi_{MD}$ ) dos indivíduos de ipê amarelo submetidas à deficiência hídrica foi rápida após a suspensão da irrigação e após a reidratação (Figura 11 A e B). Com nove dias de restrição hídrica, os valores de  $\Psi_{AM}$  e  $\Psi_{MD}$  diminuíram significativamente em relação ao controle chegando a uma redução de aproximadamente 400 e 200%, respectivamente. Depois de reidratados, os indivíduos restabeleceram os valores desta variável em um dia, se igualando aos valores do controle. Não foram observadas diferenças, em ipê amarelo, para  $\Delta\Psi_h$  ao longo do experimento.



**Figura 11.** A e B - Potencial hídrico antemanhã ( $\Psi_{AM}$ ); C e D - Potencial hídrico meio-dia ( $\Psi_{MD}$ ); E e F - Variação diária de potencial hídrico ( $\Delta\Psi_h$ ). Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—●—) de ipê amarelo (*Handroanthus crysotrichus*). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).

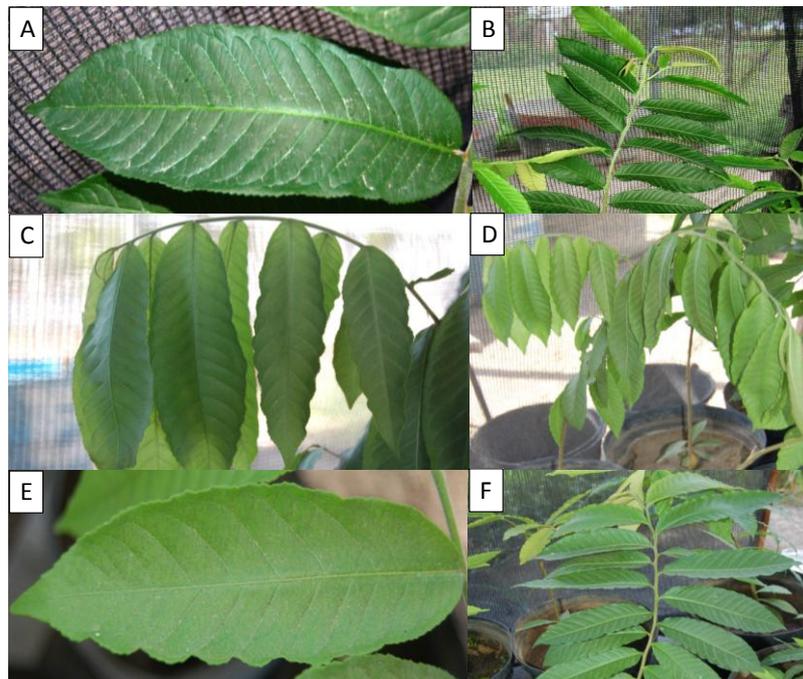
## 5.2. Experimento 2

### 5.2.1. Trocas gasosas

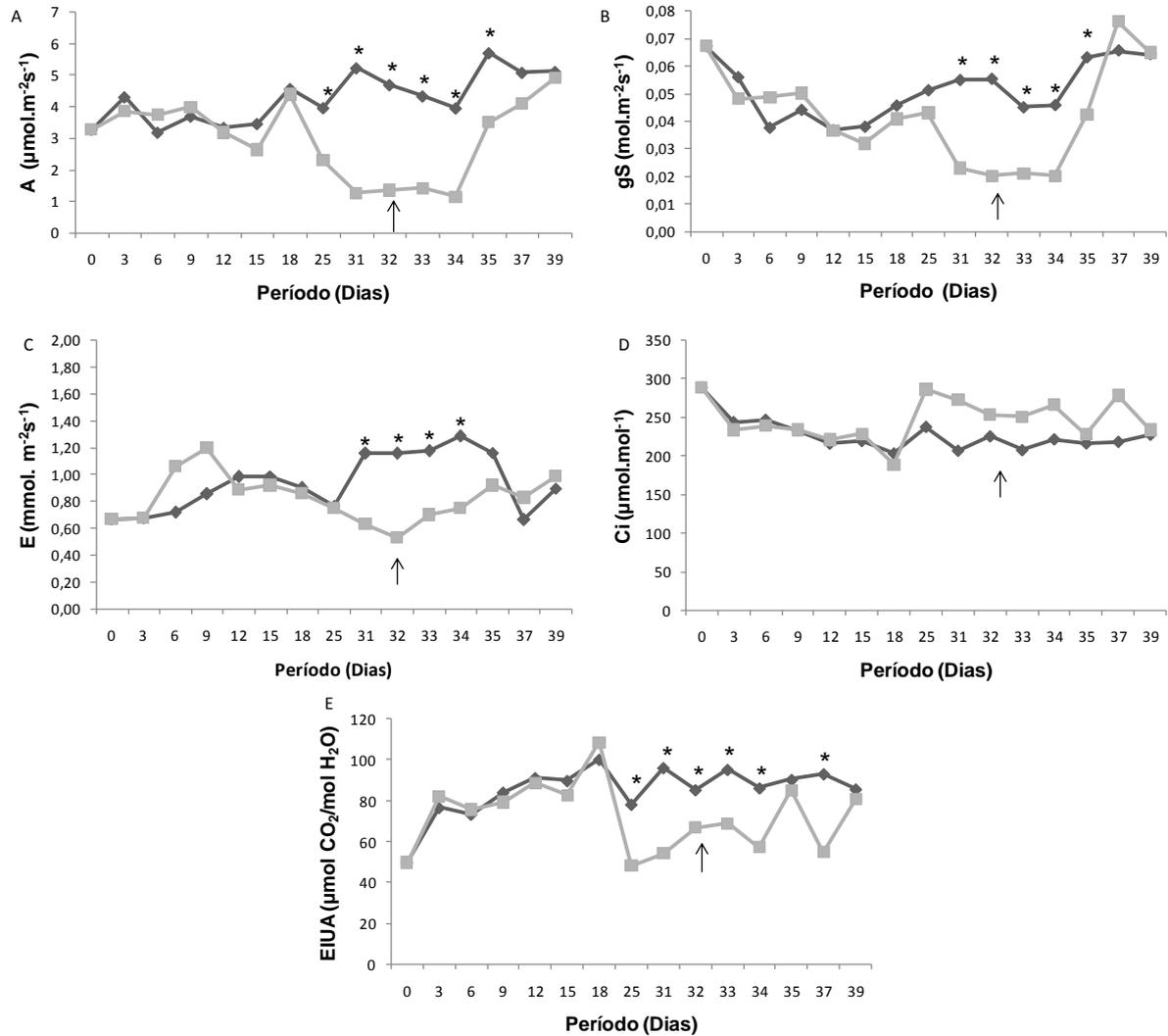
A Figura 12 mostra o aspecto dos indivíduos de jequitibá branco, durante os experimentos de estresse hídrico e reidratação.

O valor de  $A$ , após 31 dias de suspensão da irrigação, foi de  $1,3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  quando se procedeu a irrigação (redução de 71%) (Figura 13 A). Como observado na Figura 5, os indivíduos sob déficit hídrico também apresentaram murchamento foliar, mas não tão severo quanto o apresentado pelos indivíduos de ipê amarelo. Entretanto, para evitar a senescência foliar, optou-se por reidratar as indivíduos antes de  $A$  chegar a  $0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

A redução de  $A$  e  $g_s$  para os indivíduos de jequitibá branco submetidos ao estresse ocorreu de forma lenta, tendo sido verificada diferença estatística entre os tratamentos apenas 25 e 31 dias, respectivamente, após a interrupção da irrigação (Figura 13 A e B).



**Figura 12.** Indivíduos de jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*) com oito meses de idade. A e B – Controle; C e D – Estresse hídrico 32 dias após a suspensão da irrigação; E e F – 7 dias após a reidratação.



**Figura 13.** A e B - Taxa fotossintética líquida (A); C e D - Condutância estomática ( $g_s$ ); E e F - Transpiração (E); G e H - Carbono interno ( $C_i$ ); e I e J - Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) dos tratamentos Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (---◻---) de jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).

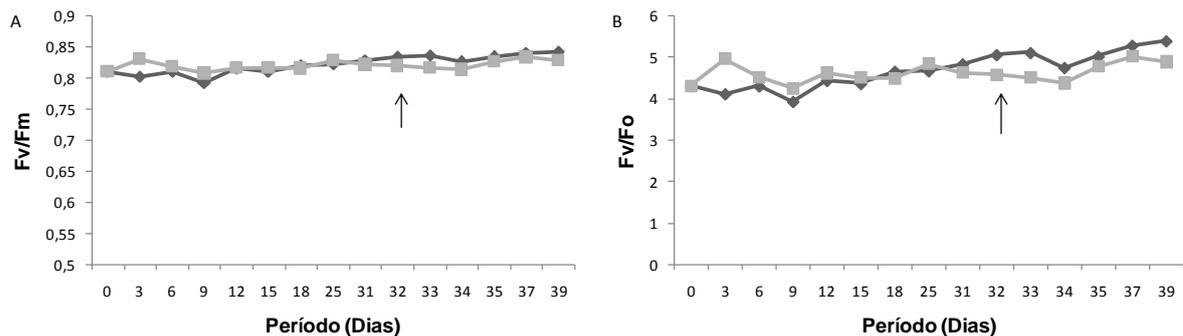
Após a reidratação houve aumento em A retornando aos valores próximos ao controle em cinco dias. Para  $g_s$  e E foi observada queda significativa nos indivíduos sob estresse hídrico, como observado na Figura 13. Para  $C_i$  (Figura 13 C) não houve diferença significativa em nenhum dos períodos de tratamento entre controle e

estresse hídrico. Entretanto, observa-se uma clara tendência de aumento deste parâmetro nos indivíduos sem irrigação.

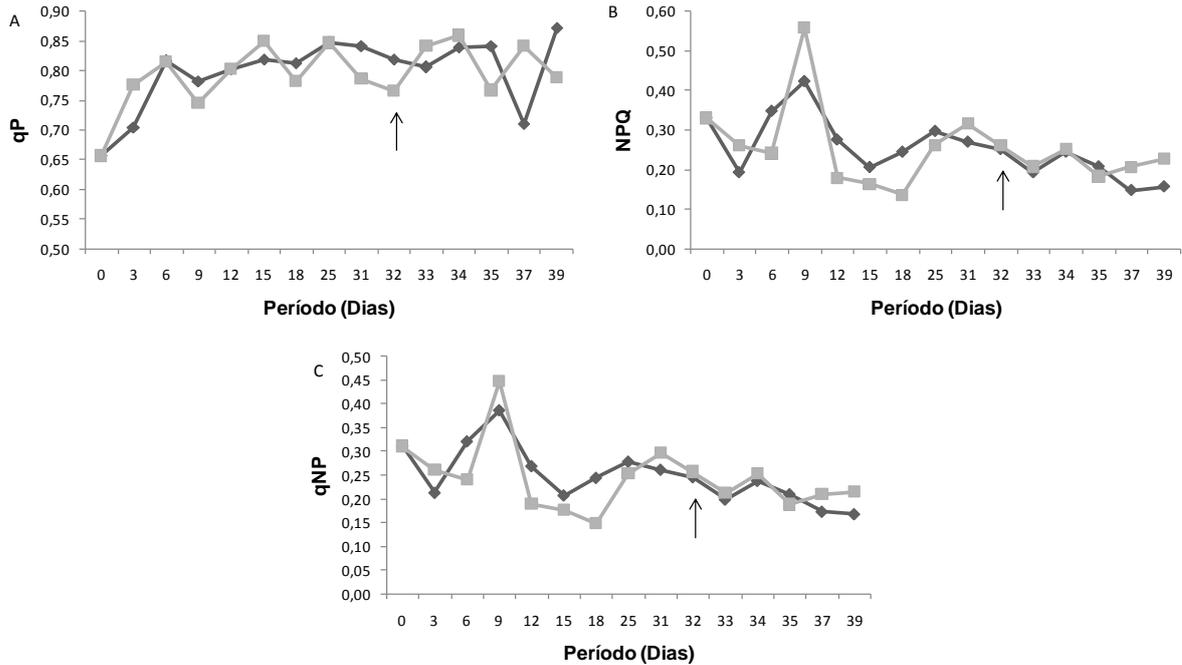
A razão *EIUA* diminuiu nos indivíduos sob estresse, com diminuição de 22%, em relação aos indivíduos do controle, 32 dias após o início do tratamento (Figura 13 E). Após a reidratação, os valores continuaram inferiores aos do controle.

### 5.2.2. Fluorescência da clorofila *a*

Os indivíduos de jequitibá branco não mostraram alteração da razão  $F_v/F_m$  e  $F_v/F_o$  em função da suspensão da irrigação (Figura 14 A e B), mantendo o valor entre 0,80 e 0,85 para  $F_v/F_m$  e 4,0 e 6,0 para  $F_v/F_o$ . Assim como estas razões, os *quenchings* fotoquímicos e não-fotoquímicos não apresentaram diferença significativa em nenhum dos períodos e tratamentos (Figura 14 A, B e C).



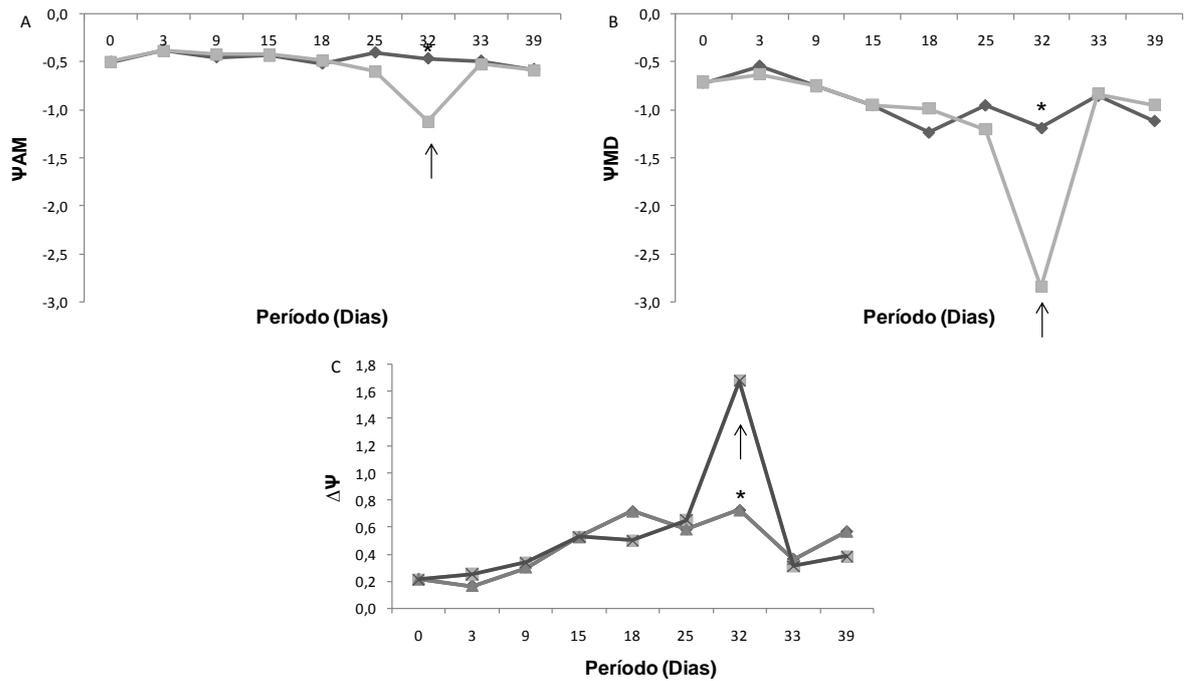
**Figura 14.** A e B - Rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ); C e D –  $F_v/F_o$ . Controle (◆) e Estresse Hídrico (◻) de jequitibá branco (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).



**Figura 15.** A e B – Coeficiente de extinção fotoquímico (qP); C e D - Coeficiente de extinção não fotoquímico (qNP); E e F – Quociente de extinção não fotoquímico (NPQ). Controle (—◆) e Estresse Hídrico (—■) de jequitibá branco (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).

### 5.2.3. Potencial Hídrico

A resposta dos indivíduos de jequitibá branco (Figura 16) foi lenta, diminuindo significativamente do controle apenas 32 dias após a suspensão da irrigação, com redução de aproximadamente 150 e 130%, respectivamente. Para  $\Delta\Psi_h$  houve diferença significativa aos 32 dias após o início da imposição do estresse hídrico, tendo os indivíduos sob estresse apresentando maiores valores que os do controle, o que está relacionado com a maior diferença dos potenciais  $\Psi_{AM}$  e  $\Psi_{MD}$ .



**Figura 16.** A e B - Potencial hídrico antemanhã ( $\Psi_{AM}$ ); C e D - Potencial hídrico meio-dia ( $\Psi_{MD}$ ); E e F - Variação diária de potencial hídrico ( $\Delta\Psi_h$ ). Controle (—◆—) e Estresse Hídrico (—■—) de jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*). (↑): reidratação. (\*) representa diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre os tratamentos no mesmo período pelo teste de Tuckey ao nível de 5% de probabilidade ( $n=4$ ).

## 6. DISCUSSÃO

A taxa fotossintética líquida ( $A$ ) é geralmente mais elevada nas espécies dos estágios iniciais de sucessão ecológica, como pode ser observado na tabela 3. Como a classificação do grupo ecológico varia de acordo com o autor, foi utilizada uma classificação simples na tabela em espécies pioneiras e não-pioneiras.

**Tabela 3.** Taxa fotossintética de espécies arbóreas de diferentes estágios sucessionais.

Grupo ecológico	Espécie	A <sub>max</sub> ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	Autores
Pioneiras	<i>Schinus terebinthifolius</i>	6,9	Sabbi <i>et al.</i> , 2010
	<i>Guazua ulmifolia</i>	7,0	Souza e Ribeiro, 2008
	<i>Lafoensia pacari</i>	15,0	Nogueira <i>et al.</i> , 2004
Não-pioneiras	<i>Minquartia guianensis</i>	5,0	Liberato <i>et al.</i> , 2006
	<i>Cariniana legalis</i>	3,0	Souza e Ribeiro, 2008
	<i>Minquartia guianensis</i>	2,5	Dias e Marengo (2007)

No presente estudo, os dados do controle para os indivíduos de ipê amarelo apresentaram valores de  $A$  duas vezes maior que os dados do controle para os indivíduos de jequitibá branco, como era esperado. Os maiores valores de  $A$  observados no presente trabalho e nos acima citados estão relacionadas com o rápido crescimento das espécies iniciais de sucessão ecológica quando comparado ao crescimento mais lento de espécies secundárias tardias (Nogueira *et al.*, 2004). Ainda, os valores de  $A$  de jequitibá branco são semelhantes aos valores encontrados por Domingues *et al.* (2007) em espécies arbóreas, secundárias tardias da Amazônia (entre 4,5 e 5,5  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ).

Ainda como característica de espécies iniciais de sucessão, maiores valores de  $g_s$  e  $E$  também foram observados em ipê amarelo, em relação a jequitibá branco. A menor resistência estomática é verificada nas espécies dos extratos iniciais de sucessão (Bazzaz, 1979) quando e comparação com as espécies tardias. Estas observações são discutidas como mecanismos auxiliares na manutenção da temperatura foliar nas espécies iniciais, que em geral estão submetidas a pleno sol e, portanto, mais susceptíveis ao aumento de temperatura foliar.

A diminuição de  $A$  nos indivíduos submetidos a estresse hídrico está relacionada com a queda de  $g_s$  observada no presente trabalho, pois o estômato fechado impede a entrada de  $CO_2$  necessário para a via fotossintética (Flexas *et al.*, 2004) e o fechamento estomático é a resposta mais imediata após a interrupção da irrigação, como medida de proteção contra de perda de água. Ainda, Chernyad'ev (2005) afirma que o maior e mais importante fator limitante para  $A$  em estresse hídrico é a resistência estomática. Em um experimento semelhante, com indivíduos de acariquara (*Minquartia guianensis*), Liberato *et al.* (2006) observaram uma queda de 50% nos valores destes dois parâmetros nos indivíduos não irrigados em relação ao controle corroborando a relação destes dois parâmetros. Entretanto, Hinckley (1991) sugere que o decréscimo em  $A$  em indivíduos sob restrição hídrica está associado apenas inicialmente ao fechamento estomático, e que após um período de tempo, a queda se deve a danos no aparato fotossintético que levam à redução da atividade de enzimas, à menor taxa de transporte de elétrons (ETR) e à diminuição da concentração de clorofilas. Este último fator é confirmado neste estudo, em indivíduos de ipê amarelo, já que os indivíduos sob estresse hídrico tiveram suas concentrações de clorofilas totais reduzidas em 46% em relação ao controle. Entretanto, é importante lembrar que a queda de  $A$  em ipê amarelo foi observada já após 3 dias de restrição hídrica e que a medida de clorofila só ocorreu 17 dias após a suspensão da irrigação. Possivelmente no início do experimento a queda de  $A$  se deva ao fechamento estomático, mas com o passar do tempo a redução das clorofilas pode ter sido um fator a mais para potencializar a queda de  $A$ . Além disso, outros autores (Tarchevskii, 2001; Lawlor, 2002; Medrano *et al.*, 2002; Parry *et al.*, 2002) afirmam que a eficiência fotossintética também pode diminuir sob estresse hídrico devido a diminuição da atividade da Rubisco, inibição da ATPase e alterações na síntese de ATP.

A diminuição da  $A$  pode levar a um aumento na concentração de carbono interno ( $C_i$ ) na câmara subestomática, como ocorreu em um experimento de estresse hídrico em eucalipto (*Eucalyptus spp.*) realizado por Fernandes (2012). No experimento citado, os autores submeteram a espécie a vários níveis de estresse hídrico e em todos houve aumento significativo de  $C_i$  em relação ao controle. No presente estudo, a  $C_i$  não apresentou variação significativa em função da suspensão da irrigação, mas pode ser observada uma clara tendência à redução deste

parâmetro em ipê amarelo e aumento em jequitibá branco, sendo que estas tendências não se alteraram em função da reidratação.

A eficiência intrínseca no uso da água (*EIUA*) é alterada de maneiras diferentes de acordo com o nível de estresse hídrico imposto à planta, aumentando no início do estresse de acordo com o fechamento estomático, e diminuindo após o estresse se tornar rigoroso, devido ao prejuízo ao metabolismo no mesófilo foliar (Taiz e Zeiger, 2009). Porém, esses resultados não foram encontrados nas duas espécies de estudo. Em ipê amarelo, houve uma tendência à diminuição no início do estresse com aumento da *EIUA* sob estresse severo e após a reidratação. Isto pode ter ocorrido devido à queda acentuada da  $g_s$  no período sob estresse severo. Já a diminuição da *EIUA* no período inicial estaria associada à maior queda nos valores de  $g_s$  do que de *A*. Para jequitibá branco, apenas durante o estresse mais intenso (após 25 dias de suspensão da irrigação) foi observada a queda nos valores de *EIUA*, juntamente com a queda da *A*.

O estresse hídrico pode causar danos nas funções dos dois fotossistemas (PSI e PSII), sendo capaz de alterar estruturas de proteínas que compõem o fotossistema, como a proteína D1. Esta sofre danos sob deficiência hídrica, sendo substituída por outra molécula, cuja síntese é ativada pela seca prolongada (Giardi *et al.*, 1996). Segundo Bolhàr-Nordenkampf *et al.* (1989), valores de  $F_v/F_m$  entre 0,75 e 0,85 refletiriam condições ideais de funcionamento do PSII para indivíduos saudáveis e isentos de estresse. Com base nestes autores, podemos sugerir que para ipê amarelo houve comprometimento do aparelho fotossintético em função da suspensão da irrigação. Entretanto, a rápida recuperação desta razão após a reidratação indica que não houve alterações irreversíveis no mesmo. Em jequitibá branco, o estresse hídrico não levou à redução dos valores de  $F_v/F_m$ . Em um estudo de estresse hídrico realizado com uma espécie arbórea de conífera (*Picea abies*) (Ditmarová *et al.*, 2010), a razão  $F_v/F_m$  também não foi alterada.

Os valores da razão  $F_v/F_o$  nos indivíduos de ipê amarelo sob estresse foram menores que a faixa considerada ótima, que é de 4 a 6 (Roháček, 2002). A redução, apesar de não ter sido significativa, confirmando a presença de estresse e danos ao aparato fotossintético (Krause e Weis, 1984; Roháček, 2002). Dados da literatura sugerem que a razão  $F_v/F_o$  seja mais sensível que a razão  $F_v/F_m$  para identificar condições de estresse (Oliveira *et al.*, 2002; Paiva *et al.*, 2009). O fato de não termos observado diferença significativa nos tratamentos para  $F_v/F_o$  contradiz estas

informações, mas a redução destes valores no tratamento de estresse hídrico, em ipê amarelo, confirma que esta razão pode ser utilizada como indicativo de estresse. Em estudo de Mielke *et al.* (2003), com plântulas de jenipapo, a razão  $F_v/F_o$  também não foi ao estresse hídrico indicando que nem sempre esta razão se mostrará mais eficiente em evidenciar o estresse. A redução nos valores de  $F_v/F_o$  pode se dar pelo aumento de  $F_o$  ou pela redução de  $F_v$ . A redução em ipê amarelo parece ter sido em razão da diminuição nos valores de  $F_m$ , que levaram à diminuição de  $F_v$ , para os indivíduos sob estresse hídrico do que por alterações nos valores de  $F_o$ . Estudos realizados por Pereira *et al.* (2000) e Paiva *et al.* (2009) também observaram uma queda nos valores de  $F_v/F_o$  devido à queda dos valores de  $F_v$ , que estaria associada a mudanças na estrutura dos tilacóides afetando o transporte de elétrons (Joshi e Mohanty, 2004).

A diminuição dos valores de  $qP$  no tratamento de estresse em ipê amarelo mostra que menos energia estava sendo direcionada à atividade fotossintética quando comparada ao controle. Porém, o fato deste parâmetro não ter diminuído em jequitibá branco, indica que a queda nos valores de  $A$  ocorreu, provavelmente, somente devido ao fechamento estomático nesta espécie já que o direcionamento de energia fotoquímica dos indivíduos sob estresse hídrico foi semelhante estatisticamente aos do controle. Com a diminuição do  $qP$  em ipê amarelo 15 dias após a restrição hídrica, esperava-se concomitantemente um aumento da dissipação não-fotoquímica já que são processos competitivos (Taiz e Zeiger, 2009). Porém, os valores de  $qNP$  e  $NQP$  mostraram-se semelhantes ao controle durante todo o experimento para ambas as espécies. Resultado semelhante foi encontrado para um estudo de estresse hídrico severo em uma cultivar de capim-chorão (*Eragrostis curvula*). Neste trabalho autores sugerem que o estresse hídrico severo impediu a dissipação térmica, um tipo de dissipação não fotoquímica, devido aos danos na estrutura e funcionalidade do aparato fotossintético (Colom e Vazzana, 2003). Os valores dos *quenchings* fotoquímicos ( $qP$ ) e não fotoquímicos ( $qNP$  e  $NPQ$ ) para jequitibá branco não foram alterados sob estresse hídrico em nenhum dos tempos analisados. Taiz e Zeiger (2009) afirmam que os *quenchings* não-fotoquímicos estão associados aos processos de dissipação, principalmente, sob excesso de luz, assim como as xantofilas e outros carotenóides. Assim, é possível propor que a manutenção desses valores dos indivíduos sob estresse semelhantes ao controle ocorreu devido à baixa intensidade de luz aos quais os indivíduos estavam expostos.

Sob baixa radiação, a energia a ser dissipada não ultrapassou os valores considerados normais para cada espécie, não causando, portanto, o aumento na dissipação não fotoquímica. Esta pode ser a razão pela qual os *quenchings* não-fotoquímicos não aumentaram para nenhuma das duas espécies.

As alterações nos teores de pigmentos são respostas mais lentas que as de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e potencial hídrico ao estresse, uma vez que envolvem vias enzimáticas de biossíntese e degradação. Nossos dados demonstram que, em ipê amarelo, houve queda no teor de clorofilas totais e carotenóides sob estresse hídrico sem recuperação total após a reidratação durante o período de estudo. Entretanto, para todos os outros parâmetros ecofisiológicos citados acima, o tempo de estudo foi suficiente para o total restabelecimento dos valores próximos ao controle. Apesar das alterações em clorofilas totais e carotenóides terem sido significativas, a razão clorofila total/carotenóides diferenciou entre o controle e o estresse apenas após a reidratação, reflexo da recuperação apenas parcial das clorofilas totais (Figura 10 C). A recuperação, mesmo parcial, indica que não houve danos permanentes ao aparato fotossintético ou este foi rapidamente reparado, como ocorreu em carvalho (*Quercus pubescens* Willd.) em um experimento com estresse hídrico (Gallé *et al.*, 2007). De acordo com Colom e Vazzana (2003), a concentração de clorofila *a* é mais suscetível ao estresse hídrico, o que pode estar associado com os danos ao aparelho fotossintético, causados pelo mesmo estresse (Chernyad'ev, 2005). Este autor afirma que o estresse hídrico inibe a síntese da clorofila *a* e *b* desde a formação dos compostos que irão compor as moléculas de clorofilas até a inclusão das mesmas no complexo pigmento-protéico do aparato fotossintético.

Segundo Sesták e Siffel (1985), os carotenóides são menos sensíveis a queda de valores sob estresse hídrico que as clorofilas. Isto foi corroborado no presente trabalho, no qual a queda da concentração de carotenóides (30%) foi menor do que a observada para clorofilas totais (46%) (Figura 10 A e B) assim como em um experimento realizado com pinhão-manso (*Jatropha curcas*), na qual a queda na concentração de carotenóides foi menos acentuada que a de clorofilas totais (Luis, 2009). A menor suscetibilidade dos carotenóides ao estresse hídrico pode estar ligada à sua função protetora nos centros de reação do PSI e PSII. Além de absorver a energia luminosa em excesso para direcionar para os centros de reação,

eles protegem contra os danos causados pela luz e pelo oxigênio, diminuindo a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Taiz e Zeiger, 2009).

A queda rápida dos valores de potencial hídrico para ipê amarelo em relação ao jequitibá pode estar relacionada com a menor restrição à transpiração de ipê amarelo, como discutido anteriormente em função dos grupos sucessionais em que estão inseridas. Bazzaz (1979) afirma que as taxas de transpiração, assim como de respiração, fotossíntese e condutância estomática são maiores em espécies dos estágios iniciais de sucessão do que nas tardias. Como o ipê amarelo é uma espécie do estágio inicial de sucessão, e sua transpiração é maior, o *status* hídrico dos indivíduos diminuiu de forma mais rápida do que em jequitibá branco, no qual a queda do potencial hídrico foi mais lenta pela menor taxa de transpiração (Figura 11D).

Segundo Fitter e Hay (2002), com  $\Psi_{AM}$  em torno de -1,5 MPa folhas mesofíticas já começam a murchar, o que foi observado para as duas espécies (Figura 6 C e D; Figura 12 C e D) nos períodos em que estavam sob maior estresse, antes da reidratação.

## 7. CONCLUSÕES

O ipê amarelo apresentou uma rápida queda nos valores dos parâmetros ecofisiológicos, mas houve recuperação total dos mesmos após a reidratação.

Nos indivíduos de jequitibá branco, foi observada uma queda lenta nos valores dos parâmetros ecofisiológicos, mas também apresentou recuperação total após a reidratação.

Os resultados sugerem a capacidade das espécies de tolerarem e se restabelecerem em ambientes passíveis de seca após curto intervalo de tempo, observando que em locais sombreados, como no experimento.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ATROCH, E.M.A.C. (2008) Efeitos de fatores abióticos sobre o crescimento, características fotossintéticas e síntese de óleos voláteis em plantas jovens de espécies de lauraceae na Amazônia Central. Tese (Doutorado em Botânica), Manaus-AM, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, 109 p.
- BAJJI, M., LUTTS, S., KINET, J.M. (2001). Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science* 160: 669-681.
- BARTELS, D.; SALAMINI, F. (2001) Desiccation Tolerance in the Resurrection Plant *Craterostigma plantagineum*. A Contribution to the Study of Drought Tolerance at the Molecular Level. *Plant Physiology*. 127: 1346-1353.
- BAZZAZ, F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10: 351-371.
- 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.
- BEHERA, R.K.; MISHRA, P.C.; CHOUDHURY, N.K. (2002) High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. *Journal of Plant Physiology*. 159: 967-973
- BOLHÀR- NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P.; BAKER, N.R.; OQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, E.G. (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves of the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*. 3: 497-514.
- BUDOWSKI, G. N. (1965) Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. *Turrialba*. 15 (1): 40-2.

- CÂMARA, I.G., 2003. Brief history of conservation in the Atlantic Forest. In: GALINDO- LEAL, C., CÂMARA, I.G. *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. 1ª Ed. Washington: CABS and Island Press, 31–42.
- CHERNYAD'EV, I.I. (2005) Effect of water stress on the photosynthetic apparatus of plants and the protective role of cytokinins: a review. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 41: 133-147.
- CHERNYAD'EV, I.I.; MONAKHOVA, O.F. (2003) Effects of cytokinins preparations on the pools of pigments and proteins of wheat cultivars differing in their tolerance to water stress. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 39: 524-531.
- CHOMITZ, K.M.; ALGER, K.; THOMAS, T.S.; ORLANDO, H.; NOVA, P.V. (2005) Opportunity costs of conservation in a biodiversity hotspot: the case of southern Bahia. *Environment and Development Economics*. 10: 293-312.
- COLOM, M.R.; VAZZANA, C. (2003) Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. *Environmental and Experimental Botany*. 49: 135-144.
- COUTO, H.T.Z. (2008) Metodologias para quantificação e monitoramento de biomassa e carbono em reflorestamento com essências nativas. *Anais: II Simpósio de atualização e recuperação de áreas degradadas*. Moji-Guaçu, SP. 54-65.
- DAT, J.; VANDENABEELE, S.; VRANOVA', E.; VAN MONTAGU, M.; INZE', D.; VAN BREUSEGEM, F. (2000) Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 57: 779-795.
- DEAN, W. (1996) *With Broadax and Firebrand: The Destruction of the Brazilian Atlantic Forest*. Califórnia: 1ª Ed. University of California Press. 482p.

- DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. (2007) Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 42: 305-311.
- DITMAROVÁ, L.; KURJAK, D.; PALMROTH, S.; KMET, J.; STRELCOVÁ, K. (2010) Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree Physiology*. 30: 205-213.
- DOMINGUES, T.F.; MARTINELLI, L.A.; EHLERINGER, J.R. (2007) Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazônia, Brazil. *Plant Ecology*. 193: 101-112.
- FAVARETTO, V. F. (2009) Estudo comparativo dos mecanismos de defesa contra radicais livres em espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras de Mata Mesófila Semidecidual. Tese (Doutorado em Ciências – Biologia Comparada) – Universidade de São Paulo de Ribeirão Preto – USP, 196p.
- FERNANDES, E. T. (2012) Fotossíntese e crescimento inicial de clones de eucalipto sob diferentes regimes hídricos. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, 114p.
- FLEXAS, J.; BOTA, J.; LORETO, F.; CORNIC, G.; SHARKEY, T.D. (2004) Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in  $C_3$  plants. *Plant Biology*. 6: 269-279
- GALLÉ, A.; HALDIMANN, P.; Feller, U. (2007) Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytologist*. 174: 799-810.
- GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H.F.; BEZERRA, C.L.F. (1995). Estudo florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecidual no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55(4): 753-767.

- GARCIA, P.M.A. (2009) Variações no metabolismo de frutanos em *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae) em resposta ao déficit hídrico e sua relação com a tolerância à seca. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade vegetal e Meio Ambiente) – Instituto de Botânica de São Paulo – 141p.
- GOERCK, J.M. (1997) Patterns of rarity in the birds of the Atlantic Forest Brazil. *Conservation Biology*. 11: 112-118.
- GREEN, P.B; ERICKSON, R.O.; BUGGY, J. (1971) *Plant Physiology*. 46: 254-258.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S.M.; FOX, G.A. (2009) *Ecologia Vegetal*. 592p.
- HIROTA, M.M. (2003) Monitoring the Brazilian Atlantic Forest Cover. In: LEAL, C. G.; CAMARA, I. G. *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, Threats, and outlook*. 1ª Ed. Washington: Island Press. 60–65.
- HSIAO, T.C. (1973) Plant responses to water stress. *Annual Review Plant Physiology*. 24: 519-570.
- JENKS, M. A.; HASEGAWA, P. M. (2005) *Plant abiotic stress*. 270p.
- KNIGHT, H. AND KNIGHT, M.R. (2001) Abiotic stress signalling pathways: specificity and cross-talk. *Trends Plant Sci*. 6, 262–267.
- KRAUSE, G.H.; KOROLEVA, O.Y.; DALLING, J.W.; WINTER, K. (2001) Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps *Plant, Cell and Environment*. 24: 1345-1352.
- KRAUSE, G.H.; WEIS, E. (1984) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review Plant Physiology Plant Mol. Biology*. 42: 313- 349.
- KÖRNER, C.H. (2005) An introduction to the functional diversity of temperate forest trees. In: SCHERER-LORENZEN, M.; KÖRNER, C.H.; SCHULZE, E.D. (2005) *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Berlin. Ecological Studies. 411p.

- LALOI, C.; APEL, K.; DANON, A. (2004) Reactive oxygen signalling: the latest news. *Current Opinion in Plant Biology* 7: 323-328.
- LARCHER, W. (2000) *Ecofisiologia vegetal*. 531 p.
- LAWLOR, L. W. (2002) Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*. 89: 871-885.
- LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*. 25, 275–294.
- LAWLOR, D.W.; UPRETY, D.C. (1993) Effects of water stress on photosynthesis of crops and the biochemical mechanism. *Plant, Cell and Environment*. 25: 275–294.
- LÁZAR, D. (1999) Chlorophyll *a* fluorescence induction. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1412: 1-28.
- LEVITT, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. 256p.
- LIBERATO, M.A.R.; GONÇALVES, J.F.C.; CHEVREIUL, L.R.; JUNIOR, A.R.N.; FERNANDES, A.V.; JUNIOR, U.M.S. (2006) Leaf water potential, gás Exchange and chlorophyll *a* fluorescence in arariquara seedlings (*Mimosa guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 18: 315-323.
- LICHTENTHALER, H.K. (2006) The stress concept in plants: an introduction. *Annals New York Academy of Science*. 187-198.
- LICHTENTHALER, H. K.; BABANI, F. (2000) Detection of photosynthetic activity and water stress by imaging the red chlorophyll fluorescence. *Plant Physiol. Biochem*. 38: 889–895.

- LORENZI, H. (2000) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 4. ed. Nova Odessa: Plantarum v. 1, 368 p.
- LUIS, R.M.F.C. (2009) Respostas de *Jatropha curcas* L. ao déficit hídrico. Caracterização bioquímica e ecofisiológica. Dissertação (Mestrado em Engenharia Agrônômica) – Instituto Superior de Agronomia – Universidade Técnica de Lisboa. 62p.
- MACIEL, M. N. M.; WATZLAWICK, L. F.; SCHOENINGER, E. R.; YAMAJI, F. M. (2003) Classificação ecológica das espécies arbóreas. *Revista Acadêmica: ciências agrárias e ambientais*. 1: 69-78.
- MARTINS, M. O. (2008) Aspectos fisiológicos do Nim indiano sob déficit hídrico em condições de casa de vegetação. Tese (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal Rural de Pernambuco – 85p.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 345: 659-668.
- MEDRANO, H.; ESCALONA, J.M.; BOTA, J.; GULÍAS, J.; FLEXAS, J. (2002) Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*. 89: 895-905.
- MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, M.A.G.; MANGABEIRA, P.A.O. (2003) Leaf gas Exchange, chlorophyll fluorescence and growth response of *Genipa Americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*. 50: 221-231.
- MITTERMEIER, R.A., MYERS, N., ROBLES GIL, P., MITTERMEIER, C.C. (1999) *Hotspots: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. 1ª Ed. Mexico City: Agrupación Sierra Madre, CEMEX. 430p.
- MITTLER, R. (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*. 9: 405-410.

- NOGUEIRA, A. MARTINEZ, C.A.; FERREIRA, L.L.; PRADO, C.H.B.A. (2004) Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica*. 42: 351-356.
- NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B.; SILVA, E. C. (2005) Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T. Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. UFRPE, Imprensa Universitária. 22-31.
- ODUM (1988) *Ecologia*. 434p.
- OLIVEIRA, J.G.; ALVES, P.L.C.A.; MAGALHÃES, A.C.N. (2002) The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 14: 95-104.
- PAIVA, L.B.; OLIVEIRA, J.G.; AZEVEDO, R.A.; RIBEIRO, D.R.; SILVA, M.G.; VITORIA, A.P. (2009) Ecophysiological responses of water hyacinth exposed to  $\text{Cr}^{3+}$  and  $\text{Cr}^{6+}$ . *Environmental and Experimental Botany*. 65: 403-409.
- PALMER, M.A., FALK, D.A., ZEDLER, J.B., (2006) Ecological theory and restoration ecology. In: FALK, D.A., PALMER, M.A., ZEDLER, J.B. *Foundations of Restoration Ecology*. 1ª Ed. Washington: Island Press. 1–10.
- PARRY, M.A.J.; ANDRALOJC, P.J.; KHAN, S.; LEA, P.J.; KEYS, A.J. (2002) Rubisco Activity: effects of drought stress. *Annals of Botany*. 89: 833-839.
- PAULA, A.; SILVA, A. F.; JÚNIOR, P. M.; SANTOS, F. A. M.; SOUZA, A. L. (2004) Sucessão ecológica da vegetação arbórea em uma Floresta Estacional Semidecidual, Viçosa, MG, Brasil. *Acta Botânica Brasileira*. 18: 407- 423.

- PINTO-COELHO, R.M. (2007) *Fundamentos em Ecologia*. 1ª Ed. Porto Alegre: Artmed. 252p.
- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.; HIROTA, M.M. (2009) Brazilian Atlantic forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*. 142: 1141–1153.
- RODRIGUES, R.R.; LIMA, R.A.F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A.G. (2009) On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*. 142: 1242–1251.
- ROHÁČEK, K. (2002) Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*. 40: 13-29.
- SABBI, L.D.B.C.; ÂNGELO, A.C.; BOEGER, M.R. (2010) Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. *Iheringia*. 65: 171-181.
- SADRAS, V. O.; MILROY, S. P. (1996) Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *Field Crops Research*. 47: 253-266.
- SANTOS, U.M.; GONÇALVES, J.F.K.; FELDPAUSCH, T.R. (2006) Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest ecology and Management*, 226: 299-309.
- SCANDALIOS, J.G. (1993) Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiology*. 101: 7-12.
- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET, E.D.; HEMMINGSEN, E.A. (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science*. 148: 39-46.

- SESTÁK, Z.; SIFFEL, P. (1985) Changes in chloroplasts fluorescence during leaf development. *Academia Praga*. P 76-107.
- SILVA, J.M.C.; TABARELLI, M. (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Nature*. 404: 72-74.
- SILVA, S.; SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M.; MAGALHÃES, P. C. (2001) Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidas à deficiência hídrica. *Ciênc. agrotec.* 25: 124-133.
- SILVA, W.G.S.; METZGER, J.P.; SIMÕES, S.; SIMONETTI, C.; (2007) Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover at the Ibiúna Plateau, SP. *Brazilian Journal of Biology*. 67: 403–411.
- SILVA, J.M.C; CASTELETI, C.H.M.. (2003) Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. *In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I.G. The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends, and outlook*. 1ª Ed. Washington: Island Press. 43-59.
- SOARES, M.R.; CASAGRANDE, J.C. (2008) Recuperação e remediação de solos degradados pela mineração incluindo as áreas ciliares. *Anais: II Simpósio de atualização e recuperação de áreas degradadas*. Moji-Guaçu, SP. 116-125.
- SOUZA, R.P.M. (2008) Estrutura de comunidades arbóreas de trechos de florestas de Araucaria no estado de São Paulo, Brasil. Tese (Mestrado em Recursos Florestais) – Universidade de São Paulo (USP) – 103p.
- SOUZA, G. M.; RIBEIRO, R.V. (2008) Respostas fisiológicas às variações ambientais de espécies tropicais arbóreas de diferentes classes sucessionais: alterações na fluorescência da clorofila, trocas gasosas e dissipação térmica. *In: PRADO, C.H.B.A.; CASALI, C.A. (2006) Fisiologia vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral*. Barueri. Editora Manole.

- SWAINE, M.D.; WHITMORE, T.C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetation*. 75: 81-86.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. (2009) Fisiologia vegetal. Ed. Artmed. 722p.
- TEZARA, W.; MITCHELL, V.J.; DRISCOLL, S.D.; LAWLOR, D.W. (1999) Water stress inhibit plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*. 401: 914:917.
- THOMAS, W.M.W.; CARVALHO, A.M.V.; AMORIM, A.M.A.; GARRISON, J.; ARBELEZ, A.L. (1998) Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*. 7: 311-322.
- TURNER, N.C. (1981) Techniques and experimental approaches for the measurement of plant watter status. *Plant and Soil*, 58: 339-366.
- WANG, W.; VINOCUR, B.; ALTMAN, A. (2003) Plants responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*. 218: 1-14.
- WELLBURN, A.R. (1994) The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*. 144(3): 307-313.
- WILLIAMS, D.D.; BUGIN, A.; REIS, J.L.B. (1990) Manual de recuperação de áreas degradadas pela mineração: técnicas de revegetação. Brasília: IBAMA. 96p.
- WORBES, M.; HANS, K.; REVILLA, J.D.; CHRISTOPHER, M. (1992). On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*. 3: 553-564.