

ECOFISIOLOGIA DE DUAS ESPÉCIES NATIVAS DA MATA
ATLÂNTICA: ESTUDO FOTOSSINTÉTICO EM ÁREAS DE PLANTIO
DE EUCALIPTO REMOVIDO, ABANDONADO E SUBMETIDO À
REMOÇÃO DA SERAPILHEIRA EM UMA RESERVA BIOLÓGICA
(REBIO UNIÃO, RJ)

Frederico Lage-Pinto

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE

DARCY RIBEIRO - UENF

Campos dos Goytacazes/RJ

2012

ECOFISIOLOGIA DE DUAS ESPÉCIES NATIVAS DA MATA
ATLÂNTICA: ESTUDO FOTOSSINTÉTICO EM ÁREAS DE PLANTIO
DE EUCALIPTO REMOVIDO, ABANDONADO E SUBMETIDO À
REMOÇÃO DA SERAPILHEIRA EM UMA RESERVA BIOLÓGICA
(REBIO UNIÃO, RJ)

Frederico Lage-Pinto

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

Orientadora: Profa. Dra. Angela Pierre Vitória
Co-orientador: Prof. Dr. Jurandi Gonçalves de Oliveira

Campos dos Goytacazes/RJ
Junho de 2012

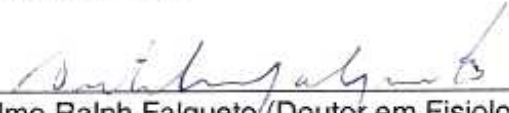
ECOFISIOLOGIA DE DUAS ESPÉCIES NATIVAS DA MATA
ATLÂNTICA: ESTUDO FOTOSSINTÉTICO EM ÁREAS DE PLANTIO
DE EUCALIPTO REMOVIDO, ABANDONADO E SUBMETIDO À
REMOÇÃO DA SERAPILHEIRA EM UMA RESERVA BIOLÓGICA
(REBIO UNIÃO, RJ)


Frederico Lage-Pinto


Tese apresentada ao Centro de
Biotecnologia e Biociências da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense "Darcy Ribeiro", como parte
das exigências para a obtenção do título
de Doutor em Ecologia e Recursos
Naturais.


Aprovada em 14 de junho de 2012

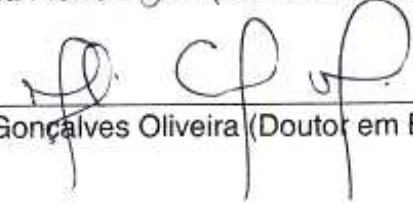
Comissão examinadora:


Antelmo Ralph Falqueto (Doutor em Fisiologia Vegetal) - CEUNES/UFES


Marcos Sarmet Moreira de Barros Salomão (Doutor em Ciências) - UENF


Marcelo Trindade Nascimento (Doutor em Ecologia) - UENF


Angela Pierre Vitória (Doutora em Biologia Vegetal) - Orientadora


Jurandi Gonçalves Oliveira (Doutor em Biologia Vegetal) - Co-orientador

*"A natureza é racional e revelará seus segredos àqueles que
aprenderem a ler e a entender sua linguagem."
[Conde de Buffon].*

*Aos meus pais,
Joaquim Paulo e Leda Mariza, e irmãos
Glicia e Leandro. Às minhas queridas sobrinhas, Larissa e Leticia.
À minha amável esposa Elaine Bernini.*

AGRADECIMENTOS

À Dra Angela Pierre Vitória, pela orientação, apoio, amizade e oportunidade de desenvolver outras atividades além da tese, que contribuíram significativamente para minha formação profissional.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela oportunidade de realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado.

Ao ICMBio pela concessão da licença de pesquisa.

À Administração da REBIO União pela infraestrutura e concessão dos dados climáticos.

Aos professores Jurandi Gonçalves de Oliveira, Marcelo Trindade Nascimento e Paulo Pedrosa, pelas críticas construtivas.

Aos motoristas e aos técnicos de Campo Gerson Rocha da Purificação e José Vanderley do Nascimento Degel, do Laboratório de Ciências Ambientais, pelo auxílio nos trabalhos de campo.

Aos amigos do Laboratório de Ciências Ambientais, em especial a Douglas Rodrigues Ribeiro, Tatiane Oliveira Vieira, Thaís dos Santos Alencar e Nathália Braga pelo empenho e apoio nas atividades de campo e laboratório.

À Daniela Teodoro Sampaio e Frederico Machado Teixeira, pela consideração e amizade.

Em especial quero manifestar minha eterna gratidão a Elaine Bernini, por não medir esforços em ajudar, pelo companheirismo, carinho, paciência, estímulo e, sobretudo, pelo amor sempre presente.

SUMÁRIO	Página
LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS.....	IX
LISTA DE TABELAS.....	X
LISTA DE FIGURAS.....	XII
RESUMO.....	XV
ABSTRACT.....	XVII
<hr/>	
CAPÍTULO 1. Introdução Geral.....	01
1.1. Estudos em Plantios Abandonados de Eucalipto na Reserva Biológica União.....	03
1.2. Fatores Abióticos e Ecofisiologia Vegetal.....	06
1.3. Hipóteses.....	10
1.4. Estrutura da Tese e Objetivos.....	11
<hr/>	
CAPÍTULO 2. Desempenho fotossintético de <i>Xylopia sericea</i> A. St.-Hil e <i>Siparuna guianensis</i> Aubl. sob três condições ambientais na Reserva Biológica União, RJ.....	12
2.1. Introdução.....	12
2.2. Material e Métodos.....	14
2.2.1. Área de Estudo e Período Amostral e Amostragem	14
2.2.2. Avaliações Ecofisiológicas.....	17
2.2.2.1. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	17
2.2.2.2. Teor de pigmentos fotossintéticos	18
2.2.3. Análise Estatística.....	18
2.3. Resultados.....	19
2.4. Discussão.....	22
2.5. Conclusão.....	26
<hr/>	
CAPÍTULO 3. Respostas fotossintéticas de duas espécies nativas da Mata Atlântica em sub-bosques regenerantes de plantações de eucalipto removido e abandonado	27
3.1. Introdução.....	27
3.2. Material e Métodos.....	28
3.2.1. Área de Estudo, Material Vegetal e Período Amostral	28
3.2.2. Avaliações Ecofisiológicas	29
3.2.2.1. Trocas gasosas	29

2.2.2.2. Fluorescência da clorofila a	30
2.2.2.3. Teor de pigmentos fotossintéticos	30
3.2.3. Análise estatística	30
3.3. Resultados.....	30
3.3.1. Trocas gasosas.....	30
3.3.2. Fluorescência da clorofila a.....	33
3.3.3. Teor de pigmentos fotossintéticos	34
3.4. Discussão.....	35
3.5. Conclusão.....	40
<hr/>	
CAPÍTULO 4. Fotossíntese em <i>Xylopia sericea</i> A. St.-Hil e <i>Siparuna guianensis</i> Aub. em plantio abandonado de eucalipto: efeito da remoção da serapilheira.....	41
4.1. Introdução.....	41
4.2. Material e Métodos.....	43
4.2.1. Área de Estudo, Material Vegetal e Período Amostral	43
4.2.2. Avaliações Ecofisiológicas	44
4.2.2.1. Trocas gasosas	44
4.2.2.2. Fluorescência da clorofila a	44
4.2.2.3. Teor de pigmentos fotossintéticos	44
4.2.3. Análise estatística	44
4.4. Resultados.....	45
4.5. Discussão.....	48
4.6. Conclusão.....	51
<hr/>	
CAPÍTULO 5. Discussão Geral.....	52
5.1. Conclusões.....	55
5.2. Recomendações.....	55
<hr/>	
6. Referências Bibliográficas.....	56

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

F_o	Fluorescência mínima – adaptado ao escuro
F_o'	Fluorescência mínima – adaptado à luz
F_m	Fluorescência máxima – adaptado ao escuro
F_m'	Fluorescência máxima – adaptado à luz
F_v	Fluorescência variável
F_s	Fluorescência no estado de equilíbrio dinâmico
F_v/F_m	Rendimento quântico máximo do fotossistema II
F_m/F_o	Taxa de rendimento da fluorescência máxima pela mínima
$\Delta F/F_m'$	Rendimento quântico efetivo do fotossistema II
qP	Coeficiente de dissipação fotoquímico
NPQ	Coeficiente de dissipação não-fotoquímico de Stern-Volmer
qNP	Coeficiente de dissipação não-fotoquímico
FSII	Fotossistema II
NADPH ₂	Nicotinamida-Adenina Dinucleotídeo fosfato hidrogenado
$DFFF$	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (compreende a radiação solar na faixa espectral de 400 à 700 nanômetros)
ETR	Taxa aparente de transporte de elétrons ($\mu\text{mol elétrons m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
A	Assimilação fotossintética de CO ₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
C_i	Concentração interna de CO ₂ ($\mu\text{mol}.\text{mol}^{-1}$)
g_s	Condutância estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
E	Transpiração ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
$EIUA$	Eficiência intrínseca no uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}.\text{H}_2\text{O}$)
Cl _o	Clorofila
C_{c+x}	Carotenóides
DMSO	Dimetilsulfóxido
RFFSA	Rede Ferroviária Federal
REBIO	Reserva Biológica
ICMBio	Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
MMA	Ministério do Meio Ambiente
SbFS	Sub-bosque em Floresta Secundária
SbPE	Sub-bosque em Plantio de Eucalipto
SbEx	Sub-bosque Exposto

LISTA DE TABELAS

Página

Tabela 2.1. Teor de pigmentos fotossintéticos ($\eta\text{mol cm}^{-2}$) de <i>Xylopi</i> <i>sericea</i> e <i>Siparuna guianensis</i> em diferentes sítios na Reserva Biológica União, RJ, Brasil. Clo, clorofila; $C_x + c$, carotenóides. (SbFS) sub-bosque de floresta secundária; (SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (SbEx) sub-bosque exposto em plantio de eucalipto. Os dados representam média \pm erro padrão (n=6).....	22
Tabela 3.1. Correlação entre a assimilação fotossintética de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s) de <i>Xylopi</i> <i>sericea</i> e <i>Siparuna guianensis</i> na Reserva Biológica União. Sub-bosque em floresta secundária (SbFS); sub- bosque em plantio de eucalipto (SbPE); sub-bosque exposto (SbEx); (*) Correlação significativa.....	32
Tabela 3.2. Parâmetros de fluorescência da clorofila <i>a</i> de <i>Xylopi</i> <i>sericea</i> e <i>Siparuna guianensis</i> na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. F_v/F_m , rendimento quântico máximo do FSII; F_m/F_o , taxa de rendimento da fluorescência máxima pela mínima; $\Delta F/F_m'$, rendimento quântico efetivo do FSII; <i>ETR</i> , taxa aparente de transporte de elétrons; qP, coeficiente de dissipação fotoquímico e NPQ, coeficiente de dissipação não-fotoquímico. Sub-bosque em floresta secundária (SbFS); sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); sub-bosque exposto (SbEx). Letras maiúsculas comparam os três ambientes no mesmo período para cada espécie. Letras minúsculas comparam os dois períodos no mesmo ambiente. Letras distintas indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$). Os dados representam média \pm erro padrão. Esp.: espécies; Amb.: ambiente	34
Tabela 3.4. Teor de pigmentos fotossintéticos ($\eta\text{mol cm}^{-2}$) em folhas de <i>Xylopi</i> <i>sericea</i> e <i>Siparuna guianensis</i> na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. Clo, clorofila; $C_x + c$, carotenóides. Sub-bosque em floresta secundária (SbFS); sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); sub- bosque exposto (SbEx). Letras maiúsculas comparam os três ambientes no mesmo período para cada espécie. Letras minúsculas comparam os dois	

períodos no mesmo ambiente. Asterisco (*) indica diferença entre as espécies dentro de um mesmo ambiente e período. Letras distintas indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$). Os dados representam média \pm erro padrão. Esp.: espécies; Amb.: ambiente..... 35

Tabela 4.1. Correlação entre a assimilação fotossintética de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s) de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* no tratamento controle e com remoção de serapilheira durante o período chuvoso e seco na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (*) Correlação significativa ($n = 18$)..... 46

Tabela 4.2. Teor de pigmentos fotossintéticos ($\eta\text{mol cm}^{-2}$) em folhas de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* no tratamento controle e com remoção de serapilheira durante o período chuvoso e seco na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. Clo, clorofila; $C_x + c$, carotenóides. Letras minúsculas comparam período chuvoso e seco para a mesma espécie dentro de cada tratamento. (*) compara as espécies dentro de um mesmo tratamento e período. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$). Não houve diferenças significativas entre os tratamentos. Os dados representam média \pm erro padrão ($n = 18$)..... 48

LISTA DE FIGURAS

Página

Figura 1.1. Localização da REBIO União na região de baixadas litorâneas do Estado do Rio de Janeiro.....	3
Figura 1.2. Aspecto geral das espécies <i>Xylopia sericea</i> (A - Controle; B - Remoção da serapilheira) e <i>Siparuna guianensis</i> (C - Controle; D - Remoção da serapilheira) em plantio de eucalipto <i>Corymbia citriodora</i> na Reserva Biológica União, RJ/Brasil.....	6
Figura 2.1. Imagem de satélite mostrando a localização dos sítios de estudo na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (1- SbFS) sub-bosque em floresta secundária; (2- SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (3- SbEx) sub-bosque exposto.....	14
Figura 2.2. Precipitação pluviométrica (mm) e temperatura do ar (°C) registradas durante o ano de 2009 pela estação climatológica da Reserva Biológica União, RJ/Brasil. Δ temperatura mínima, \blacktriangle temperatura máxima..	15
Figura 2.3. Sítios de estudo analisados na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. A e B : sub-bosque em floresta secundária (SbFS); C e D : sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); E e F : sub-bosque exposto (SbEx).	16
Figura 2.4. Condições microclimáticas durante o período seco (mês de julho) do ano de 2009 nos sítios estudados na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (SbFS) sub-bosque em floresta secundária; (SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (SbEx) sub-bosque exposto. (A) temperatura média do ar; (B) $DFFF$ – densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (400-700 nm) (n=20)	17
Figura 2.5. Curso diário da emissão de fluorescência da clorofila <i>a</i> de <i>Xylopia sericea</i> e <i>Siparuna guianensis</i> em diferentes sítios na REBIO União, RJ, Brasil. (A e B) F_o , fluorescência mínima; (C e D) F_m , fluorescência máxima; (E e F) F_v/F_m , rendimento quântico máximo do FSII;	

(**G** e **H**) F_m/F_o , taxa de rendimento da fluorescência máxima pela mínima. (SbFS) sub-bosque em floresta secundária; (SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (SbEx) sub-bosque exposto. Letras comparam o horário no mesmo sítio e para a mesma espécie. (*) diferença significativa entre os sítios no mesmo horário. ns = não significativo entre os sítios. Cada ponto representa a média \pm erro padrão (n=12)..... 20

Figura 2.6. Curso diário da dissipação fotoquímica e não-fotoquímica da fluorescência da clorofila *a* de *Xylopiya sericea* e *Siparuna guianensis* em diferentes sítios na Reserva Biológica União, RJ, Brasil. (**A** e **B**) qP (dissipação fotoquímica); (**C** e **D**) qNP (dissipação não-fotoquímica); (**E** e **F**); NPQ (dissipação não-fotoquímica). (SbFS) sub-bosque de floresta secundária; (SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (SbEx) sub-bosque exposto em plantio de eucalipto removido há 6 meses. Letras comparam o horário no mesmo sítio e para a mesma espécie. (*) diferença significativa entre os sítios no mesmo horário. ns = não significativo entre os sítios. Cada ponto representa a média \pm erro padrão (n=12)..... 21

Figura 3.1. Precipitação pluviométrica (mm) e temperatura do ar ($^{\circ}$ C) registradas entre os meses de Outubro de 2009 e Setembro de 2010 pela estação climatológica da Reserva Biológica União, RJ/ Brasil. Δ temperatura mínima, \blacktriangle temperatura máxima..... 29

Figura 3.2. Trocas gasosas de *Xylopiya sericea* (coluna esquerda) e *Siparuna guianensis* (coluna direita) durante o período chuvoso (\blacksquare) e seco (\square) na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (**A** e **F**) Assimilação fotossintética de CO_2 (**A**), (**B** e **G**) concentração interna de CO_2 (C_i), (**C** e **H**) transpiração (**E**), (**D** e **I**) condutância estomática (g_s) e (**E** e **J**) eficiência intrínseca no uso da água (*EIUA*). Sub-bosque em floresta secundária (SbFS); sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); sub-bosque exposto (SbEx), na REBIO União. Letras maiúsculas comparam os três ambientes na mesma estação. Letras minúsculas comparam os dois períodos no mesmo ambiente. Asterisco (*) indica diferença entre as espécies dentro de um mesmo ambiente e período. Letras distintas indicam diferença

significativa ($p \leq 0,05$). Os dados representam média \pm erro padrão..... 31

Figura 4.1. Plantio de eucalipto *Corymbia citriodora* na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. **(A)** Visão geral de uma das parcelas controle; **(B)** Visão geral de uma das parcelas do tratamento com remoção da serapilheira..... 44

Figura 4.2. Trocas gasosas de *Xylopiya sericea* e *Siparuna guianensis* no tratamento controle e com remoção de serapilheira durante o período chuvoso (■) e seco (□), na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. **(A)** Assimilação fotossintética de CO₂ (A), **(B)** concentração interna de CO₂ (C_i), **(C)** condutância estomática (g_s), **(D)** transpiração (E) e **(E)** eficiência intrínseca no uso da água (EIUA). Letras minúsculas comparam os períodos para a mesma espécie dentro de cada tratamento. (*) compara as espécies dentro do mesmo tratamento e período. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$). Não houve diferenças significativas entre os tratamentos. Os dados representam média \pm erro padrão (n = 18). 45

Figura 4.3. Parâmetros de fluorescência da clorofila a de *Xylopiya sericea* e *Siparuna guianensis* no tratamento controle e com remoção de serapilheira durante o período chuvoso (■) e seco (□), na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. **(A)** F_o, fluorescência mínima; **(B)** F_m, fluorescência máxima; **(C)** F_v/F_m, rendimento quântico máximo do FSII; **(D)** F_m/F_o, taxa de rendimento da fluorescência máxima pela mínima; **(E)** qP, coeficiente de dissipação fotoquímico e **(F)** NPQ, coeficiente de dissipação não-fotoquímico. Letras minúsculas comparam os períodos para a mesma espécie dentro de cada tratamento. (*) compara as espécies dentro do mesmo tratamento e período. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$). Não houve diferenças significativas entre os tratamentos. Os dados representam média \pm erro padrão (n = 18)..... 47

Resumo

As trocas gasosas, a fluorescência da clorofila *a* e os pigmentos fotossintéticos de duas espécies nativas da Mata Atlântica (*Xylopia sericea* A. St.-Hil. e *Siparuna guianensis* Aubl.) foram avaliadas em diferentes condições ecológicas na Reserva Biológica União (REBIO União, RJ/Brasil). Estas espécies estão entre as principais nativas que recompõem naturalmente sub-bosques de plantios de eucalipto (*Corymbia citriodora* (Hook) L. A. Johnson & K. D. Hill) que foram abandonados ou cujas árvores foram removidas da REBIO em função de seu plano de manejo, que visa retirar da Reserva as espécies exóticas. Conhecer as respostas fotossintéticas de que estas espécies dispõem para tolerarem as novas condições ambientais (remoção do eucalipto) bem como a remoção da serapilheira em uma área experimental podem contribuir para explicar o sucesso destas espécies nestes locais. Assim, esta pesquisa teve dois enfoques: 1) avaliar o efeito da presença e remoção das plantas de eucalipto sobre a variação fotossintética diária e sazonal de *X. sericea* e *S. guianensis* em três áreas com distintas condições ambientais (sub-bosque exposto, sub-bosque em plantio de eucalipto e sub-bosque em floresta secundária); 2) avaliar o efeito da remoção da serapilheira (por 5 anos) na fotossíntese de *X. sericea* e *S. guianensis* em sub-bosque de uma área de plantio abandonado de eucalipto com 41 anos. Os resultados indicaram que, após seis meses da remoção das plantas de eucalipto, apenas *X. sericea* do sub-bosque exposto teve o seu desempenho fotoquímico afetado no horário de maior irradiância e temperatura (11:00 h) ao longo do curso diário, com queda nos valores das razões F_v/F_m e F_m/F_o atribuída aos altos valores de F_o e queda nos valores de F_m . Entretanto, às 17:00 h os valores de F_v/F_m e F_m/F_o atingiram os valores registrados às 8:00 h indicando recuperação e caracterizando fotoinibição dinâmica. O monitoramento sazonal da fotossíntese revelou que ambas as espécies apresentaram estresse fotoquímico (redução de F_v/F_m) no sub-bosque exposto, mesmo seis meses e um ano após a remoção dos eucaliptos nos dois períodos analisados (seco e chuvoso, respectivamente), sendo que as plantas exibiram maior comprometimento fotoquímico durante o período seco. Isto sugere que a menor disponibilidade hídrica potencializa o processo fotoinibitório. As trocas gasosas indicaram que *S. guianensis* do sub-bosque exposto mostrou-se mais responsiva na assimilação de CO_2 (A) em função da maior abertura estomática (g_s) durante o

período chuvoso quando comparada à *X. sericea*. Quanto ao experimento envolvendo a remoção da serapilheira no plantio de eucalipto, os resultados indicaram que o período de remoção da serapilheira não afetou a fotossíntese das espécies estudadas. Por outro lado, foi verificado que no sub-bosque deste plantio *S. guianensis* exibiu queda nos valores de assimilação de CO₂ (*A*) em ambos os tratamentos (com e sem serapilheira) durante o período seco, enquanto *X. sericea* não mostrou variação sazonal na *A*. Estes resultados sugerem que *X. sericea* tenha maior vantagem adaptativa em termos de ganho fotossintético em relação a *S. guianensis* quando há menor disponibilidade hídrica. Ambas as espécies têm se aclimatado e mantido rendimento fotossintético suficiente para que suas populações continuem se estabelecendo com sucesso, permitindo avanços na sucessão natural.

Palavras-chave: Fotossíntese, espécies tropicais, fotoinibição, manejo florestal, *Corymbia citriodora*.

Abstract

Gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence, and photosynthetic pigments of two native species of the Atlantic Forest (*Xylopia sericea* A. St.-Hil. and *Siparuna guianensis* Aubl.) were evaluated in different ecological conditions in sites located in the União Biological Reserve (REBIO União - RJ, Brazil). These species are among the main ones regenerating naturally in understory of eucalyptus plantation (*Corymbia citriodora* [(Hook) L. A. Johnson & K. D. Hill]) that have been abandoned or whose trees have been removed from REBIO União in terms of its management plan, which aims at removing exotic tree species. Knowledge of the photosynthetic responses of these species has to tolerate the new environmental conditions (removal of eucalyptus) and subjected to plant litter removal in an experimental area may contribute to explain the success of these species at these sites. The research had two focus: 1) to evaluate the effect of removal of eucalyptus trees on the diurnal and seasonal photosynthesis of *X. sericea* and *S. guianensis* in three sites with different environmental conditions (forest understorey, eucalyptus understorey and exposed understorey in eucalyptus plantation); and 2) to evaluate the effect of plant litter removal (for 5 years) on photosynthesis of *X. sericea* and *S. guianensis* in understorey of eucalyptus plantation with 41 years old. The results showed that after six months of exposure to high irradiance *X. sericea*, in exposed understorey, had its photosynthetic performance affected at the time of highest irradiance (11:00 am), throughout the course daily, with a decrease in the values of F_v/F_m and F_m/F_0 attributed to the increase in the values of F_0 and lower values of F_m . But at 5:00 pm the values of F_v/F_m and F_m/F_0 reached values recorded at 8:00 am indicating recovery and featuring dynamic photoinhibition. The seasonal monitoring of photosynthesis revealed that both species had photoinhibitory stress (F_v/F_m) in the understorey exposed even six months and 1 year after the removal of eucalyptus trees in both seasons (rainy and dry, respectively), but the plants exhibited greater impairment photochemical during the dry season. This suggests that the lower water availability enhances the photoinhibitory process. The gas exchange indicated that *S. guianensis* of exposed understorey was more responsive in CO₂ assimilation (*A*) due to higher stomatal conductance (g_s) during the rainy season compared to *X. sericea*. In relation to experiment involving plant litter removal, the results indicated that the period of plant litter removal did not affect the photosynthesis of species. Moreover, it

was verified that in this eucalyptus plantation *S. guianensis* had fall in the CO₂ assimilation (*A*) in both treatments (control and plant litter removal) during the dry season. However *X. sericea* did not have seasonal changes in *A*. *X. sericea* was the species that showed the greatest photosynthetic response during the dry season. The results suggest that in long-term *X. sericea* has major adaptive advantage in terms of photosynthetic gain in relation to *S. guianensis* when there is less water availability. Both species have been acclimatized and maintained photosynthetic yield enough for their populations continue establishing itself successfully, allowing advances in natural succession.

Key-words: Photosynthesis, tropical species, photoinhibition, forest management, *Corymbia citriodora*.

CAPÍTULO 1. Introdução Geral

A Mata Atlântica é reconhecida como um dos *hotspots* de biodiversidade mais ameaçados do mundo (Myers *et al.*, 2000) e apresenta um alto número de espécies endêmicas (Carnaval *et al.* 2009, Metzger *et al.* 2009). No Brasil, este bioma ocupava cerca de 1.300.000 km² (Fundação SOS Mata Atlântica e INPE, 2002) e foi reduzido a 12% de sua cobertura original devido ao processo de fragmentação florestal (Ribeiro *et al.*, 2009). Entretanto, o total de áreas protegidas dentro deste bioma é de apenas 1,62% (Laurance, 2009).

O Estado do Rio de Janeiro possui 19,6% de sua cobertura original de Mata Atlântica (Fundação SOS Mata Atlântica e INPE, 2011). Entretanto, grande parte dessa área remanescente está distribuída em fragmentos isolados, localizados em regiões serranas e de encostas, restando pouca cobertura vegetal de matas de baixada. Apesar de ser uma região ameaçada, existem apenas duas Unidades de Conservação de proteção integral que abrangem as matas de baixada do Estado do Rio de Janeiro: a Reserva Biológica de Poço das Antas e a Reserva Biológica União (MMA-ICMBio, 2008).

Embora a criação e implementação de áreas naturais protegidas seja a melhor forma de se conservar a biodiversidade *in situ* (Kageyama, 1987; Reis *et al.*, 2003), esta iniciativa não tem sido suficiente para evitar a redução de áreas naturais. Neste sentido, surge a necessidade de restaurar áreas degradadas e conectar os fragmentos remanescentes (Engel e Parrota, 2008), uma vez que o processo de fragmentação interrompe processos ecológicos importantes, tais como a dispersão de sementes (Melo *et al.*, 2006), colonização (Collingham e Huntley, 2000), fluxo gênico (Neve *et al.*, 2008) e outros processos demográficos (Laurance *et al.*, 2000). Deste modo, vários pesquisadores têm sugerido o uso de diferentes espécies exóticas (ex. eucalipto) como “catalizadores” do processo de regeneração natural (Feyera *et al.*, 2002; Sartori *et al.*, 2002; Saporetti Jr. *et al.*, 2003; Ávila *et al.*, 2007; Ferreira *et al.*, 2007; Nóbrega *et al.*, 2008; Oliveira *et al.* 2011) quando a finalidade da área for de interesse econômico e ambiental simultaneamente (ex. reservas legais).

No Brasil, apesar de o Governo recomendar a implantação de plantios com espécies florestais nativas para a restauração ambiental, o interesse dos proprietários tem se concentrado no plantio de espécies arbóreas exóticas como o

eucalipto (Neri *et al.*, 2005). O uso de espécies florestais nativas esbarra em sérias dificuldades, advindas da falta de conhecimento acerca de sua biologia, ecologia e silvicultura. Neste sentido, as plantações com espécies exóticas apresentam vantagens em função do conhecimento disponível sobre as técnicas de propagação, comportamento silvicultural, manejo e crescimento inicial rápido (Feyera *et al.*, 2002), permitindo a obtenção de madeira que pode ser usada de diversas formas em um curto período de tempo (Senbeta *et al.*, 2002). Dentro deste contexto, em 2009 o Brasil passou a ocupar a primeira posição em área coberta por plantios de eucalipto no mundo, com aproximadamente 4,2 milhões de hectares (GIT Forestry Consulting SL, 2011).

Embora haja expectativa de expansão dessa monocultura devido ao aumento da demanda de energia e madeira (Fonseca *et al.*, 2009), existem iniciativas para suprimir espécies exóticas de pequenas propriedades e de áreas protegidas, como, por exemplo, na Reserva Biológica União (REBIO União), onde o processo de regeneração natural do sub-bosque está ocorrendo em plantios abandonados de eucalipto.

A REBIO União (Figura 1), criada em 1998, abrange três municípios: Rio das Ostras (53%), Casimiro de Abreu (46%) e Macaé (1%). A reserva apresenta uma área total de 2.550 ha, sendo 2.200 ha de florestas, onde ainda podem ser encontrados trechos de floresta primária. Antes de sua criação, as terras da REBIO União pertenciam à Fazenda União, de propriedade da Rede Ferroviária Federal (RFFSA), cuja principal atividade era a produção de dormentes de eucalipto para sustentação das ferrovias. Em função disso, a reserva possui cerca de 220 ha cobertos por plantios abandonados de eucalipto (*Corymbia citriodora* (Hook.) K.D.Hill & L.A.S.Johnson) de diferentes idades (MMA-ICMBio, 2008).

Embora estudos apontem que *C. citriodora* possa atuar como facilitadora do processo de regeneração natural (Oliveira *et al.*, 2011), esta espécie também tem sido considerada prejudicial em função de seus efeitos alelopáticos (Nishimura *et al.*, 1984; Conceição *et al.*, 2010; Zhang e Fu, 2010). Sua serapilheira apresenta baixa qualidade nutricional (Villela *et al.*, 2004), fato este atribuído a sua eficiente retranslocação de nutrientes nos tecidos vegetais (Gama-Rodrigues e Barros, 2002) e pela presença elevada de compostos recalcitrantes como lignina e polifenóis (Attiwill e Adams, 1993).

Segundo Schneider (2003), *C. citriodora* pode ter uma ação “repelente” sobre a fauna dispersora em função dos óleos essenciais exalados pelas folhas e aos frutos duros e pequenos que não são utilizados por aves e mamíferos. Além disso, o autor relata que plantios desta espécie não fornecem refúgios seguros para a fauna, em função de seu fuste longo e sua copa esparça.

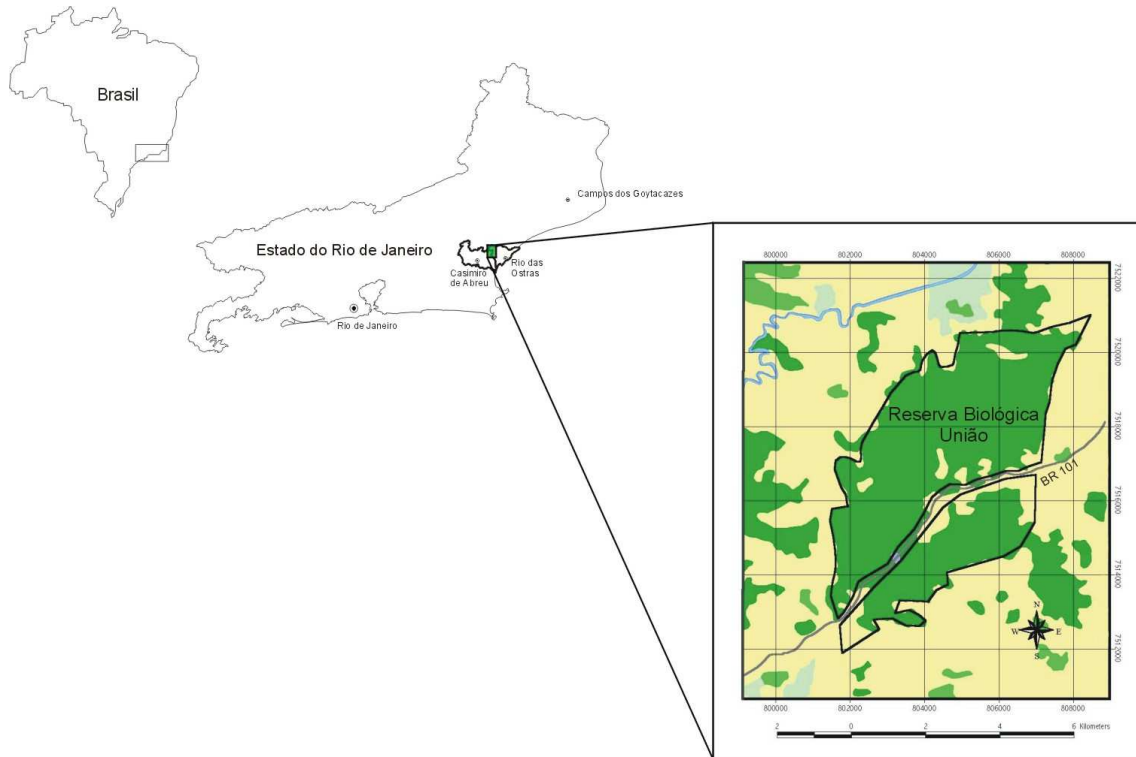


Figura 1.1- Localização da REBIO União na região de baixadas litorâneas do Estado do Rio de Janeiro.

1.1. Estudos em Plantios Abandonados de Eucalipto na Reserva Biológica União

Vários estudos foram realizados na REBIO União a fim de avaliar a influência dos plantios abandonados de eucalipto na regeneração de espécies nativas da Mata Atlântica e na concentração de nutrientes no solo e na serapilheira do sub-bosque (Villela *et al.*, 2001; Ribeiro, 2004; Villela *et al.*, 2004; Tesch, 2005; Evaristo, 2006; Ribeiro, 2007; Freitas, 2008; Silva, 2011). Rabelo (2003) observou que nos referidos plantios, a regeneração tem sido muito lenta e caracterizada por uma baixa diversidade de espécies, situação esta que vem se mantendo (Evaristo, 2006), além da baixa riqueza e densidade de espécies nativas (Evaristo *et al.*, 2011).

Em 2008 foi aprovado o plano de manejo da REBIO União pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) e Ministério do Meio Ambiente (MMA). Consta no documento que os plantios de eucalipto deverão ser eliminados em até 20 anos. Desde então, a retirada das árvores de eucalipto está sendo realizada através de anelamento, corte seletivo e corte raso, de acordo com a idade de cada plantio e estado de regeneração natural dos sub-bosques (MMA-ICMBio, 2008). Existe também a proposta de se ampliar a área da REBIO União em 4.400 ha, ou seja, um aumento de cerca de 173% (MMA-ICMBio, 2010). Entretanto, foram incluídas algumas áreas abertas (ex. pastagem) onde a recuperação com espécies nativas é necessária para catalizar o processo de sucessão secundária e reconectar os fragmentos florestais.

A retirada de árvores de eucalipto tem promovido a abertura de clareiras, expondo as plantas regenerantes dos sub-bosques a novas condições ambientais, o que pode influenciar diretamente no estabelecimento, crescimento, sobrevivência e reprodução das espécies vegetais (Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti e Bazzaz, 1996). Em alguns desses sub-bosques em regeneração nos plantios de eucalipto na REBIO União, *Xylopia sericea* A. St.-Hil. e *Siparuna guianensis* Aubl. (ambas dos estádios iniciais do processo de sucessão ecológica) estão entre as espécies nativas de maior abundância (Evaristo, 2008; Evaristo *et al.*, 2011), sendo também comuns nas bordas florestais da REBIO União (Carvalho *et al.*, 2006). Espécies de grupos sucessionais tardios são pouco representados (Evaristo *et al.*, 2011) dentro dos plantios de eucalipto e por isso não foram utilizados no presente estudo.

Xylopia sericea (Fig. 1.2 A) é conhecida popularmente como pimenteira-de-macaco e pertence à Família Annonaceae e é classificada como pioneira (Carvalho *et al.*, 2007a). Esta família com distribuição predominantemente tropical inclui aproximadamente 130 gêneros e 2.200 espécies. No Brasil ocorrem 33 gêneros e cerca de 250 espécies (Souza e Lorenzi, 2005). *Xylopia sericea* ocorre da Colômbia ao Estado do Paraná (BR) (Steyermark *et al.*, 1995) numa grande variedade de habitats.

Siparuna guianensis (Fig. 1.2 C) pertence à família Siparunaceae e é classificada como secundária inicial (Carvalho *et al.*, 2007a). Esta família inclui dois gêneros (*Glossocalyx*, no oeste da África e *Siparuna*, na América do Sul) e aproximadamente 75 espécies, quase todas pertencentes ao gênero *Siparuna*. No

Brasil ocorrem aproximadamente 40 espécies de *Siparuna*, a maioria proveniente da Amazônia, sendo relativamente comuns em bordas de florestas. Fora desta região, algumas espécies deste gênero podem ser comuns especialmente no Brasil Central e na Região Sudeste (Souza e Lorenzi, 2005).

Nas áreas de plantio abandonado de eucalipto, dependendo da idade, a presença de folhas desta espécie no estoque de serapilheira pode representar de 70,3% a 99,2% (Tesch, 2005). Villela *et al.* (2001) estudando o estágio de regeneração das plantas nativas nos sub-bosques dos plantios de eucalipto verificaram que o estágio de regeneração afetou tanto as concentrações quanto as quantidades de C, N, K, Ca e Mg na serapilheira. Os autores relataram ainda que a maior qualidade nutricional dos solos e da serapilheira se relacionou com o melhor estado de conservação e regeneração natural dos plantios. Desta forma, quanto mais adiantado o processo de regeneração natural no sub-bosque de eucalipto, maior a heterogeneidade da serapilheira e, por sua vez, maior a qualidade química (nutricional) da mesma para a ciclagem de nutrientes.

Um experimento de remoção de serapilheira conduzido por Ribeiro (2007) na REBIO União em um plantio de eucalipto com 38 anos (10 anos de abandono) revelou que a camada de serapilheira sobre o solo funciona como uma barreira física à germinação de sementes de espécies nativas da Mata Atlântica, enquanto a remoção da serapilheira beneficia, de uma maneira geral, o recrutamento e sobrevivência das plântulas destas espécies. Entretanto, a médio e longo prazo, a remoção da serapilheira promoveu efeitos negativos para a ciclagem de nutrientes. Freitas (2008) e Silva (2011) trabalhando na mesma área estudada por Ribeiro (2007) evidenciaram o efeito negativo da remoção da serapilheira no solo, visto que este manejo resultou em menores valores de C (1,99), N (0,27) e razão C/N (7,5) do que no tratamento controle (com serapilheira) (C=2,83; N=0,34; C/N=8,5).

Os solos da REBIO União apresentam fertilidade natural muito baixa, portanto a serapilheira parece ter papel central na nutrição das plantas (Miranda *et al.*, 2007). Neste sentido, os pesquisadores envolvidos nestes estudos observaram que os indivíduos das espécies *Xylopia sericea* A. St.-Hil. (Annonaceae) e *Siparuna guianensis* Aubl. (Siparunaceae) do tratamento com remoção da serapilheira começaram a apresentar folhas com coloração amarelada (Figs. 1.2 B e D), quando comparadas com os indivíduos do controle (Figs. 1.2 A e C). Assim, formulou-se a

hipótese de que a remoção da serapilheira poderia estar causando deficiência nutricional nas espécies e consequências ao processo fotossintético.

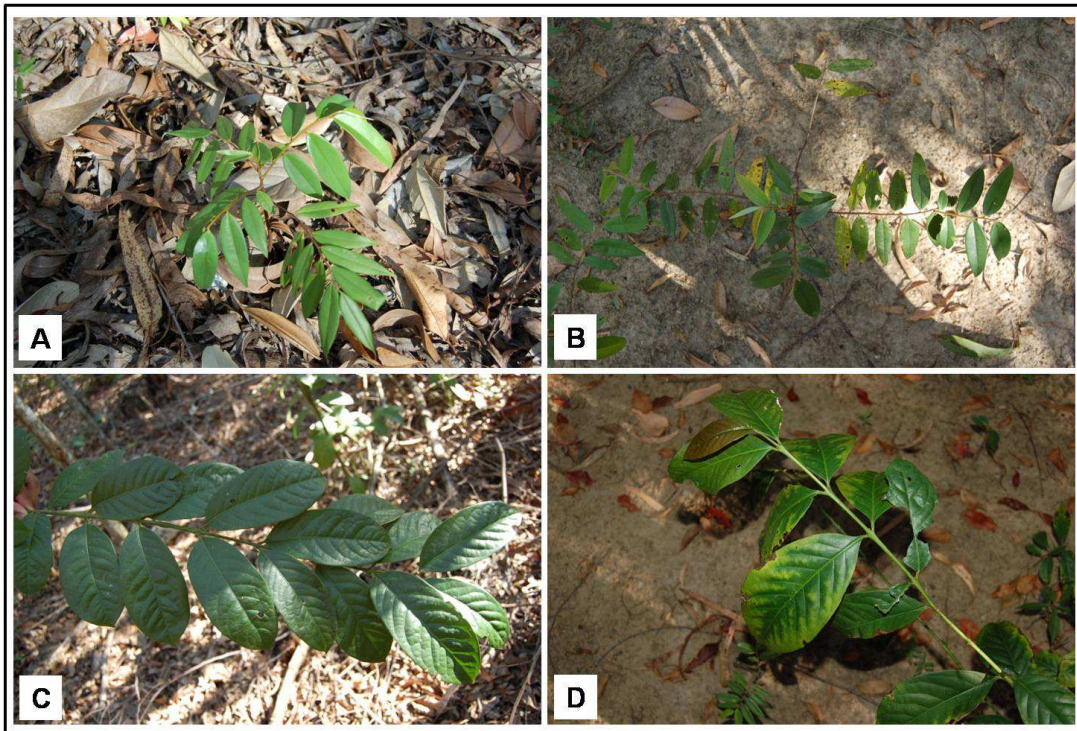


Figura 1.2. Aspecto das espécies *Xylopia sericea* (A - Controle; B - Remoção da serapilheira) e *Siparuna guianensis* (C - Controle; D - Remoção da serapilheira) em plantio de eucalipto *Corymbia citriodora* na Reserva Biológica União, RJ/Brasil.

1.2. Fatores Abióticos e Ecofisiologia Vegetal

Alterações nos fatores abióticos afetam a fisiologia das plantas em suas diferentes fases de crescimento. Fatores como, por exemplo, a alta irradiância e baixa disponibilidade hídrica ou nutricional tornam mais difíceis o sucesso no estabelecimento das plantas na fase juvenil (Gonçalves *et al.*, 2005; Liberato *et al.*, 2006; Gonçalves *et al.*, 2009). Neste sentido, estudos ecofisiológicos tornam-se necessários a fim de contribuir com informações a respeito das respostas das espécies sob diferentes condições ambientais, o que auxilia no planejamento de programas de manejo e recuperação de áreas degradadas.

Entre os diversos aspectos envolvidos nos estudos ecofisiológicos, podemos destacar o processo fotossintético. Para que ele ocorra é necessária a presença de água (doadora de elétrons) e energia luminosa, havendo liberação de oxigênio

molecular. Moléculas ricas em energia, como o ATP (adenosina-5-trifosfato) e em poder redutor, como o NADPH (nicotinamida-adenina-dinucleotídeo-fosfato reduzida), são originadas nas reações fotoquímicas da fotossíntese e utilizadas na fixação de CO₂.

Atualmente alguns métodos de avaliação são utilizados por ecólogos para o estudo da fotossíntese, dentre eles podemos destacar os que consideram as moléculas envolvidas nas diferentes etapas do processo como, por exemplo, a análise de gases por radiação infravermelha, a fluorescência da clorofila *a* e a extração de pigmentos fotossintéticos (Cavender-Bares e Bazzaz, 2004; Ribeiro *et al.*, 2004; Morais *et al.*, 2007; Sarijeva *et al.*, 2007; Lüttge, 2008). Os resultados obtidos por estes métodos são importantes para o melhor entendimento dos fatores que regulam as diversas etapas da fixação de CO₂, especialmente quando as plantas são expostas a estímulos e/ou mudanças ambientais que ocasionam alterações fisiológicas (Lüttge e Scarano, 2004).

Os parâmetros de trocas gasosas como, por exemplo, os valores de condutância estomática (g_s), transpiração (E), assimilação fotossintética de CO₂ (A), concentração interna de CO₂ (C_i) e eficiência intrínseca no uso da água ($EIUA$), são variáveis importantes que podem indicar a melhor forma de utilizar determinadas espécies em atividades de restauração ecológica (Nogueira *et al.*, 2004; Gandolfi *et al.*, 2009). Aliado às medidas de trocas gasosas, a análise da emissão de fluorescência da clorofila *a* está diretamente relacionada à atividade das clorofilas e pode ser usada para medir a eficiência do fotossistema II (Genty *et al.*, 1989) e auxiliar na detecção de estresse (Maxwell e Johnson, 2000; Baker, 2008) antes que qualquer dano estrutural possa causar alterações aparentes (Force *et al.*, 2003; Panda *et al.*, 2008).

A fluorescência da clorofila *a* tem sido amplamente utilizada por se tratar de uma medida rápida, fácil e não destrutiva. Entre os parâmetros mais utilizados em trabalhos de campo podemos destacar o rendimento quântico máximo (F_v/F_m) que possui fundamentação teórica e prática bem conhecidas. Tecidos saudáveis da maioria das espécies apresentam valores de F_v/F_m variando ao redor de 0,83 (Bjorkman e Demmig, 1987). Por fornecer informações detalhadas sobre o funcionamento do aparelho fotossintético, estudos envolvendo a fluorescência da clorofila *a* são utilizados nas inferências sobre a fotossíntese das plantas em diferentes condições de luz (Ribeiro *et al.*, 2004; Dias e Marengo, 2007).

Alterações no regime luminoso como, por exemplo, o aumento da irradiância em fragmentos em função da queda foliar ou da abertura de clareiras antrópicas, impõe novas condições para as plantas. Alta irradiância pode exceder a capacidade de utilização da energia luminosa pela fotossíntese promovendo mudança no direcionamento da energia fotoquímica por meio da dissipação não-fotoquímica (Demmig-Adams *et al.*, 1996; Santos Jr. *et al.*, 2006; Gonçalves *et al.*, 2007) e levar a uma condição de estresse conhecida como fotoinibição (Ort, 2001). Este fenômeno pode ser detectado pela redução da assimilação de CO₂ e do rendimento quântico do fotossistema II (FSII) (Krause e Weis, 1991; Demmig-Adams *et al.*, 1996).

O aumento da intensidade luminosa gera aumento da temperatura, diminuição da umidade, entre outros (Gandolfi *et al.*, 2009), e quando associado ao déficit hídrico, pode acentuar o processo de fotoinibição (Lemos-Filho, 2000). Neste sentido, a resposta da fotossíntese à seca merece atenção especial uma vez que a água é doadora de elétrons e permite a manutenção deste processo. Além disso, a deficiência hídrica afeta processos fisiológicos e metabólicos em plantas, incluindo a síntese de proteínas, crescimento celular, abertura estomática, assimilação de CO₂ e transporte de nutrientes (Angelopoulos *et al.*, 1996; Nepomuceno *et al.*, 1998; Prado *et al.*, 2004).

A alteração da intensidade luminosa também pode alterar os teores de pigmentos fotossintéticos. As clorofilas são constantemente sintetizadas e destruídas na presença de luz (fotoxidação), mas sob altas irradiâncias ocorre maior taxa de destruição, sendo o equilíbrio estabelecido em menores concentrações (Kramer e Kozlowski, 1979). Por outro lado, ambientes sombreados apresentam maiores teores destes pigmentos (Carvalho *et al.*, 2007b; Chaves *et al.*, 2008) em função de um ajustamento da fisiologia das plantas, que amplia a eficiência da captura de luz (Gonçalves *et al.*, 2001). Os pigmentos carotenóides agem como fotoprotetores através da rápida dissipação dos estados excitados da clorofila via ciclo da xantofila. Além disso, os carotenóides podem agir como antioxidantes minimizando o efeito de substâncias tóxicas, tais como, o peróxido, superóxidos e oxigênio singlete, produzidas pelo excesso de energia luminosa (Müller *et al.*, 2001).

A fotoproteção também pode ser alcançada pelo aumento da dissipação do excesso de energia via carotenóides ou pela elevação do metabolismo das espécies reativas de oxigênio (ERO's), que, em geral, envolve três mecanismos: (1) a participação de antioxidantes associados às membranas lipídicas (ex. g-tocoferol, β-

caroteno, luteína, anteraxantina e zeaxantina), (2) pequenas moléculas antioxidantes solúveis em água (ex. ascorbato, glutathione) e (3) antioxidantes enzimáticos (ex. superóxido dismutase, catalase, peroxidases inespecíficas e as enzimas do ciclo ascorbato-glutathione). Em conjunto, esses mecanismos podem minimizar potenciais aumentos na concentração de ERO's (Blankenship, 2009; Bray *et al.*, 2000).

Outro fator abiótico que pode causar alterações na ecofisiologia das plantas é a deficiência de nutrientes. As plantas requerem diversos elementos químicos ou íons (macronutrientes e micronutrientes) para o seu metabolismo e crescimento. Esses nutrientes são liberados no solo tanto pelo intemperismo das rochas quanto pela decomposição e mineralização da matéria orgânica morta (ex.: serapilheira), tornando-os disponíveis para as plantas (Schulze *et al.*, 2005).

As plantas não estão expostas aos recursos necessários para a fotossíntese em proporções ideais. Entretanto, elas podem regular seu metabolismo fazendo alguns ajustes alterando, por exemplo, a abertura dos estômatos, que altera a taxa de difusão de CO₂ e vapor de água, ou alterando as concentrações de pigmentos ou enzimas fotossintéticas, que alteram a exigência de nitrogênio para a realização do processo bioquímico da fotossíntese (Chapin III e Eviner, 2004).

Em solos pobres em nutrientes, como é o caso de muitos ecossistemas tropicais, a produtividade e a sustentabilidade do sistema dependem da ciclagem interna de nutrientes (Aber e Mellilo, 1991). A decomposição da serapilheira é a principal via de entrada de nutrientes nesses ecossistemas. Deste modo, monoculturas florestais e/ou florestas monodominantes com espécies que produzem serapilheira de baixa qualidade (pobre em N, elevada razão C:N, altos teores de lignina e compostos fenólicos), como por exemplo o eucalipto, podem afetar as taxas de decomposição, mineralização e, conseqüentemente, a disponibilização dos nutrientes para as plantas.

Evidências sugerem que o *status* nutricional das plantas afeta sua capacidade fisiológica frente às condições ambientais adversas (Evans, 1989; Kato *et al.*, 2003; Huang *et al.*, 2004). Sob condições de campo, entretanto, torna-se mais difícil avaliar as respostas ecofisiológicas das espécies arbóreas devido a uma variedade de fatores que estão envolvidos nestas questões. Estudos envolvendo a manipulação da serapilheira em longo prazo constituem uma oportunidade para avaliar os efeitos desse manejo na ecofisiologia de espécies arbóreas.

Sayer (2006) em sua revisão sobre o uso de experimentos de manipulação da serapilheira para acessar o funcionamento de ecossistemas tropicais e temperados pôde constatar que a remoção da serapilheira causa grandes variações microclimáticas no solo, afetando a atividade microbiana em longo prazo e esgotando os nutrientes dos solos superficiais. A autora cita também que a remoção da serapilheira reduz a concentração de nitrogênio foliar entre 13% e 15% em estudos de longo prazo, mas em estudos de curto prazo não têm sido encontradas diferenças entre os tratamentos.

Experimentos envolvendo a manipulação da serapilheira em ecossistemas tropicais têm obtido resultados interessantes no que se refere à ciclagem de nutrientes, respiração microbiana e a liberação de nutrientes no solo (Li *et al.*, 2004; Vasconcelos *et al.*, 2004; Wood *et al.*, 2009; Sayer e Tunner 2010), mas ainda necessitam envolver aspectos relacionados à fotossíntese das plantas.

Considerando os objetivos do plano de manejo da REBIO União que visa a retirada dos eucaliptos, a geração de informações a respeito da ecofisiologia de espécies nativas regenerantes em diferentes condições ambientais e submetidas à remoção da serapilheira será importante para referenciar futuros projetos que visem a restauração ecológica de áreas degradadas e o manejo de espécies exóticas em ecossistemas naturais.

1.3. Hipóteses

- Considerando que a abertura do dossel promove alterações nas condições ambientais (ex. maior irradiância, elevação da temperatura, redução na umidade, etc.), a expectativa é de que a retirada das plantas de eucalipto (*Corymbia citriodora*) promoverá alterações fotossintéticas de curto (dia) e médio prazo (sazonal) em *Xylopia sericea* (Pioneira) e *Siparuna guianensis* (Secundária Inicial), levando a menor eficiência fotoquímica do fotossistema II (FSII);
- Levando-se em consideração que a serapilheira é fundamental para o funcionamento de ecossistemas florestais, a expectativa é de que a fotossíntese de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* seja prejudicada pela

remoção da camada de serapilheira por cinco anos em um plantio abandonado de eucalipto (*Corymbia citriodora*).

1.4. Estrutura da Tese e Objetivos

Os próximos três capítulos apresentam os resultados obtidos durante o desenvolvimento do doutorado e são abordados por assunto.

O capítulo 2 avalia o desempenho fotossintético das espécies *X. sericea* e *S. guianensis* ao longo do curso diário em três condições ambientais contrastantes na REBIO União. O objetivo foi avaliar se as espécies apresentariam comprometimento fotossintético em algum horário do dia mesmo após seis meses de remoção das plantas de eucalipto.

No capítulo 3 foi avaliada a variação sazonal na fotossíntese de *X. sericea* e *S. guianensis* em três condições ambientais contrastantes na REBIO União. Os objetivos foram: (1) verificar se as espécies apresentariam fotoinibição após um ano de abertura do dossel; (2) verificar se os ambientes proporcionariam respostas fotossintéticas diferenciadas entre as espécies; e (3) avaliar se a variação sazonal interferiria na capacidade fotossintética das espécies.

No capítulo 4 foi avaliada a fotossíntese de *X. sericea* e *S. guianensis* em um experimento que envolveu a remoção da serapilheira (por cinco anos) em um plantio abandonado de eucalipto na REBIO União. Os objetivos foram: (1) avaliar o efeito da remoção da serapilheira nas respostas ecofisiológicas das espécies; e (2) avaliar a influência da variação sazonal nas respostas ecofisiológicas e sua relação com a remoção de serapilheira.

No capítulo 5 é apresentada uma discussão geral, cuja finalidade é integrar os capítulos anteriores, considerando uma visão mais ampla e geral sobre o tema proposto na presente tese.

Capítulo 2. Desempenho fotossintético de *Xylopia sericea* A. St.-Hil e *Siparuna guianensis* Aubl. sob três condições ambientais na Reserva Biológica União, RJ

2.1. Introdução

Na Reserva Biológica União (REBIO União), RJ, Brasil, plantios abandonados de eucalipto (*Corymbia citriodora*) estão sendo retirados como parte do seu plano de manejo, expondo o sub-bosque regenerante de espécies nativas da Mata Atlântica a novas condições ambientais. Diante disso, as espécies regenerantes destes sub-bosques estarão expostas a maior intensidade luminosa, temperatura, ventos, déficit de pressão de vapor, entre outros, o que exigirá uma reorganização funcional dos indivíduos no sentido de se ajustarem as novas condições ambientais.

A disponibilidade de energia solar para o processo fotossintético em ecossistemas é bastante variável e depende diretamente do habitat, período do ano, horário do dia, bem como do fluxo e do espectro da luz solar incidente (Genty e Harbinson, 2004). Dentro de um curto intervalo de tempo pode haver flutuações na intensidade e qualidade da luz como, por exemplo, na ocorrência de um *sun-fleck* no sub-bosque florestal (Pearcy *et al.*, 2004).

Com relação à dinâmica do regime luminoso verificado em sub-bosques florestais, a disponibilidade luminosa bem como sua quantidade, qualidade e periodicidade na escala de semanas ou meses pode levar a diferenças na aclimação fotossintética, morfogênese e crescimento (Chazdon 1988; Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti e Bazzaz, 1996). Entretanto, em alguns casos (ex. abertura de uma clareira ou a remoção do dossel) a quantidade de luz pode exceder o limite de tolerância das plantas (Denslow *et al.*, 1990) podendo causar danos reversíveis ou irreversíveis no aparelho fotossintético gerando uma queda no desempenho fotossintético conhecido como fotoinibição (Ort, 2001; Adir *et al.*, 2003). A alta irradiância associada a outros fatores de estresse (ex. altas temperaturas, déficit hídrico) (Nilsen e Orcutt, 1996; Lemos-Filho, 2000; Nobel, 2009; Gonçalves *et al.*, 2010) pode afetar significativamente o crescimento ou até mesmo conduzir a planta a morte (Demmig-Adams e Adams, 1992).

Estudos sobre a exposição das plantas ao excesso de irradiância indicam que estas experimentam diminuição na eficiência do fotossistema II (FSII), que leva

consequentemente a mudanças na utilização da energia absorvida por meio da dissipação não-fotoquímica (Long *et al.*, 1994; Demmig-Adams e Adams, 2006; Santos Jr. *et al.*, 2006; Gonçalves *et al.*, 2010). Entretanto, a capacidade de uma espécie em se recuperar após um determinado tipo de estresse é uma das principais características que possibilita a sobrevivência sob condições desfavoráveis (Tsonev *et al.*, 1999; Oliveira *et al.* 2002). Neste sentido, investigações acerca dos processos que envolvem a captura e uso da energia luminosa no processo fotossintético têm sido realizadas com o uso de ferramentas que ajudam a quantificar o efeito do estresse ambiental (Maxwell e Johnson, 2000; Richardson e Berlyn, 2002; Baker, 2008; Gonçalves *et al.*, 2010).

A fluorescência da clorofila *a* é uma medida útil, direta e integrada da função fotossintética. Estas análises têm se tornado valiosas para ecólogos estudarem as plantas desde o nível celular até o nível de ecossistema (Cavender-Bares e Bazzaz, 2004), estando diretamente relacionadas com a atividade das clorofilas e podendo ser usadas para medir a eficiência fotossintética (Genty *et al.*, 1989). Esta ferramenta permite, em última análise, a detecção de estresse em plantas (Maxwell e Johnson, 2000; Baker, 2008) antes que qualquer dano estrutural possa causar alterações aparentes (Force *et al.*, 2003; Panda *et al.*, 2008).

Deste modo, o objetivo deste estudo foi avaliar o desempenho fotossintético ao longo do dia em duas espécies nativas do estágio inicial de sucessão ecológica (*X. sericea* e *S. guianensis*) regenerantes em plantios abandonados de eucalipto em três condições ambientais distintas durante o período seco na REBIO União para responder as seguintes questões: 1) As espécies expostas às novas condições ambientais (sub-bosque exposto) mostram diferentes estratégias fotossintéticas após seis meses de remoção das plantas de eucalipto (dossel)? 2) As espécies exibem fotoinibição ao longo do curso diário? 3) As espécies estão aclimatadas às novas condições ambientais?

2.2. Material e Métodos

2.2.1. Área de Estudo, Período Amostral e Amostragem

O estudo foi realizado na Reserva Biológica União (REBIO União) (22° 27' 30" S e 42° 02' 14" O), Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil (Figura 2.1). ocupa uma área de 2.550 ha, com ~2.200 ha de Floresta Atlântica e 220 ha de plantios de eucalipto (*Corymbia citriodora*).

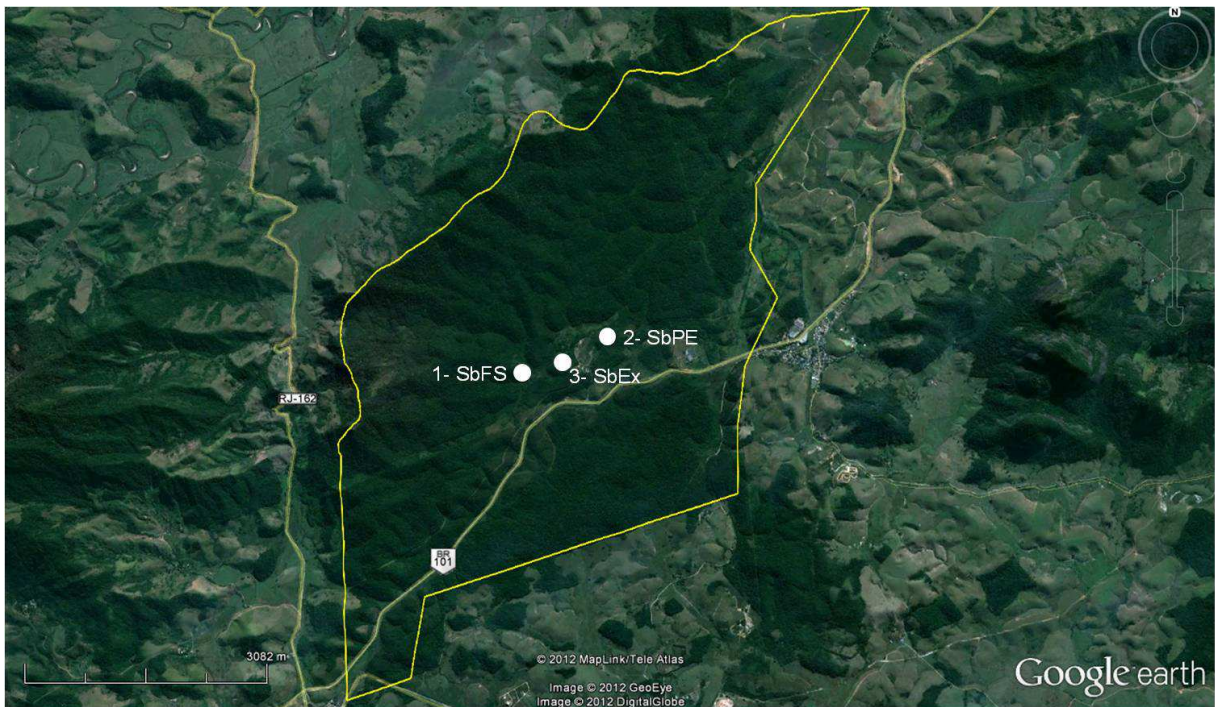


Figura 2.1. Imagem de satélite mostrando a localização dos sítios de estudo na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (1- SbFS) sub-bosque em floresta secundária; (2- SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (3- SbEx) sub-bosque exposto.

O clima da região é do tipo tropical úmido com temperatura média anual de 25°C e precipitação em torno de 2.100 mm.ano⁻¹, com 80% das chuvas concentradas entre os meses de outubro e março (Evaristo *et al.* 2011). De acordo com Rodrigues (2004), a vegetação da região é classificada como Floresta Tropical Ombrófila Densa. De acordo com Miranda *et al.* (2007) o solo dos plantios na REBIO União é argiloso vermelho-amarelo distrófico. Os dados de precipitação pluviométrica média, temperaturas mínimas e máximas registradas durante o ano de 2009 são apresentados na Figura 2.2 e são representativos dentro da série histórica da região.

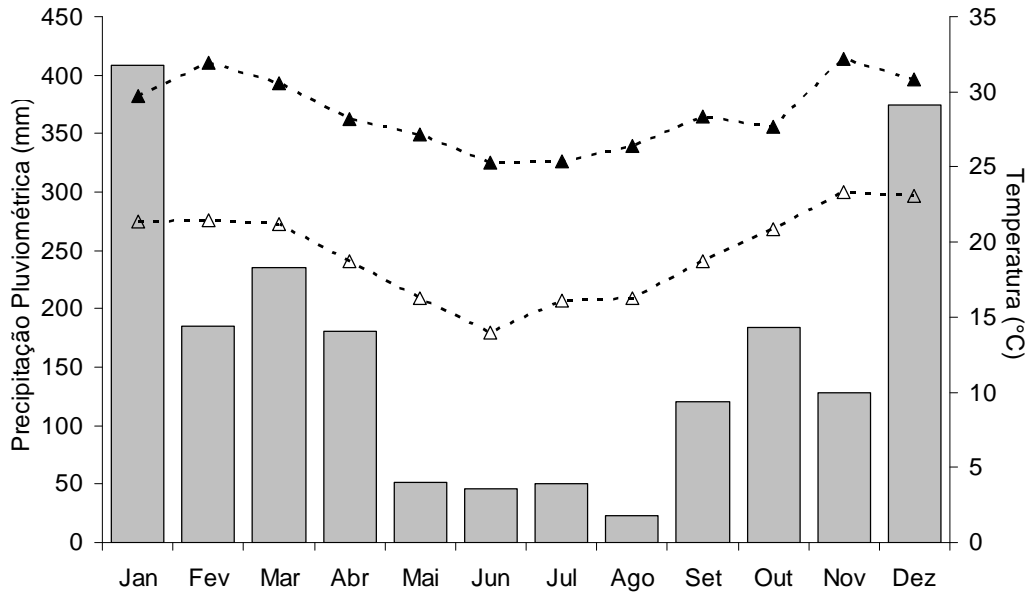


Figura 2.2. Precipitação pluviométrica (mm) e temperatura do ar (°C) registradas durante o ano de 2009 pela estação climatológica da Reserva Biológica União, RJ/Brasil. Δ temperatura mínima, \blacktriangle temperatura máxima.

A coleta de dados foi realizada durante o período seco (mês de julho) do ano de 2009. Três sítios de estudo foram avaliados (Fig. 2.1):

- 1- Sub-bosque de floresta secundária (SbFS): sub-bosque composto por ervas, arbustos, arvoretas localizado em uma borda de floresta secundária. Dossel composto basicamente por árvores de eucalipto. Sítio com maior riqueza de espécies, dossel denso e com menor irradiância e variação de temperatura ao longo do dia (entroncamento da trilha lava-pé com a trilha interpretativa; Figs. 2.3 A e B; Fig. 2.4).
- 2- Sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE): sub-bosque localizado em um talhão de eucalipto (*C. citriodora*) com 41 anos e sem tratamentos silviculturais desde 1996. Sub-bosque com baixa diversidade florística. Segundo Evaristo, (2008) *X. sericea* e *S. guianensis* estão entre as espécies que ocorrem em maior abundância. Sítio com moderada irradiância e variação de temperatura ao longo do dia (Talhão 39A, MMA-ICMBio, 2008) (Figs. 2.3 C e D; Fig. 2.4).
- 3- Sub-bosque exposto (SbEx): sub-bosque em talhão de eucalipto (*C. citriodora*) com 17 anos cujas árvores de eucalipto foram removidas 6 meses antes de iniciar este estudo. Desde então o sub-bosque em regeneração ficou exposto a pleno sol. Este sítio é o que apresenta maior irradiância e variação de temperatura ao longo do dia (Talhão 35, MMA-ICMBio, 2008) (Figs. 2.3 E e F; Fig. 2.4).

Em cada um dos três sítios foram amostrados 6 indivíduos de *X. sericea* (1,5-2,0 m de altura) e 6 indivíduos de *S. guianensis* (1,5-2,5 m de altura).

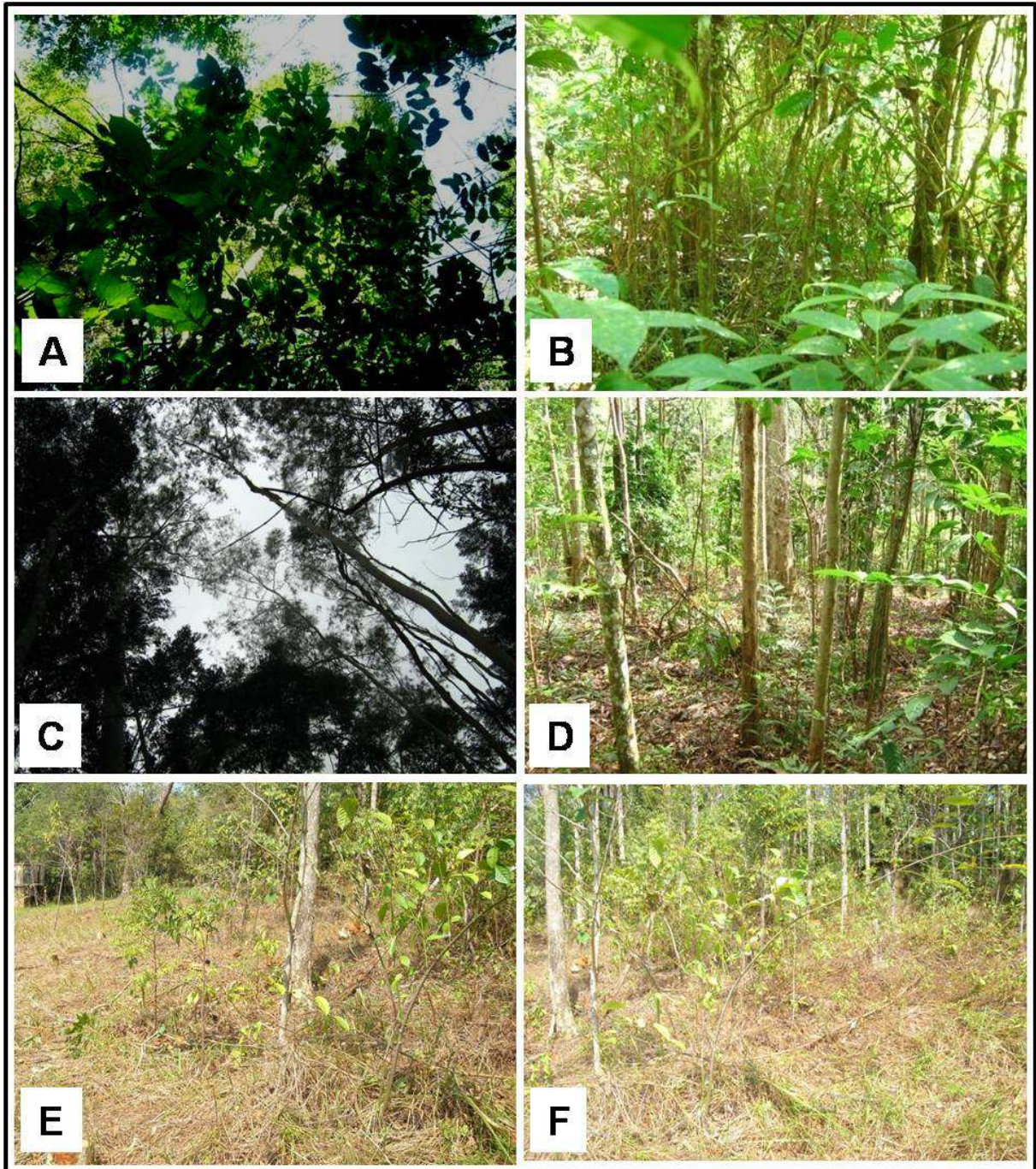


Figura 2.3. Sítios de estudo analisados na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. **A e B:** sub-bosque em floresta secundária (SbFS); **C e D:** sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); **E e F:** sub-bosque exposto (SbEx).

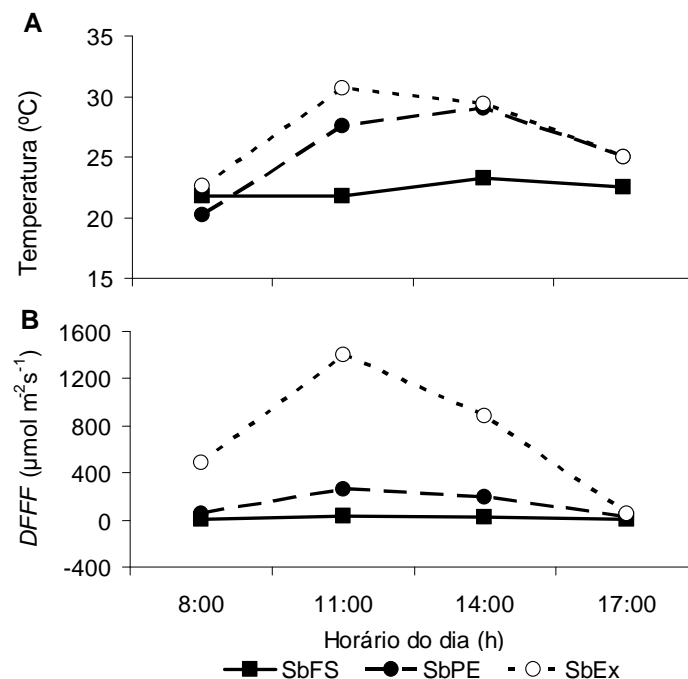


Figura 2.4. Condições microclimáticas durante o período seco (mês de julho) do ano de 2009 nos sítios estudados na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (SbFS) sub-bosque em floresta secundária; (SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (SbEx) sub-bosque exposto. (A) temperatura média do ar; (B) *DFFF* – densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (400-700 nm) (n=20).

2.2.2. Avaliações ecofisiológicas

2.2.2.1. Fluorescência da clorofila *a*: a curva diária da fluorescência da clorofila *a* foi obtida no campo em quatro horários ao longo do dia (8:00h, 11:00h, 14:00h e 17:00h). Utilizou-se um fluorímetro modulado portátil (FMS2, Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, UK). Antes das medidas, folhas maduras, intactas e saudáveis foram adaptadas ao escuro por 30 minutos utilizando-se pinças apropriadas (*leafclips*) e subsequentemente expostas a luz modulada de baixa intensidade (feixe de luz de aproximadamente $6 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ no comprimento de 660 nm) para obter a fluorescência mínima (F_0), quando todos os centros de reação do FSII estão abertos. Em seguida um pulso de luz actínica saturante de 0,8 s de duração e $6.000 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de intensidade foi aplicado para fechar temporariamente todos os centros de reação do FSII e determinar a fluorescência máxima (F_m) das amostras adaptadas ao escuro. As amostras foram então iluminadas por 30 s com luz actínica ($300 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Após a iluminação (quando a fluorescência permanece em estado de equilíbrio dinâmico, F_s), a fluorescência máxima das amostras sob luz (F_m') foi determinada pela aplicação de um pulso de luz actínica saturante por 0,8 s.

Subsequentemente a luz actínica foi desligada e as amostras foram irradiadas com um feixe de luz no vermelho-distante (735 nm) para obter a completa re-oxidação do acceptor primário de elétrons do FSII e para obtenção da fluorescência mínima das amostras adaptadas à luz (F_o'). Os seguintes parâmetros de emissão de fluorescência da clorofila *a* foram registrados: a fluorescência mínima [F_o], a fluorescência máxima [F_m], o rendimento quântico máximo [$F_v/F_m=(F_m - F_o)/F_m$], o coeficiente de dissipação fotoquímico [qP], o coeficiente de dissipação não-fotoquímico [qNP= $(F_m - F_m')/(F_m - F_o)$] e o coeficiente de dissipação não-fotoquímico de Stern-Volmer [NPQ= $(F_m - F_m')/F_m'$]. Todo procedimento foi adaptado de Genty *et al.* (1989) e Van Kooten e Snel (1990). A razão entre a fluorescência máxima e a mínima (F_m/F_o) também foi calculada. Em cada indivíduo duas folhas maduras e completamente expandidas foram utilizadas para a tomada das medidas representando um total de 12 medidas por espécie em cada sítio amostrado. As medidas foram realizadas em dias com céu limpo e alta irradiância (aproximadamente $1.500 \mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

2.2.2.2. Teor de pigmentos fotossintéticos: três discos foliares (com área de cerca de $0,636 \text{ cm}^2$) foram retirados das mesmas folhas utilizadas para as medidas de fluorescência da clorofila *a*. Os discos foram cortados e colocados em tubos plásticos acondicionados ao escuro contendo 5,0 mL do solvente orgânico dimetilsulfóxido (DMSO). Após 5 dias de repouso no escuro, 1,0 mL do extrato de pigmentos foi analisado espectrofotometricamente (665, 649 e 480, nm). Os teores de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides foram quantificados de acordo com Wellburn (1994). O teor de clorofilas totais (clorofila *a+b*) e as razões clorofila *a/b* e clorofilas totais/carotenóides foram calculadas. Todo o procedimento no laboratório foi realizado em ambiente com baixa luminosidade. Os valores são expressos em $\mu\text{mol}\cdot\text{cm}^{-2}$.

2.2.3. Análise Estatística

Os dados de fluorescência foram submetidos à uma MANOVA enquanto o teor de pigmentos foi submetido a ANOVA *two-way*. As médias foram comparadas usando o teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

2.3. Resultados

Os resultados obtidos para o parâmetro F_o em *X. sericea* não indicaram diferenças significativas entre os sítios. Entretanto foi verificada diferenças ao longo do dia para as plantas do sub-bosque exposto, com as maiores médias ocorrendo nos horários de 11:00 e 14:00 h e a menor média ocorrendo no horário de 8:00 h (Fig. 2.5 A). Em *S. guianensis* não foi constatada diferença nos valores de F_o ao longo do dia dentro de cada sítio de amostragem. Entretanto, os resultados indicaram diferenças significativas em F_o entre os três sítios nos horários de 8:00 e 14:00 h, com os valores mais elevados no sub-bosque da floresta secundária e os menores no sub-bosque exposto (Fig. 2.5 B). Tanto *X. sericea* quanto *S. guianensis* (Figs. 2.5 C e 2.5 D) exibiram valores significativamente menores de F_m no sub-bosque exposto, enquanto as plantas do sub-bosque da floresta secundária apresentaram valores mais elevados. Não foram detectadas diferenças significativas na F_m no curso diário para o mesmo sítio em ambas as espécies.

X. sericea apresentou uma resposta similar com valores de F_v/F_m e F_m/F_o significativamente menores no sub-bosque exposto, nos horários de 8:00, 11:00 e 14:00 h, quando comparada com as plantas do sub-bosque da floresta secundária e do plantio de eucalipto. (Figs. 2.5 E e 2.5 G). Além disso, *X. sericea* apresentou variação nas razões F_v/F_m e F_m/F_o ao longo do dia no sub-bosque exposto, com redução significativa nos valores destas razões às 11:00 h. Nos horários de 14:00 e 17:00 h as plantas exibiram uma recuperação destas razões, conforme a irradiância e a temperatura diminuía. Assim, às 17:00 h os valores de F_v/F_m e F_m/F_o tinham atingido os valores registrados no horário de 8:00 h. Deste modo, os valores de F_v/F_m e F_m/F_o descreveram uma curva parábola invertida ao longo do curso diário, registrando os valores mínimos destas razões com os horários de irradiância máxima. *S. guianensis* não exibiu diferenças significativas para estes parâmetros em função do ambiente ou ao longo do dia (Figs. 2.5 F e 2.5 H).

A dissipação fotoquímica (qP) das plantas de *X. sericea* indicaram diferenças significativas entre os sítios ao longo do dia (Fig. 2.6 A). As plantas expostas aos ambientes de maior irradiância apresentaram as maiores médias ao longo do curso diário, exceto as plantas do sub-bosque exposto no horário de 17:00 h que apresentaram queda nos valores de qP. Para *S. guianensis* foi observada diferença significativa entre os sítios nos horários de 8:00, 11:00 e 14:00 h, com os menores valores sendo registrados nas plantas do sub-bosque da floresta (Fig. 2.6 B).

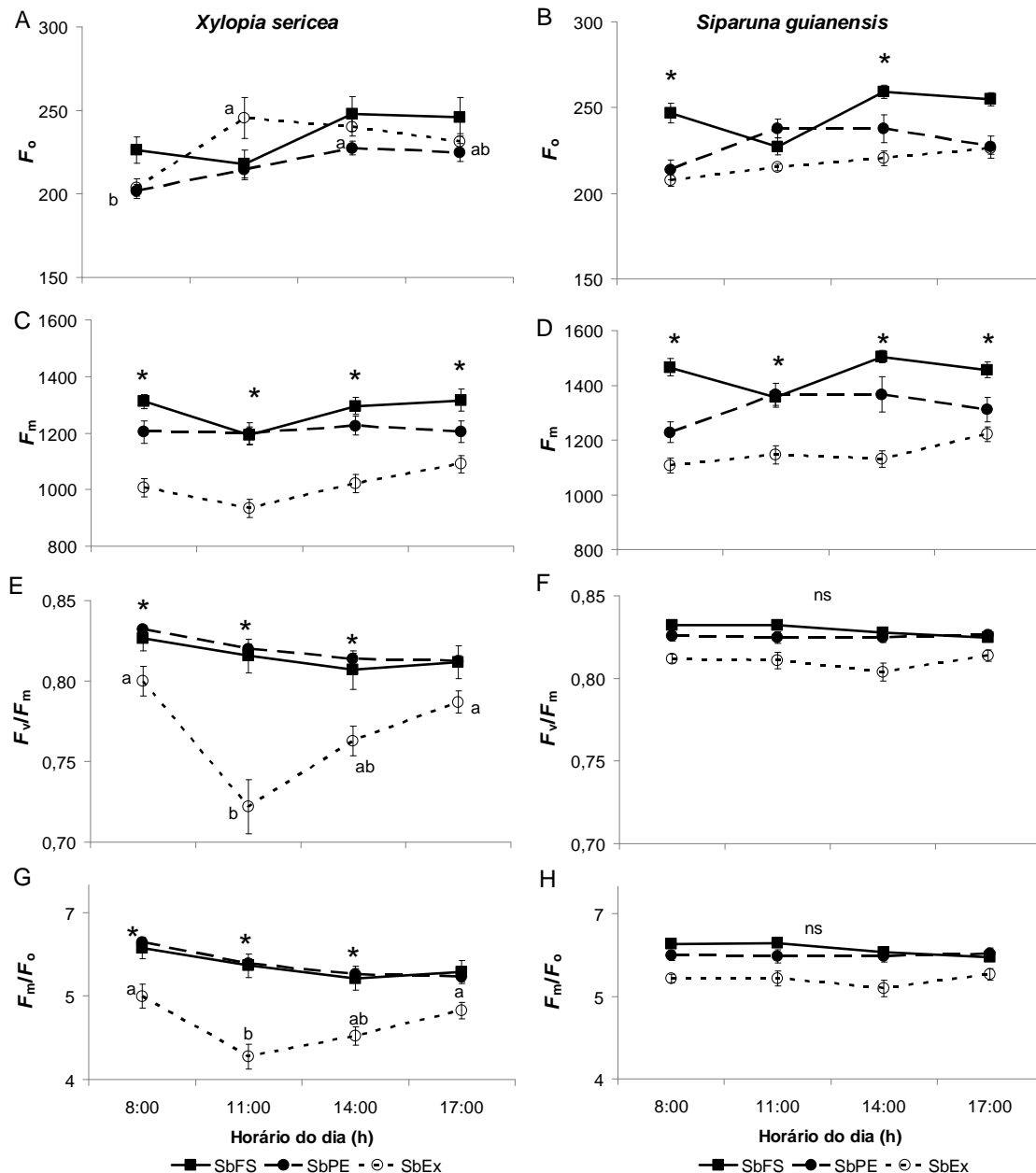


Figura 2.5. Curso diário da emissão de fluorescência da clorofila *a* de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* em diferentes sítios na REBIO União, RJ, Brasil. (A e B) F_o , fluorescência mínima; (C e D) F_m , fluorescência máxima; (E e F) F_v/F_m , rendimento quântico máximo do FSII; (G e H) F_m/F_o , taxa de rendimento da fluorescência máxima pela mínima. (SbFS) sub-bosque em floresta secundária; (SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (SbEx) sub-bosque exposto. Letras comparam o horário no mesmo sítio e para a mesma espécie. (*) diferença significativa entre os sítios no mesmo horário. ns = não significativo entre os sítios. Cada ponto representa a média \pm erro padrão (n=12).

Os valores de qNP (Figs. 2.6 C e 2.6 D) e NPQ (Figs. 2.6 E e 2.6F) em ambas as espécies apresentaram diferenças significativas entre os ambientes nos horários das 8:00, 14:00 e 17:00 h. No horário de 8:00 h as plantas do sub-bosque exposto apresentaram as maiores médias de qNP e NPQ em relação aos demais ambientes em ambas as espécies. Já nos horários das 14:00 e 17:00 h as espécies

apresentaram respostas diferenciadas, com as maiores médias de qNP e NPQ em *X. sericea* ocorrendo no sub-bosque exposto, enquanto para *S. guianensis* as maiores médias foram registradas nas plantas do sub-bosque da floresta. Houve diferença significativa no curso diário em qNP e NPQ nas plantas de *X. sericea* no sub-bosque exposto, com os menores valores sendo registrados no horário de 11:00 h e o maior no horário de 17:00 h (Figs. 2.6 C e 2.6 D, respectivamente). Já em *S. guianensis* as plantas do sub-bosque da floresta secundária apresentaram aumento significativo nos valores de NPQ ao longo do curso diário, enquanto para o parâmetro qNP não foram registradas diferenças significativas (Figs. 2.6 F e 2.6 D, respectivamente).

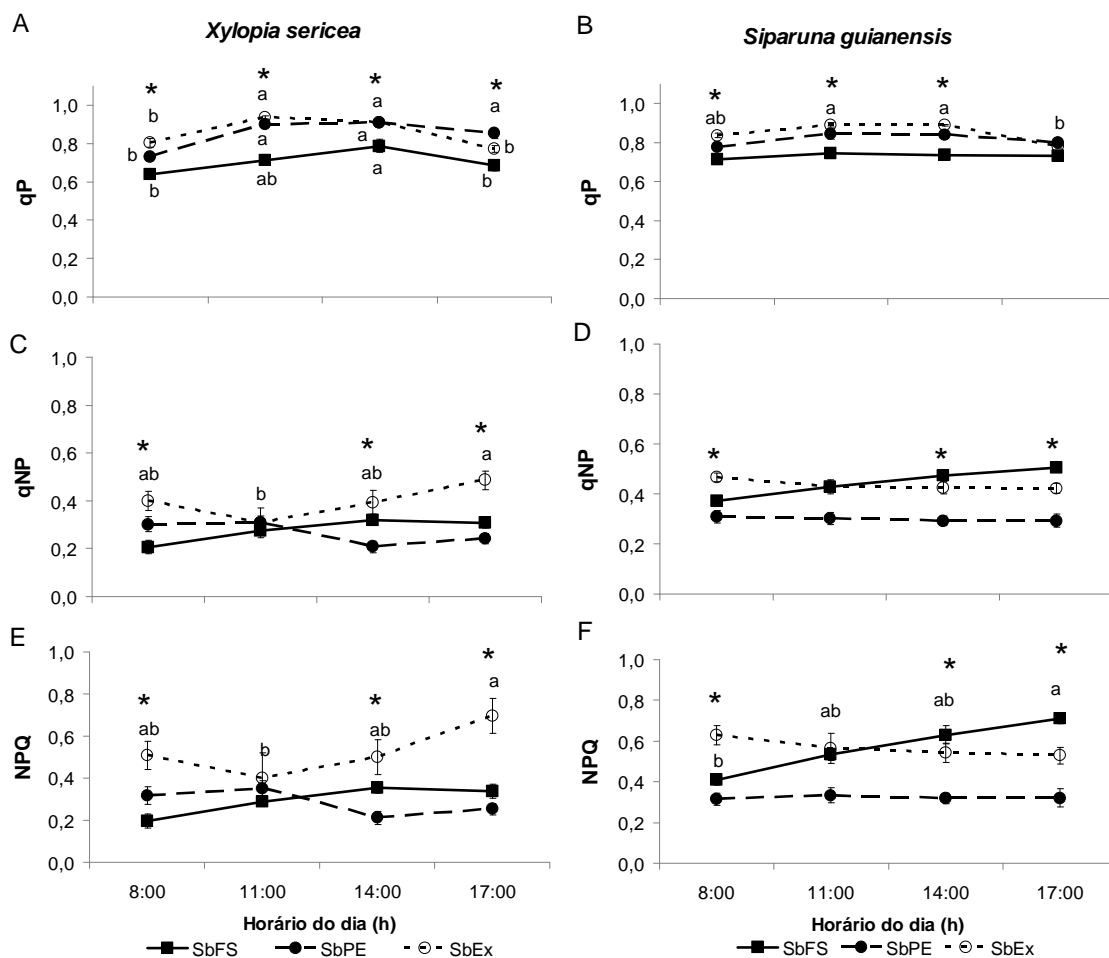


Figura 2.6. Curso diário da dissipação fotoquímica e não-fotoquímica da fluorescência da clorofila *a* de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* em diferentes sítios na Reserva Biológica União, RJ, Brasil. (A e B) qP (dissipação fotoquímica); (C e D) qNP (dissipação não-fotoquímica); (E e F); NPQ (dissipação não-fotoquímica). (SbFS) sub-bosque de floresta secundária; (SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (SbEx) sub-bosque exposto em plantio de eucalipto removido há 6 meses. Letras comparam o horário no mesmo sítio e para a mesma espécie. (*) diferença significativa entre os sítios no mesmo horário. ns = não significativo entre os sítios. Cada ponto representa a média \pm erro padrão (n=12).

Os teores de pigmentos fotossintéticos são apresentados na Tabela 2.1. Os teores de clorofila *a* mostraram menores valores nas plantas do sub-bosque exposto, enquanto os teores de clorofila *b* e clorofilas totais (clorofila *a+b*), de modo geral, exibiram maiores valores nas plantas do sub-bosque de floresta para ambas as espécies. No geral, as plantas de *X. sericea* do sub-bosque do plantio de eucalipto apresentaram os maiores valores de pigmentos carotenóides, sendo os menores valores registrados nas plantas do sub-bosque exposto. Já em *S. guianensis* não foram verificadas diferenças significativas entre os sítios para o teor deste pigmento. Ambas as espécies exibiram maiores razões de clorofila *a/b* nas plantas do sub-bosque do plantio de eucalipto. Em geral, a razão clorofilas totais/carotenóides mostrou menores valores nas plantas do sub-bosque exposto para ambas as espécies.

Tabela 2.1. Teor de pigmentos fotossintéticos ($\eta\text{mol cm}^{-2}$) de *Xylopiia sericea* e *Siparuna guianensis* em diferentes sítios na Reserva Biológica União, RJ, Brasil. Clo, clorofila; C_{x+c} , carotenóides. (SbFS) sub-bosque de floresta secundária; (SbPE) sub-bosque em plantio de eucalipto e (SbEX) sub-bosque exposto em plantio de eucalipto. Os dados representam média \pm erro padrão (n=6).

Espécie	Sítio	Pigmento				Clo <i>a/b</i>	Clo <i>a+b</i> / C_{x+c}
		Clo <i>a</i>	Clo <i>b</i>	C_{x+c}	Clo <i>a+b</i>		
<i>Xylopiia sericea</i>	SbFS	34,9 \pm 2,1 a	16,4 \pm 0,6 a	5,7 \pm 0,4 ab	51,3 \pm 2,7 a	2,1 \pm 0,1 b	9,1 \pm 0,2 a
	SbPE	37,5 \pm 1,9 a	11,9 \pm 0,5 b	6,9 \pm 0,4 a	49,5 \pm 2,5 a	3,1 \pm 0,1 a	7,2 \pm 0,2 b
	SbEX	23,5 \pm 0,9 b	8,9 \pm 0,2 c *	4,8 \pm 0,2 b	32,4 \pm 1,1 b	2,7 \pm 0,1 a	6,7 \pm 0,1 b
<i>Siparuna guianensis</i>	SbFS	39,1 \pm 1,7 a	16,9 \pm 0,5 a	6,4 \pm 0,5 a	56,0 \pm 2,2 a	2,3 \pm 0,1 b	8,8 \pm 0,4 a
	SbPE	34,3 \pm 1,5 ab	12,1 \pm 0,5 b	5,8 \pm 0,7 a	46,4 \pm 1,9 b	2,8 \pm 0,1 a	8,3 \pm 0,6 ab
	SbEX	29,2 \pm 0,8 b	12,9 \pm 0,3 b *	6,1 \pm 0,3 a	42,1 \pm 1,1 b	2,3 \pm 0,1 b	7,0 \pm 0,2 b

2.4. Discussão

A análise dos parâmetros da fluorescência da clorofila *a* pode auxiliar na distinção entre mecanismos fotoprotetores e fotoinibitórios (Gilmore *et al.*, 1996; Müller *et al.*, 2001). No primeiro caso o que se observa é a diminuição proporcional tanto da fluorescência mínima (F_0) quanto da fluorescência máxima (F_m), enquanto que na fotoinibição, observa-se um aumento de F_0 enquanto F_m diminui, como observado para *X. sericea* no sub-bosque exposto.

A queda nos valores de F_m em resposta ao aumento na intensidade luminosa e temperatura é um fenômeno bem documentado (Powles e Björkman, 1982, Dias e Marengo, 2006). A queda de F_m sugere reduzida eficiência na transferência de energia, diminuição na capacidade de re-oxidação do acceptor primário de elétrons Q_A (quinona A) e inibição do fluxo de elétrons de Q_A para Q_B (Yamane *et al.*, 1995), que em última análise conduzem a uma menor formação de ATP e NADPH e, conseqüentemente, diminuição da fixação de carbono. O aumento nos valores de F_o com a elevação da intensidade luminosa e da temperatura tem sido associado à maior dissipação de energia ainda no sistema antena, possivelmente devido a danos no FSII (Baker, 2008). Neste sentido, o heterodímero D1/D2 tem sido apontado como um dos principais componentes a sofrerem danos estruturais que acabam por interferir no transporte de elétrons durante a fotossíntese (Rosenqvist *et al.*, 1991; Aro *et al.*, 1993; Long *et al.*, 1994).

De acordo com os primeiros dados acima apresentados, podemos inferir que as quedas nos valores das razões F_v/F_m e F_m/F_o em *X. sericea* nos horários com maior incidência luminosa e elevada temperatura podem ser atribuídas tanto ao aumento de F_o quanto a redução de F_m (Ludlow, 1987; Al-Khatib e Paulsen, 1989). A razão F_v/F_m reflete a eficiência quântica máxima do FSII e tem sido amplamente utilizada como indicador da performance fotossintética em plantas (Ball *et al.*, 1995; Maxwell e Johnson, 2000; Takahashi *et al.*, 2002; Ribeiro *et al.*, 2004; Gonçalves *et al.*, 2010). Björkman e Demmig (1987), em trabalho realizado com várias espécies vegetais, verificaram valores ótimos da razão F_v/F_m ocorrendo em torno de 0,80 - 0,83, para plantas saudáveis. De acordo com Critchley (1998), em folhas de sol, os valores obtidos para esta razão geralmente estão em torno de 0,80 ou um pouco abaixo, enquanto que, em folhas de sombra os valores geralmente estão em torno de 0,83 - 0,85. Em dias claros durante o período seco, quando a disponibilidade luminosa excede a capacidade dos cloroplastos de utilização da luz na fotossíntese, como é o caso do presente estudo, a fotoinibição da fotossíntese pode ocorrer (Bertamini e Nedunchezian, 2003). Segundo Pandey *et al.* (2005), a fotoinibição também pode ser identificada por uma queda na razão F_v/F_m . Assim, os baixos valores de F_v/F_m em *X. sericea* do sub-bosque exposto nos horários de maior intensidade luminosa sugerem dano fotoinibitório. Entretanto, ao final do dia o valor desta razão foi recuperado para próximo do valor obtido no início da manhã. Este tipo de processo é conhecido como fotoinibição dinâmica (Osmond, 1994).

A fotoinibição dinâmica é rapidamente reversível (Long *et al.*, 1994) e geralmente está associada a mecanismos de regulação intrínsecos ao FSII (Krause e Weiss, 1991), particularmente aos eventos que envolvem: 1) a ativação do ciclo da xantofila (Long *et al.*, 1994; Demmig *et al.*, 1987, Demmig-Adams e Adams, 2006), que possibilita o desvio do excesso de energia luminosa absorvida via dissipação não-fotoquímica e 2) o aumento da taxa de reparo do *pool* de proteínas D1 danificadas pelo excesso de radiação solar que promovem a restauração da integridade estrutural do FSII (Powles e Björkman, 1982). Assim, a fotoinibição dinâmica pode ser considerada uma consequência do excesso de luz, uma resposta fotossintética de aclimatação frente às condições ambientais (Maxwell e Johnson, 2000; Dias e Marengo 2006).

O fato de *S. guianensis* do sub-bosque exposto não ter apresentado fotoinibição no período de maior irradiância pode estar relacionado a outros mecanismos que podem ter auxiliado na proteção contra o excesso de luz (Long *et al.*, 1994). O que se pode inferir com base nos dados de qP é que esta espécie não apresentou queda na sua capacidade fotossintética pelo aumento na intensidade luminosa. Os atributos que conferem a ela facilidade de aclimatação não estão relacionados ao aumento de dissipação de energia como sugerem os dados de dissipação não-fotoquímicos e de carotenóides. Segundo a literatura, a interconversão fotoprotetora da violaxantina em zeaxantina no ciclo da xantofila leva à dissipação não-fotoquímica do excesso de energia, auxiliando no processo de minimização de danos pelo excesso de energia luminosa (Long *et al.*, 1994; Demmig *et al.*, 1987, Demmig-Adams e Adams, 2006). Além do mecanismo acima exposto, outros fatores já foram relatados com a mesma função fotoprotetora para outras espécies, como a síntese e deposição de pigmentos não-fotossintéticos, como as antocianinas na epiderme adaxial das folhas (Liakopoulos *et al.*, 2006), a acentuada capacidade de reflexão da radiação solar pela cutícula epidérmica (Robinson *et al.*, 1993), movimentos paraeliotrópicos das folhas (Bielenberg *et al.*, 2003), entre outros.

No que se refere à razão F_m/F_o , o decréscimo registrado em *X. sericea* do sub-bosque exposto no horário de 11:00 h pode estar relacionado tanto ao processo fotoinibitório quanto ao déficit hídrico da planta neste horário do dia, uma vez que esta razão tem relação direta com o potencial hídrico da planta (Reigosa e Weiss, 2001). Assim, sugere-se que neste horário a planta esteja respondendo com

reduzidos valores de F_m/F_o tanto em função do excesso de energia luminosa quanto em função do estresse hídrico moderado, uma vez que valores de F_m/F_o próximos de 1 corresponderiam a estresse hídrico severo (significando nenhuma produção de F_v) segundo Reigosa e Weiss (2001). Ao longo do curso diário o aumento da transpiração induz momentaneamente a deficiência de água nas plantas, causando uma diminuição no potencial hídrico e conduzindo a perturbações nos processos fisiológicos (Simões-Araújo *et al.*, 2003; Tsukaguchi *et al.*, 2003). Novamente pode-se observar que *S. guianensis* mostra-se mais estável em relação às variáveis ambientais, especificamente aqui, em relação ao seu *status* hídrico, uma vez que não houve variação diária em função do ambiente para a razão F_m/F_o .

A redução nos valores de qNP e NPQ em *X. sericea* do sub-bosque exposto às 11:00 h sugere diminuição na taxa de dissipação de energia não-fotoquímica na antena do FSII. Resultados similares foram reportados por Dias *et al.* (2011) trabalhando com quatro variedades de trigo submetidas ao aumento de temperatura. Estes autores verificaram que duas variedades exibiram redução nos valores de qNP e NPQ em temperaturas mais elevadas, sendo que uma delas teve sua razão F_v/F_m reduzida. Segundo os autores, a queda do qNP indica a redução no gradiente de prótons transtilacoidal, que resulta na diminuição da eficiência do FSII. Assim, podemos sugerir que a redução do NPQ se deveu à alta temperatura (32°C) registrada neste ambiente às 11:00 h. Este fato é corroborado pelo aumento significativo nos valores de NPQ na medida em que a temperatura foi diminuindo ao longo do dia até atingir o valor máximo de NPQ às 17:00 h.

É bem estabelecido que folhas expostas diretamente ao sol respondam ao aumento da irradiância reduzindo os teores de clorofila que compõem no complexo antena do FSII (Dymova e Golovko, 2007; Lichtenthaler e Babani, 2007; Moraes *et al.*, 2007; Sarijeva *et al.*, 2007), o que pode ser considerado como um mecanismo de ajuste entre a absorção e a utilização fotoquímica da luz (Elvira *et al.*, 1998). Assim, os reduzidos valores de clorofila *a* observados para ambas as espécies do sub-bosque exposto sugerem um mecanismo de aclimatação vantajoso, uma vez que haveria menor absorção de fótons, contribuindo, assim, para a atenuação dos efeitos deletérios promovidos pela alta irradiância (Martínez-Ferri *et al.*, 2004). Por outro lado, em folhas de sombra, como é o caso das plantas do sub-bosque da floresta, observa-se maiores teores de clorofila *b*. A maior proporção deste pigmento em ambientes com baixas intensidades de luz está relacionada a um mecanismo de

aclimação a baixa irradiância (Scalon *et al.*, 2002; Dias *et al.*, 2007; Chaves *et al.*, 2008). Através da clorofila *b* as plantas podem capturar a energia luminosa em outros comprimentos de onda (investimento no sistema antena) e transferir esta energia absorvida para a clorofila *a* do centro de reação (P_{680}) do FSII, otimizando o processo fotoquímico da fotossíntese. Assim, geralmente maiores teores de clorofilas totais ($a + b$) e conseqüentemente menores razões clorofila a/b são encontrados em ambientes de reduzida irradiância, como observado no presente estudo.

Menores razões clorofilas totais/carotenóides, como verificado para ambas as espécies no sub-bosque exposto, geralmente indicam maior acúmulo proporcional de carotenóides em ambientes com maior disponibilidade de luz (Sarijeva *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2010). Esse tipo de estratégia fisiológica está diretamente relacionada com a ação fotoprotetora desses pigmentos e ao seu papel relevante na dissipação de energia na forma de calor (qNP e NPQ) (Ma *et al.*, 2003; Demmig-Adams e Adams, 2006) como discutido anteriormente. Além disso, os carotenóides têm um papel importante como antioxidante, impedindo e, ou, reduzindo a ocorrência de processos danosos ao FSII causados pelo excesso de energia luminosa que podem levar à produção de espécies reativas de oxigênio (Müller *et al.*, 2001), responsáveis pela destruição das membranas lipo-protéicas, destruição das moléculas de clorofila e inclusive do DNA.

Os diferentes tipos de respostas e estratégias das plantas do extrato inicial de sucessão ecológica, ao mesmo tipo de problema (remoção do dossel), mostram o quão diverso e heterogêneo são as espécies vegetais do bioma Mata Atlântica. Deste modo, estudos ecofisiológicos *in situ* podem contribuir para um melhor entendimento acerca da ecologia das espécies, bem como sua utilização para a restauração e preservação de remanescentes naturais.

2.5. Conclusões

Siparuna guianensis foi a espécie que apresentou melhor desempenho fotoquímico ao longo do curso diário após seis meses de remoção das plantas de eucalipto que formavam o dossel, uma vez que *X. sericea* sofreu fotoinibição dinâmica durante o horário de maior irradiância e temperatura (11:00 h). Embora as espécies apresentem desempenho fotoquímico diferentes, ambas se aclimataram às novas condições ambientais.

CAPÍTULO 3. Respostas fotossintéticas de duas espécies nativas da Mata Atlântica em sub-bosques regenerantes de plantações de eucalipto removido e abandonado

3.1. Introdução

A Mata Atlântica é um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade (Myers *et al.* 2000). O Estado do Rio de Janeiro possui 19,6% de sua cobertura original de Mata Atlântica (Fundação SOS Mata Atlântica e INPE, 2011), entretanto, grande parte dessa área remanescente está distribuída em fragmentos isolados, localizados em regiões serranas e de encostas, restando pouca cobertura vegetal de matas de baixada.

A contribuição das plantações de árvores para fornecimento de madeira no mundo aumentou drasticamente nas últimas décadas (FAO, 2009). Nos trópicos, muitas espécies de *Eucalyptus* de rápido crescimento são amplamente plantadas, especialmente no Brasil onde as plantações de eucalipto cobrem 4,5 milhões de hectares (ABRAF, 2010). Embora haja expectativa de expansão dessas monoculturas devido ao aumento da demanda de energia e madeira (Fonseca *et al.*, 2009), existem iniciativas para suprimir espécies exóticas das áreas protegidas, como, por exemplo, na Reserva Biológica União (REBIO União), Rio de Janeiro, onde o processo de regeneração natural do sub-bosque está ocorrendo em plantios abandonados de eucalipto (*Corymbia citriodora* (Hook.) K.D.Hill & L.A.S.Johnson). Nestes sub-bosques, *Xylopia sericea* A. St.-Hil. (Annonaceae) e *Siparuna guianensis* Aubl. (Siparunaceae) (ambas do extrato inicial de sucessão ecológica) estão entre as espécies com maior valor de importância (Evaristo *et al.*, 2011), sendo também comuns nas bordas florestais da Rebio União.

Atendendo ao plano de manejo da REBIO União foi iniciada a retirada de árvores de eucalipto, o que tem promovido a abertura de clareiras, expondo o sub-bosque a novas condições microclimáticas.

A elevada incidência de radiação solar e a baixa disponibilidade hídrica no solo destacam-se entre os fatores que limitam o estabelecimento e a produtividade das plantas. O aumento excessivo de incidência de luz acima da capacidade de utilização pela fotossíntese pode promover uma condição de estresse conhecida como fotoinibição (Barber e Anderson, 1992). A fotoinibição pode ser detectada por modificações na assimilação de CO₂ e na emissão da fluorescência da clorofila a,

sendo caracterizada por uma redução no rendimento quântico da fotossíntese, acompanhando as alterações nas atividades do fotossistema II (FSII) (Krause e Weis, 1991).

Plantas expostas a altos níveis de irradiância experimentam diminuição na eficiência quântica do FSII, com consequente mudança no direcionamento da energia fotoquímica por meio da dissipação não-fotoquímica (Castro *et al.*, 1995; Demmig-Adams *et al.*, 1996; Santos Jr. *et al.*, 2006; Gonçalves *et al.*, 2007). Nesta condição, algumas espécies podem apresentar maior assimilação fotossintética (Lichtenthaler e Burkart, 1999) e maior teor de carotenóides, que auxiliam na proteção contra fotoinibição (Demmig-Adams *et al.*, 1989).

Segundo Baker (1993), plantas submetidas a estresse hídrico moderado não exibem decréscimo no rendimento quântico do FSII. No entanto, em condições severas de estresse, geralmente ocorre efeito inibitório caracterizado por queda significativa no rendimento quântico. O efeito do déficit hídrico combinado com altos índices de irradiância pode ocasionar uma significativa redução na assimilação fotossintética e transpiração em função do fechamento estomático (Prado *et al.*, 2004).

Dentro deste contexto, foi avaliada a variação sazonal na fotossíntese de *X. sericea* e *S. guianensis* em três ambientes com distintas condições ambientais (sub-bosque em floresta secundária, sub-bosque em plantio de eucalipto e sub-bosque exposto) na REBIO União, para responder as seguintes questões: (1) A abertura do dossel após um ano causa fotoinibição das plantas? (2) As espécies apresentam respostas fotossintéticas diferenciadas em função dos ambientes? (3) Existe variação sazonal na capacidade fotossintética das espécies nesses três ambientes? Tais informações poderão auxiliar no plano de manejo em monoculturas abandonadas de espécies arbóreas, bem como avaliar o potencial de utilização destas espécies na restauração ecológica de áreas degradadas em ambientes tropicais.

3.2. Material e Métodos

3.2.1. Área de Estudo, Material Vegetal e Período Amostral: A caracterização da área de estudo, dos sítios, e do material vegetal foram feitas no item 2.2.1. Entretanto, para este estudo as medidas foram realizadas um ano após a remoção dos eucaliptos do sub-bosque exposto.

No sub-bosque da floresta secundária e no sub-bosque exposto foram analisados 6 indivíduos de cada espécie, enquanto no sub-bosque de eucalipto 9 indivíduos foram analisados. Foram realizadas duas coletas de dados no período chuvoso (novembro de 2009 e fevereiro de 2010) e duas coletas no período seco (julho e setembro de 2010). Assim, um total de 12 medidas no sub-bosque da floresta secundária e no sub-bosque exposto e 18 medidas no sub-bosque do plantio de eucalipto foram feitas em ambos os períodos para as análises fotossintéticas como descrito a seguir. Os dados de precipitação e temperaturas mínimas e máximas durante todo o período experimental são apresentados na Figura 3.1.

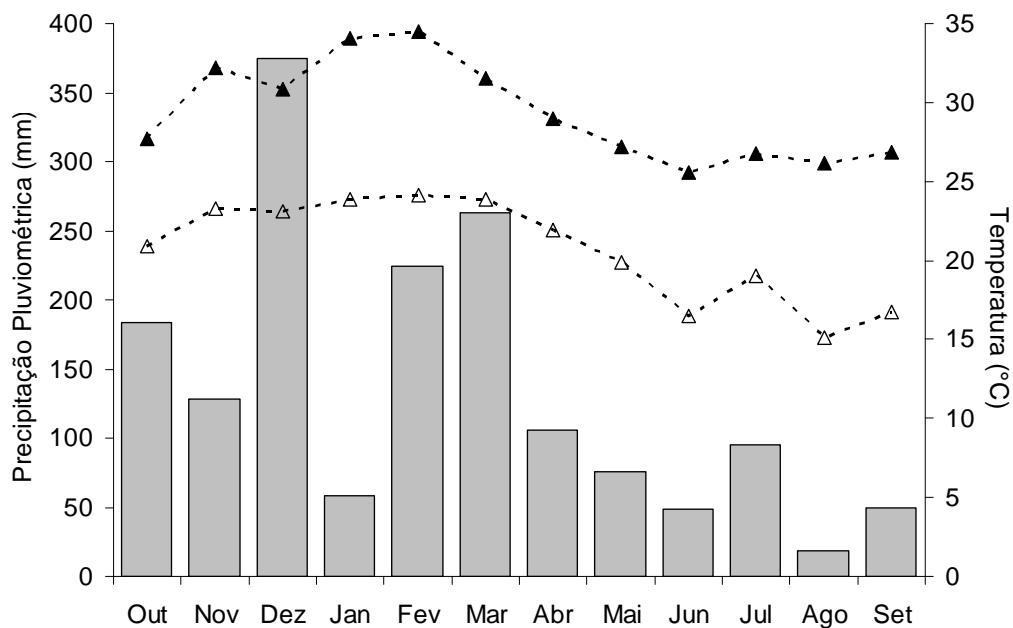


Figura 3.1. Precipitação pluviométrica (mm) e temperatura do ar (°C) registradas entre os meses de Outubro de 2009 e Setembro de 2010 pela estação climatológica da Reserva Biológica União, RJ/ Brasil. Δ temperatura mínima, \blacktriangle temperatura máxima.

3.2.2. Avaliações ecofisiológicas

3.2.2.1. Trocas gasosas: Taxa de assimilação fotossintética de CO_2 (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foram determinadas utilizando-se um analisador de gás carbônico no infravermelho portátil de circuito fechado, modelo CIRAS-2 (PPSystem, UK). As medidas foram feitas entre 8:00 e 10:30 h (período correspondente a máxima condutância estomática), com auxílio de uma câmara fotossintética com área de exposição foliar de $1,7 \text{ cm}^2$. A intensidade de luz saturante para ambas as espécies foi determinada pela curva de resposta

fotossintética pela luz e foi de $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *X. sericea* e $1.100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *S. guianensis*. As condições de trabalho da câmara fotossintética foram: $380 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, $28 \pm 3 \text{ }^\circ\text{C}$ e 50% de umidade. A eficiência intrínseca no uso da água (*EIUA*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) foi calculada pela razão A/g_s . Cada medida foi feita em duas folhas maduras e completamente expandidas por planta e foram repetidas em cada planta dos sítios estudados.

3.2.2.2. Fluorescência da clorofila a: As medidas foram feitas entre 11:00 e 12:00 h utilizando-se um fluorímetro modulado portátil (FMS2, Hansatech, UK). Além dos parâmetros já descritos no item 2.2.2.1, este estudo incluiu a análise do rendimento quântico efetivo do FSII [$\Delta F/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m'$] que também foi utilizado para estimar a taxa aparente de transporte de elétrons de acordo com Bilger *et al.* (1995) ($ETR = 0,84 \times 0,5 \times (\Delta F/F_m') \times DFFF$). Onde *DFFF* é a incidência do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, 0,84 representa uma média de absorção de luz das folhas de 84%; e o fator 0,5 para a distribuição igual de fótons absorvidos pelo FSII e FSI. As medidas foram realizadas nas mesmas folhas utilizadas para obtenção das trocas gasosas.

3.2.2.3. Teor de pigmentos fotossintéticos: Os teores foram determinados conforme a metodologia descrita no item 2.2.2.2.

3.2.3. Análise estatística: Uma análise descritiva dos dados e a normalidade e homogeneidade das variâncias foi testada. Os dados de trocas gasosas, fluorescência da clorofila a e teor de pigmentos fotossintéticos foram analisados através de uma MANOVA. Em seguida as médias foram comparadas pelo teste de Tukey. O coeficiente de correlação de Pearson (*r*) foi calculado entre a taxa fotossintética de CO_2 (*A*) e a condutância estomática (g_s) (Zar, 1996).

3.3. Resultados

3.3.1. Trocas Gasosas

As variáveis de trocas gasosas são apresentadas na Figura 3.2. Para *X. sericea* em ambos os períodos os valores de *A* foram menores no sub-bosque da floresta secundária em relação ao sub-bosque do plantio de eucalipto, enquanto os valores do sub-bosque exposto não diferiram entre os demais ambientes (Fig. 3.2A). Comparando-se os diferentes ambientes verifica-se que padrão parecido com o observado para *A* foi verificado para *EIUA* apenas no período seco (Fig. 3.2E). No período chuvoso, as plantas de *X. sericea* do sub-bosque do plantio de eucalipto apresentaram maiores médias de C_i , *E* e g_s (Fig. 3.2B, C e D), enquanto *EIUA* foi

maior nesse ambiente no período seco (Fig. 3.2E). As variáveis de trocas gasosas dos demais ambientes não mostraram diferenças em função da sazonalidade ($p > 0,05$).

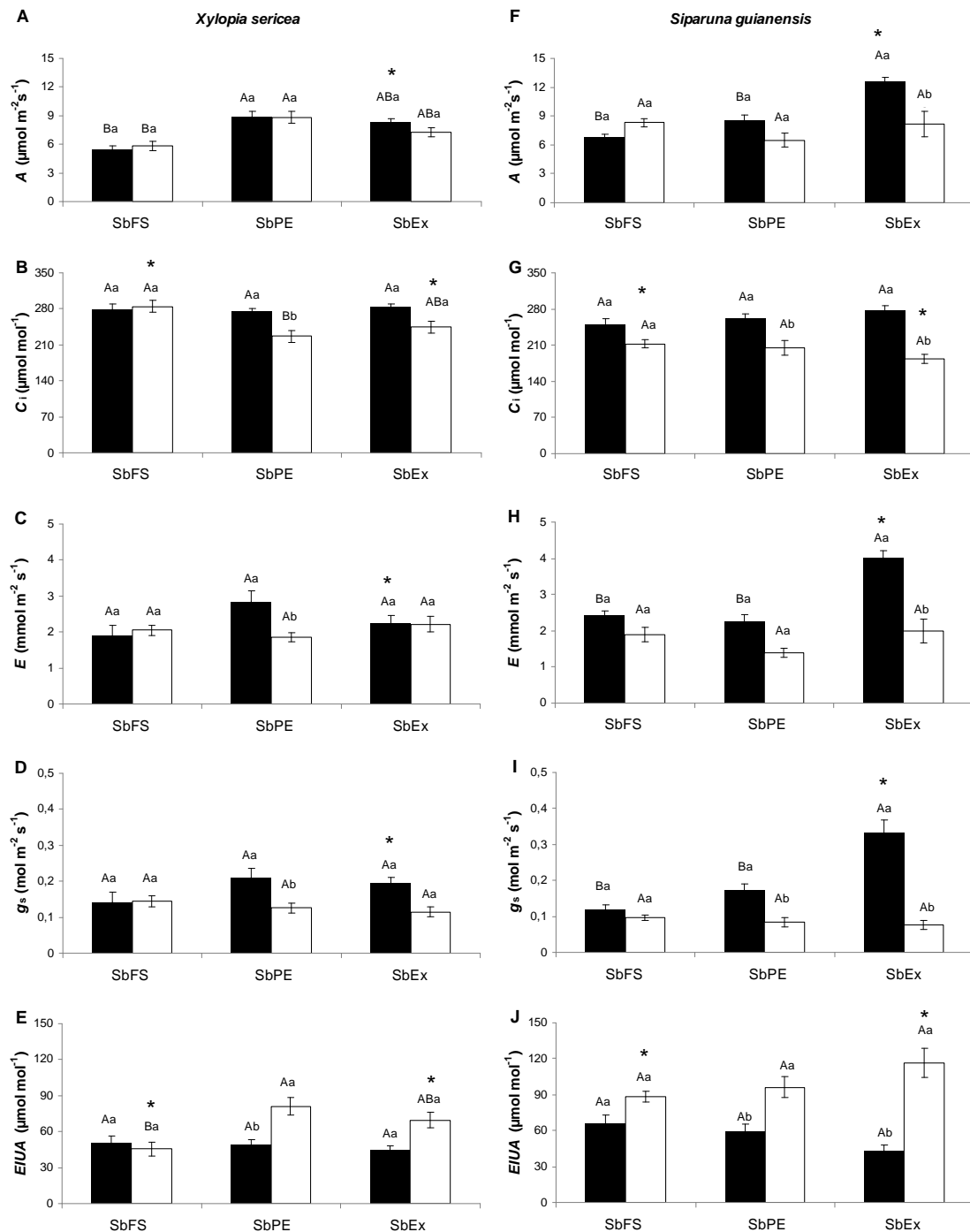


Figura 3.2. Trocas gasosas de *Xylopia sericea* (coluna esquerda) e *Siparuna guianensis* (coluna direita) durante o período chuvoso (■) e seco (□) na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (A e F) Assimilação fotossintética de CO_2 (A), (B e G) concentração interna de CO_2 (C_i), (C e H) transpiração (E), (D e I) condutância estomática (g_s) e (E e J) eficiência intrínseca no uso da água (EUA). Sub-bosque em floresta secundária (SbFS); sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); sub-bosque exposto (SbEx), na REBIO União. Letras maiúsculas comparam os três ambientes na mesma estação. Letras minúsculas comparam os dois períodos no mesmo ambiente. Asterisco (*) indica diferença entre as

espécies dentro de um mesmo ambiente e período. Letras distintas indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$). Os dados representam média \pm erro padrão.

Para *S. guianensis* as variáveis A , E e g_s foram maiores nas plantas do sub-bosque exposto em relação aos demais ambientes durante o período chuvoso (Fig. 3.2F, H e I). No sub-bosque exposto as variações sazonais foram melhor visualizadas, com as plantas apresentando menores valores de A , C_i , E e g_s no período seco (Fig. 3.2F, G, H e I). No ambiente com condições intermediárias (sub-bosque do plantio de eucalipto) apenas C_i e g_s mostraram menores valores no período seco (Fig. 3.2G e I). As plantas do sub-bosque do plantio de eucalipto e do sub-bosque exposto mostraram maiores valores de $EIUA$ no período seco (Figura 3.2J).

Na comparação entre as espécies observa-se que *S. guianensis* apresentou maiores médias de A (Fig. 3.2A e F), E (Fig. 3.2C e H) e g_s (Fig. 3.2D e I) em relação à *X. sericea* no sub-bosque exposto durante o período chuvoso. A variável $EIUA$ foi mais alta em *S. guianensis* no sub-bosque da floresta e no sub-bosque exposto durante o período seco (Fig. 3.2E e J). *X. sericea* exibiu maior valor de C_i em relação à *S. guianensis* no período seco, tanto no sub-bosque da floresta secundária quanto no sub-bosque exposto (Fig. 3.2B e G).

A correlação entre A e g_s (Tabela 3.1) foi testada para determinar o quanto a assimilação de carbono é dependente da abertura estomática. Houve correlação positiva significativa entre os parâmetros A e g_s no período seco para *S. guianensis* nos três ambientes e para *X. sericea* no sub-bosque do plantio de eucalipto e no sub-bosque exposto (Tabela 3.1). No período chuvoso apenas *X. sericea* apresentou esta correlação significativa no sub-bosque da floresta e no sub-bosque do plantio de eucalipto (Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Correlação entre a assimilação fotossintética de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s) de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* na Reserva Biológica União. Sub-bosque em floresta secundária (SbFS); sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); sub-bosque exposto (SbEx); (*) Correlação significativa.

	SbFS		SbPE		SbEx	
	r	p	r	p	r	p
<i>Xylopia sericea</i>						
Chuvoso	0,90	0,0001*	0,83	0,0001*	0,51	0,0906
Seco	-0,01	0,9753	0,67	0,0022*	0,61	0,0334*
<i>Siparuna guianensis</i>						
Chuvoso	0,34	0,2836	0,43	0,0759	0,13	0,6942
Seco	0,60	0,0396*	0,79	0,0001*	0,97	0,0001*

3.3.2. Fluorescência da Clorofila *a*

As variáveis de fluorescência da clorofila *a* são apresentadas na Tabela 3.2. Para *X. sericea* do sub-bosque exposto foram registrados os menores valores de $\Delta F/F_m'$ no período seco e menores valores de F_v/F_m e F_m/F_o em ambos os períodos em relação aos demais ambientes. Durante o período seco, qP apresentou menor média nas plantas do sub-bosque da floresta secundária. O NPQ indicou que, em *X. sericea*, houve maior dissipação nas plantas do sub-bosque da floresta secundária e do sub-bosque exposto em comparação ao sub-bosque do plantio de eucalipto durante o período chuvoso. Já no período seco este parâmetro foi maior nas plantas do sub-bosque exposto.

No que se refere à variação sazonal, *X. sericea* exibiu diferenças significativas nos valores de F_v/F_m e F_m/F_o apenas nas plantas do sub-bosque exposto, sendo os valores destas variáveis menores no período seco. Nas plantas do sub-bosque do plantio de eucalipto foi registrado maior média de qP no período seco em relação ao período chuvoso, enquanto o rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) e a *ETR* foram maiores nas plantas do sub-bosque exposto no período chuvoso em relação ao período seco (Tabela 3.2).

S. guianensis exibiu menor média de F_m/F_o nas plantas do sub-bosque exposto em relação às plantas dos demais ambientes, enquanto F_v/F_m , $\Delta F/F_m'$ e *ETR* responderam desta forma apenas no período seco (Tabela 3.2). No período chuvoso $\Delta F/F_m'$ e *ETR* exibiram valores intermediários no sub-bosque do plantio de eucalipto, sendo maior nas plantas do sub-bosque exposto em relação às plantas do sub-bosque da floresta secundária. *S. guianensis* do sub-bosque exposto mostrou maior dissipação fotoquímica (qP) durante o período chuvoso. Houve maior dissipação não-fotoquímica (NPQ) nas plantas do sub-bosque exposto em relação às do sub-bosque da floresta secundária, com valores intermediários nas plantas do sub-bosque do plantio de eucalipto no período seco (Tabela 3.2).

Quando se comparam os valores de *S. guianensis* entre período chuvoso e seco verificam-se diferenças significativas para F_v/F_m , F_m/F_o , $\Delta F/F_m'$, *ETR* e qP apenas nas plantas do sub-bosque exposto, sendo as maiores médias registradas no período chuvoso. O NPQ foi maior no período seco nas plantas do sub-bosque do plantio de eucalipto e do sub-bosque exposto (Tabela 3.2).

Nas plantas do sub-bosque exposto, os valores de F_v/F_m foram inferiores a 0,80 em ambas as espécies e períodos do ano. Comparando as espécies observa-se que

não houve diferença significativa entre *X. sericea* e *S. guianensis* para nenhuma das variáveis de fluorescência da clorofila *a* (Tabela 3.2).

Tabela 3.2. Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. F_v/F_m , rendimento quântico máximo do FSII; F_m/F_o , taxa de rendimento da fluorescência máxima pela mínima; $\Delta F/F_m'$, rendimento quântico efetivo do FSII; *ETR*, taxa aparente de transporte de elétrons; qP, coeficiente de dissipação fotoquímico e NPQ, coeficiente de dissipação não-fotoquímico. Sub-bosque em floresta secundária (SbFS); sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); sub-bosque exposto (SbEx). Letras maiúsculas comparam os três ambientes no mesmo período para cada espécie. Letras minúsculas comparam os dois períodos no mesmo ambiente. Letras distintas indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$). Os dados representam média \pm erro padrão. Esp.: espécie; Amb.: ambiente.

Esp.	Amb.	Parâmetros de fluorescência da clorofila <i>a</i>						
		F_v/F_m	F_m/F_o	$\Delta F/F_m'$	<i>ETR</i>	qP	NPQ	
<i>Xylopia sericea</i>	SbFS							
	Chuvoso	0,813 \pm 0,004 Aa	5,4 \pm 0,1 Aa	0,64 \pm 0,01 Aa	80,5 \pm 1,8 Aa	0,86 \pm 0,01 Aa	0,30 \pm 0,04 Aa	
	Seco	0,815 \pm 0,005 Aa	5,5 \pm 0,1 Aa	0,63 \pm 0,02 Aa	79,7 \pm 1,9 Aa	0,85 \pm 0,01 Ba	0,38 \pm 0,06 Ba	
	SbPE							
	Chuvoso	0,811 \pm 0,004 Aa	5,3 \pm 0,1 Aa	0,65 \pm 0,01 Aa	82,0 \pm 1,2 Aa	0,86 \pm 0,01 Ab	0,16 \pm 0,01 Ba	
	Seco	0,808 \pm 0,007 Aa	5,3 \pm 0,2 Aa	0,67 \pm 0,01 Aa	84,5 \pm 1,2 Aa	0,90 \pm 0,01 Aa	0,27 \pm 0,03 Ba	
	SbEx							
	Chuvoso	0,759 \pm 0,007 Ba	4,2 \pm 0,1 Ba	0,63 \pm 0,01 Aa	79,3 \pm 1,2 Aa	0,90 \pm 0,01 Aa	0,35 \pm 0,05 Ab	
	Seco	0,614 \pm 0,023 Bb	2,8 \pm 0,1 Bb	0,53 \pm 0,02 Bb	66,7 \pm 2,7 Bb	0,90 \pm 0,01 Aa	0,59 \pm 0,03 Aa	
	<i>Siparuna guianensis</i>	SbFS						
Chuvoso		0,828 \pm 0,002 Aa	5,8 \pm 0,1 Aa	0,60 \pm 0,01 Ba	76,2 \pm 1,4 Ba	0,81 \pm 0,02 Ca	0,44 \pm 0,05 Aa	
Seco		0,828 \pm 0,002 Aa	5,8 \pm 0,1 Aa	0,63 \pm 0,01 Aa	80,0 \pm 1,1 Aa	0,85 \pm 0,01 Aa	0,47 \pm 0,05 Ba	
SbPE								
Chuvoso		0,824 \pm 0,002 Aa	5,7 \pm 0,1 Aa	0,67 \pm 0,01 ABa	83,8 \pm 0,8 ABa	0,89 \pm 0,01 Ba	0,34 \pm 0,02 Ab	
Seco		0,820 \pm 0,004 Aa	5,6 \pm 0,1 Aa	0,63 \pm 0,01 Aa	79,2 \pm 1,1 Aa	0,87 \pm 0,01 Aa	0,51 \pm 0,04 ABa	
SbEx								
Chuvoso		0,784 \pm 0,074 Aa	4,6 \pm 0,1 Ba	0,68 \pm 0,01 Aa	85,6 \pm 1,0 Aa	0,94 \pm 0,01 Aa	0,35 \pm 0,03 Ab	
Seco	0,665 \pm 0,068 Bb	3,3 \pm 0,2 Bb	0,51 \pm 0,03 Bb	63,7 \pm 4,1 Bb	0,87 \pm 0,01 Ab	0,58 \pm 0,05 Aa		

3.3.3. Teor de pigmentos fotossintéticos

As plantas de ambas as espécies apresentaram menores teores de pigmentos e menor razão clorofilas totais/caroteóides nas plantas do sub-bosque exposto nos dois períodos do ano (Tabela 3.3). Menores valores de clorofila *a* e clorofilas totais foram observados no período chuvoso em comparação ao período seco nas plantas do sub-bosque em plantio do plantio de eucalipto. Em *S. guianensis* do sub-bosque exposto os teores de carotenóides foram maiores no período seco em relação ao período chuvoso. Comparando as espécies, verifica-se que nas plantas deste ambiente durante o período seco, os teores de pigmentos foram superiores em *S. guianensis* (Tabela 3.3).

Tabela 3.3. Teor de pigmentos fotossintéticos ($\eta\text{mol cm}^{-2}$) em folhas de *Xylopiá sericea* e *Siparuna guianensis* na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. Clo, clorofila; C_{x+c} , carotenóides. Sub-bosque em floresta secundária (SbFS); sub-bosque em plantio de eucalipto (SbPE); sub-bosque exposto (SbEx). Letras maiúsculas comparam os três ambientes no mesmo período para cada espécie. Letras minúsculas comparam os dois períodos no mesmo ambiente. Asterisco (*) indica diferença entre as espécies dentro de um mesmo ambiente e período. Letras distintas indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$). Os dados representam média \pm erro padrão. Esp.: espécies; Amb.: ambiente.

Esp.	Amb.	Pigmento						
		Clo a	Clo b	C_{x+c}	Clo _{a+b}	Clo a/b	Clo _{a+b} / C_{x+c}	
<i>Xylopiá sericea</i>	SbFS							
	Chuvoso	30,9 \pm 1,4 Aa	10,9 \pm 0,6 Aa	5,7 \pm 0,3 Aa	41,8 \pm 2,0 Aa	2,9 \pm 0,1 Aa	7,4 \pm 0,2 Aa *	
	Seco	31,5 \pm 2,0 Aa	10,1 \pm 0,7 Aa	5,9 \pm 0,4 ABa	41,6 \pm 2,7 Aa	3,1 \pm 0,1 ABa	7,1 \pm 0,1 Aa	
	SbPE							
	Chuvoso	28,6 \pm 0,5 Ab	10,9 \pm 0,5 Aa	5,5 \pm 0,1 Ab	39,5 \pm 0,9 Ab	2,7 \pm 0,1 Ab *	7,3 \pm 0,2 Aa	
	Seco	36,5 \pm 1,5 Aa	10,6 \pm 0,7 Aa	7,3 \pm 0,3 Aa	47,1 \pm 2,2 Aa	3,5 \pm 0,1 Aa	6,5 \pm 0,1 Ab	
	SbEx							
	Chuvoso	20,4 \pm 1,2 Ba	7,2 \pm 0,2 Ba	6,1 \pm 0,6 Aa	27,6 \pm 1,4 Ba	2,8 \pm 0,1 Aa	4,8 \pm 0,3 Ba	
	Seco	16,7 \pm 0,8 Ba *	5,5 \pm 0,3 Ba *	5,1 \pm 0,2 Ba *	22,2 \pm 1,0 Ba *	3,0 \pm 0,1 Ba	4,4 \pm 0,3 Ba	
	<i>Siparuna guianensis</i>	SbFS						
Chuvoso		30,8 \pm 0,6 Aa	10,6 \pm 0,2 Aa	5,0 \pm 0,2 Aa	41,4 \pm 0,8 ABa	2,9 \pm 0,0 Aa	8,4 \pm 0,2 Aa *	
Seco		35,8 \pm 1,0 Aa	11,9 \pm 0,6 Aa	6,2 \pm 0,2 Ba	47,7 \pm 1,5 Aa	3,1 \pm 0,1 Aa	7,7 \pm 0,2 Aa	
SbPE								
Chuvoso		32,8 \pm 1,0 Ab	10,7 \pm 0,4 Aa	5,9 \pm 0,2 Ab	43,5 \pm 1,3 Ab	3,1 \pm 0,1 Aa *	7,3 \pm 0,1 Ba	
Seco		39,4 \pm 1,7 Aa	12,1 \pm 0,7 Aa	7,8 \pm 0,4 ABa	51,6 \pm 2,3 Aa	3,3 \pm 0,1 Aa	6,7 \pm 0,1 Ba	
SbEx								
Chuvoso		24,3 \pm 0,9 Ba	9,0 \pm 0,4 Aa	6,1 \pm 0,2 Ab	33,3 \pm 1,2 Ba	2,7 \pm 0,1 Aa	5,4 \pm 0,1 Ca	
Seco	24,4 \pm 1,5 Ba *	8,4 \pm 0,5 Ba *	8,4 \pm 0,6 Aa *	32,9 \pm 2,0 Ba *	2,9 \pm 0,1 Aa	4,0 \pm 0,2 Cb		

3.4. Discussão

Os valores das variáveis de trocas gasosas registrados no presente estudo para *X. sericea* e *S. guianensis* encontram-se dentro da faixa observada para outras espécies arbóreas tropicais (Baker *et al.*, 1997; Eschenbach *et al.*, 1998; Marengo *et al.*, 2001; Costa e Marengo, 2007; Gonçalves *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2010). As espécies *X. sericea* e *S. guianensis* exibiram altos valores de correlação entre A e g_s no período seco, sugerindo que seus estômatos respondem significativamente às variações na luminosidade e disponibilidade hídrica. Entretanto, no período chuvoso apenas *X. sericea* apresentou correlações positivas entre A e g_s .

Em relação à variação ambiental ambientes, E apresentou um padrão similar às respostas observadas para g_s . Entretanto, *X. sericea* não respondeu da mesma forma que *S. guianensis*, demonstrando que as respostas às variações de luminosidade diferem entre as espécies. De acordo com Marengo e Lopes (2007) isto é justificado pelo fato de que o controle do movimento estomático e da transpiração resulta da interação de diversos fatores exógenos, tais como luz,

concentração de CO₂, temperatura e tensão da água, bem como endógenos, tais como nutrição e presença de hormônios na planta.

Em *S. guianensis* do sub-bosque do plantio de eucalipto e sub-bosque exposto o fechamento estomático representou a principal causa da redução na taxa fotossintética e na transpiração sob condições de déficit hídrico. Essa redução resultou na diminuição na disponibilidade de CO₂ nas câmaras subestomáticas. Resultados semelhantes foram reportados para plantas jovens de *Carapa guianensis* submetidas a condições irrigadas e não irrigadas (Gonçalves *et al.*, 2009). A redução da transpiração e condutância estomática em *S. guianensis* resultou em maior eficiência intrínseca no uso da água (*EIUA*) durante o período seco. Estes resultados sugerem que para *S. guianensis* a menor disponibilidade de água foi um fator de estresse importante nas plantas submetidas à maior irradiância (sub-bosque exposto) no período seco. Entretanto, quando a água não foi um fator limitante, um melhor desempenho fotossintético foi observado nesta espécie em condições de maior luminosidade. Resultados semelhantes foram reportados por Silva *et al.* (2010) estudando a espécie pioneira *Byrsonima sericea*, durante o período seco e chuvoso, na REBIO União.

O declínio na assimilação fotossintética em *S. guianensis* no período seco comparado ao período chuvoso no sub-bosque exposto foi acompanhado por um decréscimo de F_v/F_m , F_m/F_o , $\Delta F/F_m'$, *ETR* e razão clorofilas totais/carotenóides, além de aumento do NPQ e teor de carotenóides. Estes resultados foram observados paralelamente à menor assimilação de carbono devido ao decréscimo na condutância estomática. Estas respostas podem ser vistas como um importante mecanismo protetor sob condições de estresse hídrico em *S. guianensis*. Resultados similares foram observados por Faria *et al.* (1996; 1998) que estudaram as espécies *Quercus ilex* e *Quercus súber*, e destacaram o alto grau de coordenação entre comportamento estomático, capacidade fotossintética e mecanismos de fotoproteção. *X. sericea* exibiu resposta similar à *S. guianensis* com relação aos parâmetros F_v/F_m , $\Delta F/F_m'$ e NPQ no sub-bosque exposto.

A queda observada nos valores de F_v/F_m em *X. sericea* e *S. guianensis* nas plantas do sub-bosque exposto são indicativos de fotoinibição (Krause e Weis, 1991; Pandey *et al.*, 2005). Reduções na razão F_v/F_m são reportadas como fotoinibição para espécies arbóreas tropicais sujeitas a elevadas irradiâncias (Dias e Marengo, 2007) e plantas expostas a condições de estresse (Paiva *et al.*, 2009; Gonçalves *et*

al., 2010). Um dos alvos do processo fotoinibitório é o heterodímero D1/D2, principal complexo protéico estrutural do FSII. A habilidade da planta em regenerar tal dano, será determinante na sua capacidade em suportar esse fator de estresse (Krause e Weis, 1991; Barber e Anderson, 1992; Maxwell e Johnson, 2000; Dias e Marengo, 2006).

De acordo com Osmond (1994) quando as plantas estão expostas a altos níveis de luz que danificam o aparelho fotossintético, o resultado pode ser a fotoinibição crônica que afeta tanto a eficiência quântica, quanto a taxa fotossintética máxima. A fotoinibição crônica é o processo no qual o fluxo de elétrons através do centro de reação do FSII é reduzido devido à inativação irreversível da proteína D1-D2 e/ou desmontagem do centro de reação do FSII. Em folhas fortemente fotoinibidas as xantofilas do ciclo dos carotenóides são retidas como violaxantina e então baixos níveis de dissipação de energia térmica reduzem a taxa fotossintética máxima (Alves *et al.*, 2002). Por outro lado, o termo fotoinibição dinâmica (Osmond, 1994) foi adotado para descrever as reduções transitórias e rapidamente reversíveis do rendimento quântico máximo do FSII. A fotoinibição dinâmica é um processo de dissipação de energia fotoprotetor que envolve a ativação do ciclo das xantofilas na dissipação do excesso de luz absorvida como calor, sem alterar as taxas de transporte de elétrons e mantendo a taxa fotossintética máxima (Adams III *et al.*, 2006). Fotoinibição dinâmica é tipicamente atribuída a depressões do meio-dia na produção fotossintética que ocorre entre meio-dia e as horas iniciais da tarde. Este processo envolve a regulação do rendimento quântico fotossintético de uma maneira muito previsível ao longo do dia pela dissipação térmica do excesso de energia a partir do ciclo da xantofila que representa a dissipação não-fotoquímica (NPQ) (Demmig Adams e Adams III, 1992; Adams III *et al.*, 2006). Assim, os resultados do presente estudo sugerem que ambas as espécies sofreram fotoinibição dinâmica no sub-bosque exposto uma vez que uma redução da taxa de fotossíntese líquida (A) não foi observada apesar da queda na F_v/F_m .

A razão F_v/F_m reflete a eficiência quântica máxima do FSII e é usada como sensível indicador do desempenho fotossintético da planta. Segundo Bjorkman e Demmig (1987), quando uma planta está em condições não estressantes, a razão F_v/F_m deve variar entre 0,80 e 0,83. Assim, assumimos que ambas as espécies do sub-bosque exposto estão submetidas à condição de estresse em ambos os períodos, sendo o estresse mais acentuado durante o período seco. Entretanto, foi

verificado que os valores de qP não mostraram redução significativa nas plantas analisadas no sub-bosque exposto. Dado que qP reflete a proporção de centros de reação do FSII abertos, os elevados valores de qP podem resultar tanto das elevadas taxas de transferência de elétrons em torno FSII quanto a partir da ocorrência de aumento na dissipação não-fotoquímica (Chaloub *et al.*, 2010) e assim manter a saúde boa fotossistema. Isto sugere que, a despeito do estresse, estas plantas conseguem dissipar a energia absorvida pela via fotoquímica eficientemente e assim manter um bom funcionamento do aparelho fotossintético (Lage-Pinto *et al.*, 2008).

O mesmo padrão de resposta verificado para a razão F_v/F_m foi observado para a razão F_m/F_o nas plantas estudadas. Segundo Reigosa e Weiss (2001), essa razão tem relação direta com o potencial hídrico da planta. Sob condições de estresse hídrico severo essa razão pode ser reduzida até a 1 (com nenhuma produção de F_v). Assim, sugerimos que ambas as espécies apresentaram estresse hídrico no sub-bosque exposto no período seco, um padrão que foi confirmado em outros ambientes estudados. Estes dados são corroborados pela redução significativa no rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) no sub-bosque exposto durante o período seco, o que também indica que as plantas responderam aos efeitos do estresse hídrico (Baker, 1993). A relação entre o déficit hídrico e o aumento da fotoinibição foi relatado por vários autores (Alves *et al.*, 2002, Pastenes *et al.*, 2005, Zhou *et al.*, 2007).

As plantas são suscetíveis à fotoinibição particularmente quando alta irradiância ocorre em conjunto com outras condições ambientais de estresse, tais como baixa disponibilidade de água. Isto ocorre, por exemplo, quando as árvores de eucalipto de plantações monodominantes são removidas (sub-bosque exposto), ou onde existe pouca vegetação de dossel (sub-bosque em plantio de eucalipto) para prevenir a penetração de luz. Nesses casos, onde a penetração de luz é grande há uma rápida evaporação da água do solo (Cornic, 1994).

No entanto, as plantas têm mecanismos diferentes para evitar ou tolerar a fotoinibição. De acordo com Alves *et al.* (2002), fotoproteção pode ser alcançada pela síntese de pigmentos acessórios, como carotenóides, que atuam como um sistema de proteção, uma vez que evita a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). Os carotenóides também ajudam na dissipação da energia absorvida em excesso na forma de calor. Os autores também mencionam a importância das vias

metabólicas, tais como enzimas antioxidantes e uma resposta rápida à radiação excessiva. Esta resposta é caracterizada por um aumento na dissipação térmica na antena e/ou centro de reação do FSII associada com a geração de um potencial transtilacoidal (ΔpH).

Os resultados do parametro NPQ sugerem que durante o periodo seco houve um aumento na dissipação de calor nas plantas de *X. sericea* do sub-bosque exposto. Santos *et al.* (2009) estudando *Phaseolus vulgaris* (L.) também registraram maiores valores de NPQ sob condições de maior luminosidade e estresse hídrico. Nas folhas, a dissipação de energia disponível através de outros processos além daqueles relacionados ao metabolismo fotossintético do carbono é um importante mecanismo de defesa sob condições de estresse hídrico ou condições naturais (Chaves *et al.*, 2002). O NPQ está entre os principais mecanismos usados para prevenir ou amenizar os danos causados pelo excesso de energia luminosa que atinge o aparelho fotossintético (Maxwell e Johnson, 2000).

Os menores teores de clorofila *a*, *b* e clorofilas totais no sub-bosque exposto são corroborados pelos dados de Morais *et al.* (2007) que também observaram menores teores destes pigmentos em espécies arbóreas tropicais (*Bertholletia excelsa*, *Carapa guianensis* e *Dipteryx odorata*) expostas à maior intensidade luminosa. A clorofila é constantemente sintetizada e destruída na presença de luz (fotooxidação), mas sob alta intensidade luminosa ocorre maior taxa de decomposição, sendo o equilíbrio estabelecido em uma concentração mais baixa (Kramer e Kozlowski, 1979). Assim, plantas expostas a altas intensidades luminosas exibem menores teores de clorofila do que plantas submetidas à luz moderada (Boardman, 1977).

Maior teor de carotenóides foi observado no período seco em relação ao período chuvoso no sub-bosque do plantio de eucalipto para *S. guianensis*. Silva *et al.* (2010) encontraram resultados semelhantes para *Byrsonima sericea* DC. na REBIO União, sugerindo que o aumento no conteúdo deste pigmento no período seco possa ter ocorrido devido ao menor conteúdo relativo de água nas folhas, causado pelo decréscimo na disponibilidade hídrica neste período.

A razão clorofilas totais/carotenóides foi mais baixa no sub-bosque exposto para ambas as espécies. Estes resultados são corroborados por Sarijeva *et al.* (2007), estudando *Ginkgo biloba* L. e *Fagus sylvatica* L. e por Silva *et al.* (2010) estudando *Byrsonima sericea* DC em ambientes contrastantes de luz. Maior

acúmulo de carotenóides é uma estratégia fisiológica para a proteção da planta contra a fotoinibição. Estes pigmentos dissipam eficientemente o excesso de radiação solar de forma não destrutiva, evitando danos ao FSII (Demmig-Adams et al., 1989), corroborando os dados de dissipação não-fotoquímica (NPQ) discutidos anteriormente. Basicamente, o NPQ está relacionado à dissipação do excesso de energia luminosa na forma de calor em nível de FSII (Ruban e Horton, 1995).

Ainda que *S. guianensis* no sub-bosque exposto não tenha exibido diferença significativa nos conteúdos de clorofila *a* e *b* entre os períodos chuvoso e seco, os teores de carotenóides foram maiores no período seco, enquanto que a razão clorofilas totais/carotenóides foi reduzida. Este resultado sugere que além da intensidade de luz, a disponibilidade hídrica também seja um fator importante que influencia no conteúdo de carotenóides em *S. guianensis*. A espécie *X. sericea* apresentou variação sazonal nos teores de pigmentos, com respostas similares àqueles verificados em *S. guianensis* apenas no sub-bosque do plantio de eucalipto.

3.5. Conclusão

Embora ambas as espécies sejam do extrato inicial de sucessão ecológica elas sofreram fotoinibição no sub-bosque exposto em ambos os períodos, porém, mais marcadamente no período seco. No entanto, as espécies exibiram fotoinibição dinâmica, sugerindo que foram capazes de se aclimatar as novas condições ambientais após um ano de remoção dos eucaliptos.

Baseado nos resultados, dentro do contexto de ações de manejo e restauração de ambientes tropicais é possível sugerir que: (1) *X. sericea* e *S. guianensis* são indicadas para plantio em áreas degradadas devido suas condições de resistência à seca e à alta intensidade luminosa; e (2) considerando que as espécies apresentaram fotoinibição mais acentuada durante o período seco, recomenda-se que o corte de eucaliptos para atender a planos de manejo seja realizado de maneira gradual durante o período chuvoso para que o estresse das espécies possa ser amenizado.

CAPÍTULO 4. Fotossíntese em *Xylopia sericea* A. St.-Hil e *Siparuna guianensis* Aubl. em plantio abandonado de eucalipto: efeito da remoção da serapilheira

4.1. INTRODUÇÃO

No Brasil, a área de cobertura da Mata Atlântica, que abrangia mais de 1 milhão de quilômetros quadrados, foi reduzida a 12% de sua cobertura original (Ribeiro *et al.*, 2009). Dado o estado atual de degradação deste bioma surge a necessidade de conservar e utilizar sustentavelmente os seus remanescentes, expandir plantações florestais nativas, conectar fragmentos e restaurar áreas abandonadas e degradadas. Objetivando minimizar a pressão sobre as florestas naturais e recuperar áreas degradadas, além de atender à crescente demanda por madeira e energia, vários países começaram a efetuar plantios com espécies arbóreas exóticas de crescimento inicial rápido (Feyera *et al.*, 2002; Fonseca *et al.*, 2009).

Neste sentido, estudos têm demonstrado que plantios de eucalipto podem ser utilizados na restauração de matas nativas por facilitarem a regeneração natural (Feyera *et al.*, 2002; Ferreira *et al.*, 2007; Nóbrega *et al.*, 2008). Entretanto, algumas espécies de eucalipto, por exemplo, *Corymbia citriodora* (Hook.) K.D.Hill & L.A.S.Johnson (Myrtaceae) têm sido consideradas prejudiciais por causa dos seus efeitos alelopáticos (Nishimura *et al.*, 1984; Zhang e Fu, 2010). Além disso, sua serapilheira é considerada de baixa qualidade nutricional (Vilella *et al.*, 2004) dado a elevada razão C/N, que dificulta a taxa de decomposição e promove um desfavorecimento da ciclagem de nutrientes.

A serapilheira atua como um importante fator para o funcionamento de ecossistemas florestais, uma vez que é essencial para a entrada de nutrientes no sistema solo – vegetação (Chapin III *et al.*, 2002; Prescott *et al.*, 2004; Knorr *et al.*, 2005). A serapilheira é determinante na dinâmica e estrutura das comunidades vegetais devido aos efeitos sobre a germinação e o estabelecimento das plantas (Xiong e Nilsson, 1999). A camada de serapilheira protege o solo contra erosão, lixiviação e mudanças bruscas de temperatura e umidade (Mo *et al.*, 2003; Sayer, 2006; Sangha *et al.*, 2008), além de fornecer habitat e substrato para a fauna do solo (Attignon *et al.*, 2004) e microrganismos decompositores (Ruf *et al.*, 2006).

No sudeste do Brasil extensas áreas da Mata Atlântica têm sido substituídas por monoculturas de espécies arbóreas (Suguituru *et al.*, 2011). Atualmente o Brasil é o primeiro país no mundo em área ocupada por plantações de eucalipto (GIT Forestry Consulting SL, 2011).

A Reserva Biológica União (REBIO União), localizada na Região Sudeste do Brasil, apresenta plantios abandonados de *C. citriodora*, onde espécies nativas estão se regenerando nos sub-bosques. Entretanto, estudos indicam que a regeneração nestes plantios está ocorrendo muito lentamente e com baixa diversidade de espécies (Rabelo, 2003), sendo que *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis*, ambas do extrato inicial de sucessão ecológica, estão entre as espécies nativas que ocorrem em maior abundância (Evaristo *et al.*, 2011). Nesta Reserva, um experimento de longo prazo envolvendo a manipulação da serapilheira foi implementado em 2004 e demonstrou que a serapilheira funciona como uma barreira física à germinação de sementes, enquanto a remoção da serapilheira beneficia, de uma maneira geral, o recrutamento e sobrevivência das plântulas de espécies nativas (Ribeiro, 2007). Por outro lado, na mesma área analisada, Freitas (2008) e Silva (2011) evidenciaram o efeito negativo da remoção da serapilheira no solo e nas folhas de *Xylopia sericea* com menores valores de C, N e razão C/N em relação ao controle.

Assim como a concentração de nutrientes, a disponibilidade hídrica do solo também pode limitar o estabelecimento e a produtividade das plantas (Cavender-Bares e Bazzaz, 2004). O estresse hídrico pode afetar o processo fotossintético através de efeitos estomáticos e não-estomáticos. O efeito estomático, considerado um evento primário, leva a uma menor concentração de CO₂ interno, reduzindo sua assimilação nos cloroplastos (Faria *et al.*, 1996). Os efeitos não-estomáticos se referem às perturbações nos processos fotoquímicos (Baker, 1993) e bioquímicos (Lu e Zang, 1999). Além disso, a concentração de pigmentos fotossintéticos pode ser aumentada em condições de baixa disponibilidade hídrica (Silva *et al.*, 2010).

Trabalhos focando a manipulação da serapilheira em longo prazo nas regiões tropicais ainda são incipientes (Wood *et al.*, 2009; Sayer e Tunner, 2010) e necessitam incluir aspectos ecofisiológicos acerca das espécies para que haja um melhor entendimento dos ajustes e/ou deficiências nutricionais causadas em função deste manejo em diferentes tipos de solos. Neste contexto, os objetivos deste trabalho foram: (1) verificar o efeito da remoção da serapilheira nos atributos

ecofisiológicos das espécies *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* em área de plantio abandonado de eucalipto (*Corymbia citriodora*) e (2) verificar se ocorrem variações sazonais nos atributos ecofisiológicos e sua relação com a remoção de serapilheira.

4.2. MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1. Área de Estudo, Material Vegetal e Período Amostral

A Reserva Biológica União, Rio de Janeiro, Brasil (22° 27' 30" S e 42° 02' 14" O) é constituída por 2.550 ha, sendo 2.200 ha de floresta atlântica de baixada costeira e submontana sendo classificada como Floresta Ombrófila Densa (Veloso *et al.*, 1991). Além disso, cerca de 220 ha são cobertos por plantios de eucalipto (*Corymbia citriodora*) de diferentes idades (MMA e ICMBio, 2008). O clima é o tropical úmido com temperatura média anual de 25°C, pluviosidade em torno de 1.620 mm ano⁻¹, sendo 85% da pluviosidade concentrada entre os meses de outubro a março (Figura 3.1).

Este estudo foi realizado em parcelas dentro de um plantio de 11,44 ha de eucalipto (*C. citriodora*, espaçamento de 3 x 3 m) com 41 anos de idade e sem tratamentos silviculturais desde 1996. Segundo Evaristo *et al.* (2011), a densidade de indivíduos por hectare foi de 1.010 com um total de 17 espécies nativas.

A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*DFFF*) foi de 196,9 ± 49,9 μmol m⁻² s⁻¹ no período chuvoso e 178,9 ± 45,4 μmol m⁻² s⁻¹ no período seco, enquanto a média de temperatura do ar foi de 32,1 ± 0,8 °C no período chuvoso e 27,5 ± 0,5 °C no período seco. Em agosto de 2004 foram demarcadas cinco parcelas controle (Figura 4.1 A) de 10 x 20 m (0,2 ha). Ao lado de cada uma das cinco parcelas controle, foram demarcadas outras cinco parcelas de 5 x 20 m nas quais a camada de serapilheira vem sendo removida a cada 15 dias (tratamento remoção – Figura 4.1 B) desde então.

As espécies arbóreas *Xylopia sericea* A. St.-Hil. e *Siparuna guianensis* Aubl., ocorrem naturalmente e em grande número de indivíduos no sub-bosque deste plantio em ambos os tratamentos (Evaristo, 2008). Nesta área experimental foram selecionadas três parcelas de cada tratamento para a tomada de dados ecofisiológicos. Nove indivíduos de *X. sericea* (1,5-2,0 m) e *S. guianensis* (1,5-2,0 m) foram selecionados em cada tratamento (três indivíduos por parcela). Os indivíduos selecionados foram avaliados no período chuvoso (Nov/2009 e Fev/2010) e seco

(Jul/2010 e Set/2010) quanto às trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e teor de pigmentos fotossintéticos.

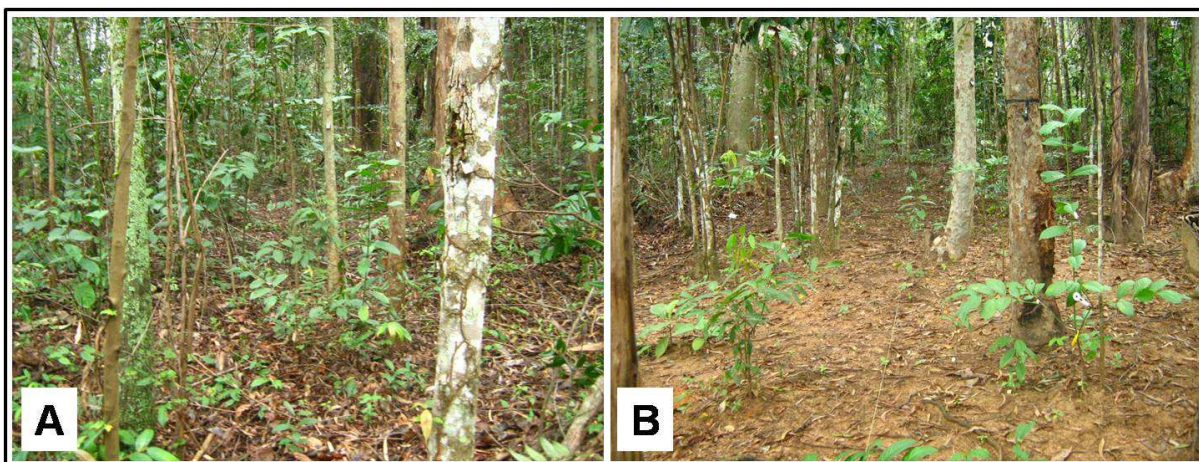


Figura 4.1. Plantio de eucalipto *Corymbia citriodora* na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (A) Visão geral de uma das parcelas controle; (B) Visão geral de uma das parcelas do tratamento com remoção da serapilheira.

4.2.2. Avaliações Ecofisiológicas

4.2.2.1. Trocas gasosas: As medidas foram determinadas conforme descrito no item 3.2.2. Cada medida foi feita em duas folhas maduras e completamente expandidas por planta, sendo avaliados nove indivíduos para cada tratamento.

4.2.2.2. Fluorescência da clorofila *a*: As medidas foram obtidas no campo entre 11:00 e 12:00 h utilizando-se um fluorímetro portátil modulado (FMS2, Hansatech, UK) de acordo com o protocolo descrito no item 2.2.2.1.

4.2.2.3. Teor de pigmentos fotossintéticos: Os teores foram determinados conforme a metodologia descrita no item 2.2.2.2.

2.2.3. Análises estatísticas: os dados ecofisiológicos foram agrupados em período chuvoso (Nov/2009 and Fev/2010) e seco (Jul/2010 and Set/2010), resultando em número amostral de 18 para cada tratamento. Os resultados das trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e teor de pigmentos fotossintéticos foram analisados através de uma MANOVA e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey. O coeficiente de correlação de Pearson foi calculado entre a assimilação fotossintética de CO₂ (*A*) e condutância estomática (*g_s*).

4.4. RESULTADOS

As variáveis de trocas gasosas não mostraram diferenças significativas entre o controle e o tratamento com remoção de serapilheira, tanto para *X. sericea* quanto para *S. guianensis* (Fig. 4.2). Entretanto, houve variação sazonal, sendo que no período no seco as variáveis C_i , g_s , e E (Figs. 4.2 B, C e D) apresentaram menores valores, enquanto $EIUA$ (Fig. 4.2 E) exibiu maiores valores para ambas as espécies. Apenas *S. guianensis* mostrou redução significativa de A no período seco em ambos os tratamentos (Fig. 4.2 A). Comparando as espécies, verificam-se maiores médias de A e g_s em *X. sericea* no tratamento com remoção de serapilheira durante o período seco.

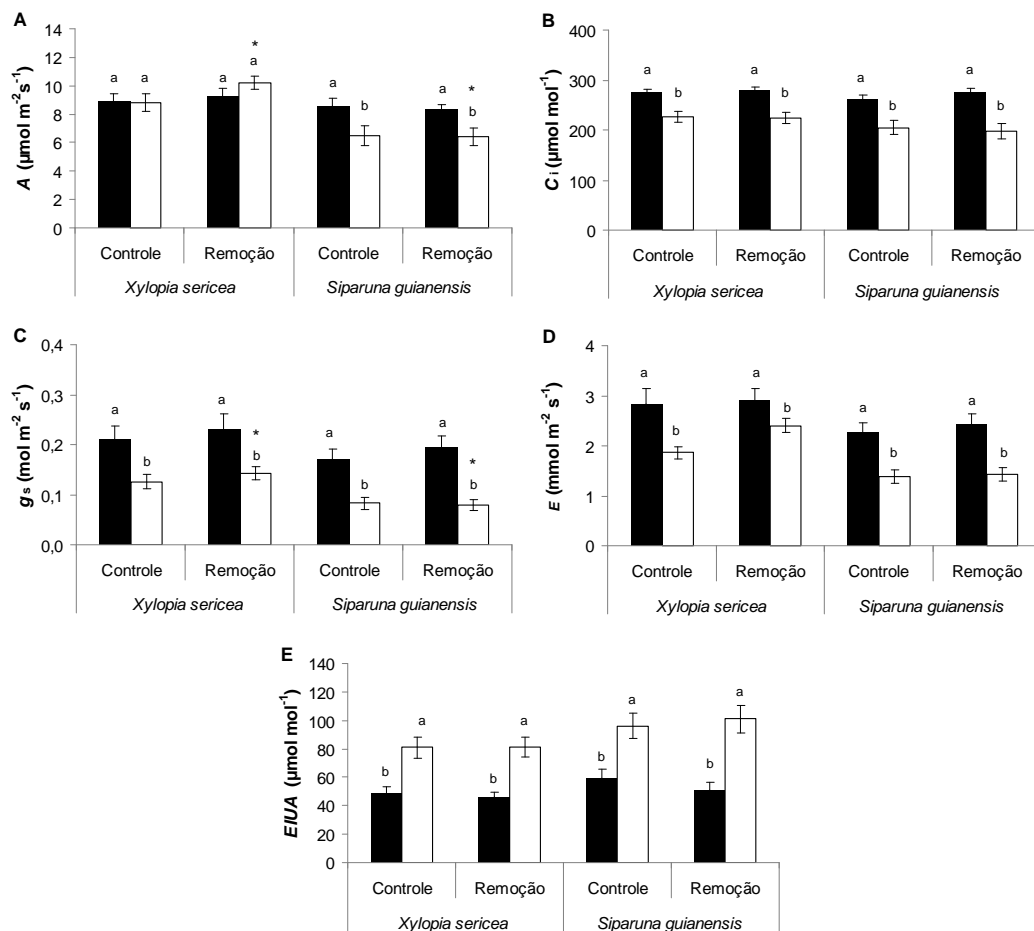


Figura 4.2. Trocas gasosas de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* no tratamento controle e com remoção de serapilheira durante o período chuvoso (■) e seco (□), na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (A) Assimilação fotossintética de CO_2 (A), (B) concentração interna de CO_2 (C_i), (C) condutância estomática (g_s), (D) transpiração (E) e (E) eficiência intrínseca no uso da água ($EIUA$). Letras minúsculas comparam os períodos para a mesma espécie dentro de cada tratamento. (*) compara as espécies dentro do mesmo tratamento e período. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$). Não houve diferenças significativas entre os tratamentos. Os dados representam média \pm erro padrão ($n = 18$).

Houve correlação positiva significativa entre os parâmetros A e g_s para ambas as espécies, tratamentos e períodos, exceto para *S. guianensis* durante o período chuvoso (Tabela 4.1).

Os parâmetros de fluorescência da clorofila a não mostraram diferenças significativas entre os tratamentos, tanto para *X. sericea* quanto para *S. guianensis* (Fig. 4.3). Os parâmetros F_o , F_m , F_v/F_m e F_m/F_o não exibiram variação sazonal (Figs. 4.3 A, B, C e D). Em *S. guianensis* o NPQ foi maior durante o período seco em ambos os tratamentos (Fig. 4.3 F). Comparando as espécies, observa-se que o valor de F_m foi maior em *S. guianensis* no tratamento com remoção de serapilheira no período seco (Fig. 4.3 B). Esta espécie também apresentou maiores médias de NPQ em ambos os tratamentos tanto no período seco quanto no chuvoso (Fig. 4.3 F). *Xylopiya sericea* exibiu maiores médias de qP no tratamento com remoção de serapilheira durante o período seco (Fig. 4.3 E).

Tabela 4.1. Correlação entre a assimilação fotossintética de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s) de *Xylopiya sericea* e *Siparuna guianensis* no tratamento controle e com remoção de serapilheira durante o período chuvoso e seco na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (*) Correlação significativa ($n = 18$).

	Controle		Remoção	
	r	p	r	p
<i>Xylopiya sericea</i>				
Chuvoso	0,83	0,0001*	0,72	0,0007*
Seco	0,67	0,0022*	0,74	0,0005*
<i>Siparuna guianensis</i>				
Chuvoso	0,43	0,0759	0,24	0,3372
Seco	0,79	0,0001*	0,91	0,0001*

Os teores de pigmentos fotossintéticos são apresentados na Tabela 4.2. Não houve diferenças significativas entre os tratamentos, para ambas as espécies. Variações sazonais foram encontradas, com exceção para clorofila b . Os valores de clorofila a foram maiores no período seco, com exceção para *S. guianensis* no tratamento com remoção de serapilheira. No período seco, para ambas as espécies e em ambos os tratamentos, as médias de carotenóides foram maiores, reduzindo consequentemente as médias da razão clorofilas totais/carotenóides. A razão clorofila a/b foi maior no período seco, exceto para *S. guianensis* no controle. Em *X. sericea* foi registrado o maior teor de clorofilas totais no período seco (tratamento com remoção de serapilheira). Na comparação entre as espécies, verifica-se que

apenas o teor de carotenóides foi maior em *X. sericea* no tratamento com remoção de serapilheira durante o período seco.

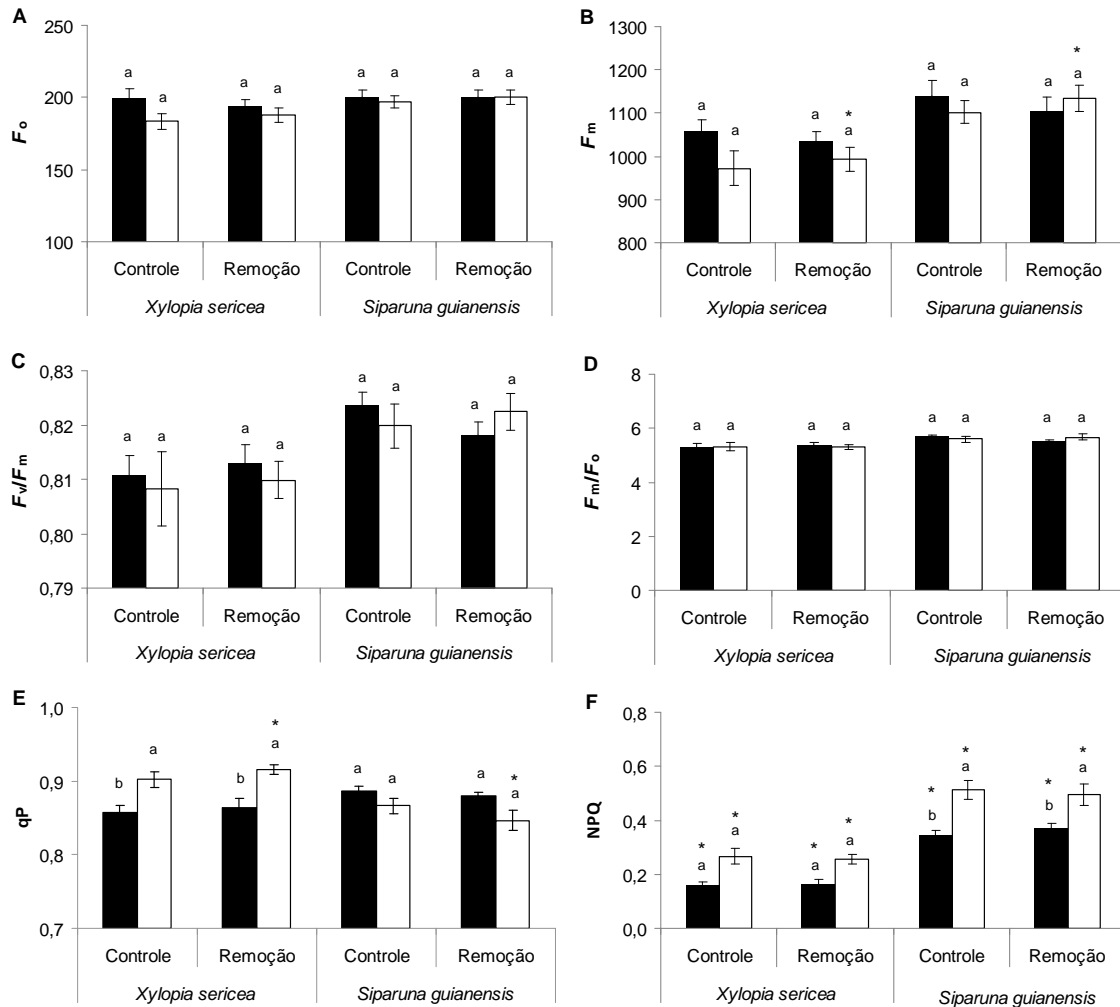


Figura 4.3. Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* no tratamento controle e com remoção de serapilheira durante o período chuvoso (■) e seco (□), na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. (A) F_0 , fluorescência mínima; (B) F_m , fluorescência máxima; (C) F_v/F_m , rendimento quântico máximo do FSII; (D) F_m/F_0 , taxa de rendimento da fluorescência máxima pela mínima; (E) qP , coeficiente de dissipação fotoquímico e (F) NPQ, coeficiente de dissipação não-fotoquímico. Letras minúsculas comparam os períodos para a mesma espécie dentro de cada tratamento. (*) compara as espécies dentro do mesmo tratamento e período. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$). Não houve diferenças significativas entre os tratamentos. Os dados representam média \pm erro padrão (n = 18).

Tabela 4.2. Teor de pigmentos fotossintéticos ($\eta\text{mol cm}^{-2}$) em folhas de *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* no tratamento controle e com remoção de serapilheira durante o período chuvoso e seco na Reserva Biológica União, RJ/Brasil. Clo, clorofila; C_{x+c} , carotenóides. Letras minúsculas comparam período chuvoso e seco para a mesma espécie dentro de cada tratamento. (*) compara as espécies dentro de um mesmo tratamento e período. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$). Não houve diferenças significativas entre os tratamentos. Os dados representam média \pm erro padrão ($n = 18$).

Esp.	Amb.	Pigmentos						
		Clo a	Clo b	C_{x+c}	Clo _{a+b}	Clo a/b	Clo _{a+b} / C_{x+c}	
<i>Xylopia sericea</i>	Controle							
	Chuvoso	28,6 \pm 0,5 b	10,9 \pm 0,5 a	5,5 \pm 0,1 b	39,5 \pm 0,9 a	2,7 \pm 0,1 b	7,3 \pm 0,2 a	
	Seco	36,5 \pm 1,5 a	10,6 \pm 0,7 a	7,3 \pm 0,3 a	47,1 \pm 2,2 a	3,5 \pm 0,1 a	6,5 \pm 0,1 b	
	Remoção							
	Chuvoso	30,2 \pm 1,0 b	10,3 \pm 0,4 a	5,8 \pm 0,2 b	40,5 \pm 1,4 b	2,9 \pm 0,1 b	7,0 \pm 0,1 a	
	Seco	39,3 \pm 2,0 a	10,6 \pm 1,0 a	7,9 \pm 0,4 a *	49,9 \pm 3,1 a	4,1 \pm 0,3 a	6,3 \pm 0,1 b	
<i>Siparuna guianensis</i>	Controle							
	Chuvoso	32,8 \pm 1,0 b	10,7 \pm 0,4 a	5,9 \pm 0,2 b	43,5 \pm 1,3 a	3,1 \pm 0,1 a	7,3 \pm 0,1 a	
	Seco	39,4 \pm 1,7 a	12,1 \pm 0,7 a	7,8 \pm 0,4 a	51,6 \pm 2,3 a	3,3 \pm 0,1 a	6,7 \pm 0,1 b	
	Remoção							
	Chuvoso	28,1 \pm 0,9 a	10,3 \pm 0,3 a	5,4 \pm 0,3 b	38,4 \pm 1,2 a	2,7 \pm 0,1 b	7,3 \pm 0,2 a	
	Seco	33,6 \pm 1,5 a	9,7 \pm 1,0 a	6,7 \pm 0,4 a *	43,3 \pm 2,4 a	3,9 \pm 0,3 a	6,5 \pm 0,1 b	

4.5. Discussão

Considerando que as concentrações de nutrientes do solo podem afetar as características ecofisiológicas das plantas (Thompson *et al.*, 1992; Martinez *et al.*, 2008), a expectativa era de que a remoção da serapilheira por 5 anos na área analisada promovesse alterações nos parâmetros ecofisiológicos das espécies. Entretanto, essa resposta não foi observada. De modo similar, folhas novas e maduras de *X. sericea* não tiveram as concentrações de C, N, K, P e Mg afetadas pela remoção da serapilheira 4 anos após iniciada esta manipulação na REBIO União (Souza *et al.*, 2009).

Sayer (2006) em seu artigo de revisão sobre experimentos com manipulação de serapilheira verificou que alguns trabalhos de longo prazo apresentaram reduções nas concentrações de P, K e Mg no solo apenas depois de 12 e 15 anos em regiões temperadas. Embora fosse esperado que em florestas tropicais a remoção de serapilheira promovesse rápida redução nas concentrações de nutrientes, Wood *et al.* (2009) estudando uma floresta tropical madura e uma mata secundária em Porto Rico, por um período de 2 anos também verificaram que não houve resposta da produtividade das florestas ou da ciclagem dos nutrientes quando houve esse tipo de manejo. Sayer e Tunner (2010) encontraram resultados similares

a Wood *et al.* (2009) em um outro estudo de manipulação de serapilheira em larga escala, realizado em uma floresta tropical de várzea no Panamá durante 5 anos. Os autores sugerem que isto se deveu ao fato do período de realização do experimento não ter sido suficiente para influenciar o crescimento das plantas (127 espécies), sendo necessário maior período de acompanhamento.

Os resultados de correlação entre A e g_s indicaram que os estômatos respondem às variações de disponibilidade hídrica. Entretanto, *S. guianensis* não exibiu correlação significativa dessas variáveis durante o período chuvoso em ambos os tratamentos. Isto pode ser atribuído ao fato de que o controle do movimento estomático resulta de vários fatores exógenos (concentração de CO_2 , luz, temperatura, déficit de pressão de vapor) e endógenos (hormônios e nutrição mineral) (Marenco e Lopes, 2007).

Sob condições de baixa disponibilidade hídrica (período seco) houve redução na transpiração em função do fechamento estomático, o que resultou na diminuição da concentração interna de CO_2 , além de maior eficiência intrínseca no uso da água para ambas as espécies. Nestas condições, a abertura estomática é um dos primeiros processos da planta a ser afetado, promovendo a redução das trocas gasosas (Buckley *et al.*, 1999; Nilsen e Orcutt, 1996). A abertura estomática diminui sobre estresse hídrico, dessa forma, a eficiência no uso da água pelas plantas se altera onde as condições da difusão de CO_2 ou a disponibilidade hídrica são alteradas (Nogueira *et al.*, 2004).

Embora ambas as espécies tenham apresentado variação sazonal significativa para as variáveis C_i , g_s , E e $EIUA$, apenas *S. guianensis* exibiu redução significativa na assimilação fotossintética de CO_2 (A) no período seco. Plantas jovens de *Euterpe oleracea* (Calbo e Moraes, 2000) e *Carapa guianensis* (Gonçalves *et al.*, 2009) apresentaram respostas similares quando submetidas à supressão de irrigação em casa de vegetação. Resultados similares também foram reportados para a pioneira *Byrsonima sericea*, em condições de campo na REBIO União (Silva *et al.*, 2010). No presente estudo, comparando-se as espécies verificamos que no tratamento com remoção da serapilheira, as plantas de *X. sericea* apresentaram maiores valores de A em relação à durante o período seco.

Em alguns casos a redução nos valores de A pode ser atribuída a efeitos desencadeados por problemas fotoquímicos e/ou bioquímicos (Reis e Campostrini, 2008). No presente estudo foram constatados menores valores de qP em *S.*

guianensis quando comparada com *X. sericea* no tratamento com remoção. Entretanto, os valores de F_o e F_m indicaram não haver danos ao centro de reação do FSII (P_{680}), assim como não houve redução na transferência de energia na cadeia transportadora de elétrons (Rosenqvist *et al.*, 1991; Maxwell e Johnson, 2000). Segundo Bjorkman e Demmig (1987), quando uma planta está em condições não estressantes, a razão F_v/F_m deve variar entre 0,80 e 0,83. Os valores da razão F_v/F_m expressam a eficiência de captura da energia de excitação pelos centros de reação abertos do FSII (Krause e Weiss, 1991), ou seja, indicam a eficiência fisiológica do aparelho fotossintético (Gonçalves *et al.*, 2001) e a atividade dos cloroplastos (Sayed, 2003; Bron *et al.*, 2004). Assim, assumimos que as plantas estudadas não estão submetidas à condição de estresse hídrico que comprometesse seu rendimento fotoquímico nos períodos analisados. Este resultado é corroborado pelos valores de F_m/F_o , que não mostraram variação sazonal significativa, apresentando valores variando de 5,3 a 5,7. Sob condições de estresse hídrico severo essa razão pode ser reduzida até a 1 (Reigosa e Weiss, 2001).

O declínio na assimilação fotossintética em *S. guianensis* foi acompanhado por um aumento significativo dos valores de NPQ e dos teores de carotenóides, além de redução na razão clorofilas totais/carotenóides. O NPQ é considerado um dos principais mecanismos utilizados pelas plantas para amenizar ou prevenir os danos causados pelo excesso de energia luminosa que atingem o aparelho fotossintético (Maxwell e Johnson, 2000). Segundo Demmig *et al.* (1987) os carotenóides também auxiliam na dissipação do excesso de energia luminosa de forma não-destrutiva, evitando danos ao FSII. De modo similar, Faria *et al.* (1996; 1998) demonstraram que existe alto grau de coordenação entre comportamento estomático e mecanismos de fotoproteção para as espécies *Quercus ilex* e *Quercus suber*.

Os maiores teores de clorofila *a* e da razão clorofila *a/b* no período seco se devem, provavelmente, ao menor conteúdo relativo de água nas folhas, causado pelo decréscimo da disponibilidade hídrica durante este período. Este resultado sugere que a disponibilidade hídrica é um fator importante que influencia o conteúdo de pigmentos fotossintéticos. Resultados semelhantes foram reportados para *Byrsonima sericea* sob condições de campo na REBIO (Silva *et al.*, 2010).

4.6. Conclusões

A remoção de serapilheira por 5 anos não afetou a fotossíntese das espécies. Por outro lado, mesmo sendo uma floresta tropical, verificou-se significativa variação sazonal em alguns dos parâmetros fotossintéticos. Os dados sugerem que *X. sericea* seja fotossinteticamente mais eficiente que *S. guianensis* quando há menor disponibilidade hídrica. Entretanto, as variáveis F_v/F_m e F_m/F_o indicaram que ambas as espécies não exibiram estresse hídrico durante o período seco.

CAPÍTULO 5. Discussão Geral

O presente estudo demonstrou que tanto *X. sericea* quanto *S. guianensis* apresentaram fotoinibição após 1 ano e meio de exposição a elevada irradiância no sub-bosque exposto devido à remoção dos eucaliptos. Entretanto, no início do estudo (6 meses após a remoção dos eucaliptos), a ocorrência do estresse fotoinibitório foi verificada apenas para *X. sericea* no período de maior intensidade luminosa (11h) ao longo do curso diário. Estes dados sugerem que *S. guianensis* apresente outros mecanismos para evitar a fotoinibição, uma vez que não se detectou aumento na dissipação não-fotoquímica após 6 meses de exposição à pleno sol.

Segundo Nilsen e Orcutt (1996), o estresse causado por fatores ambientais pode causar mudanças significativas nas respostas das plantas e isso dependerá da sua intensidade e tempo de exposição. Assim, comparando-se os resultados de fluorescência da clorofila *a* do horário de 11h do início do monitoramento (Fig. 2.5 E e F) com os do final do monitoramento (Tab. 3.2), ambos no período seco, verificamos que ambas as espécies apresentaram queda no rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), sugerindo que um período de maior exposição a alta irradiância afetou o desempenho fotossintético das espécies. O mesmo padrão observado para a razão F_v/F_m foi verificado para a razão F_m/F_o , sugerindo que a queda mais acentuada deste parâmetro no fim do monitoramento pode estar relacionada tanto ao dano fotoinibitório quanto ao *status* hídrico das plantas nesse horário do dia, causado por uma diminuição no potencial hídrico (Reigosa e Weiss, 2001; Simões-Araújo *et al.*, 2003; Tsukaguchi *et al.*, 2003).

Embora a exposição das plantas ao ambiente com maior irradiância cause alterações nas respostas fotossintéticas, vale ressaltar que, o uso eficiente da luz pode ser uma característica fundamental para propiciar às plantas vantagem competitiva entre populações possibilitando maior aproveitamento da conversão de energia luminosa em energia química, tendo assim uma importante vantagem evolutiva. Diversos estudos têm demonstrado que alterações morfo-estruturais nas copas podem maximizar o uso da luz (Barnes *et al.*, 1990; Norman e Campbell 1989; Hirose, 2005). Mudanças na orientação das folhas, a distribuição vertical do índice de área foliar influenciam significativamente a interceptação da luz e, conseqüentemente o balanço de energia e carbono entre planta e ambiente.

Sob pleno sol algumas plantas desenvolvem um mecanismo de auto-sombreamento que permite um melhor aproveitamento da energia luminosa. Segundo Hirose (2005) a sobreposição das camadas de folhas submete a copa a diferentes intensidades de luz, sendo a primeira camada com maior irradiância incidente. Considerando a estrutura da copa, *X. sericea* exhibe esse mecanismo de resposta para lidar com o excesso de luz no sub-bosque exposto.

Diferenças nos fatores abióticos, tais como temperatura, precipitação, irradiância, velocidade do vento, umidade do ar e umidade do solo contribuem para a capacidade de uma planta controlar a sua abertura estomática, que por sua vez controla a sua resistência à troca gasosa afetando a fotossíntese (Gurevitch, 2002).

No presente estudo *S. guianensis* do sub-bosque exposto mostrou-se mais responsiva em termos de assimilação de CO₂ (A) quando comparada a *X. sericea* durante o período chuvoso. Segundo Larcher (2000), a capacidade fotossintética é uma característica intrínseca de cada espécie vegetal, sendo que as trocas gasosas mudam durante o desenvolvimento do indivíduo e dependem do curso anual e até mesmo do curso diário das flutuações ambientais (luz, temperatura, etc) ao redor do vegetal. Além disso, a troca gasosa é um processo intimamente ligado ao suprimento hídrico, sendo, portanto, necessário manter um equilíbrio entre assimilação de carbono e transpiração. Sob estresse hídrico, a taxa de assimilação de CO₂ declina em função da redução na condutância estomática (Prado *et al.*, 2004). Outros fatores como o excesso de luz, alta temperatura e transpiração, associados à deficiência de água e ou nutrientes também restringem a assimilação de carbono podendo acentuar o processo de fotoinibição (Elfadl e Luukkanen, 2006; Lemos-Filho, 2000).

Grassi *et al.* (2001) examinando o efeito do suprimento de nutrientes sobre o potencial de aclimação e suscetibilidade a fotoinibição da espécie *Picea abies* verificaram que plântulas com alto suprimento de nutrientes aclimatadas sob sombra quando transferidas para um ambiente com alta irradiância eram capazes de evitar a fotoinibição por aumentar sua capacidade fotossintética quando comparadas com plântulas crescidas com baixo suprimento de nutrientes submetidas às mesmas condições de luz. Resultados semelhantes foram observados em estudos com espécies tropicais de diferentes grupos sucessionais submetidas a diferentes níveis de suprimento de nutrientes e intensidade de luz (Riddoch *et al.*, 1991; Thompson *et al.*, 1992). Neste sentido, o experimento de remoção de serapilheira implementado

por Ribeiro (2007) em área de plantio de eucalipto na REBIO União simularia uma situação em que, com o passar do tempo provocaria escassez de nutrientes no solo causando deficiência nutricional nas espécies regenerantes do sub-bosque. Isto em última análise poderia causar danos que poderiam ser detectados por ferramentas ecofisiológicas (fluorescência da clorofila *a* e trocas gasosas). Entretanto, o tempo de duração do experimento (5 anos) parece não ter sido suficiente para causar alterações fisiológicas nas espécies estudadas.

Embora não tenha sido verificadas alterações ecofisiológicas com a remoção de serapilheira, foi possível verificar que no sub-bosque do plantio de eucalipto *X. sericea* foi a espécie que apresentou melhor desempenho fotossintético durante o período seco. Evaristo *et al.* (2011) avaliando a estrutura e composição florística da comunidade arbustivo/arbóreas (DAP \geq 5,0 cm) ocorrentes no sub-bosque do plantio aqui estudado, destacou *X. sericea* como a espécie de maior abundância nesta área. Estudos recentes (Lage-Pinto *et al.* dados não publicados) para o estágio de plântulas corrobora o observado por estes autores, com *X. sericea* ocorrendo também em maior densidade que *S. guianensis*. Assim, o sucesso de estabelecimento de *X. sericea* no sub-bosque do plantio parece estar relacionado a sua maior habilidade em tolerar baixa disponibilidade hídrica.

Evaristo (2008) demonstrou que a regeneração natural é lenta nos plantios de *Corymbia citriodora* da REBIO União. Segundo Silvestre *et al.* (2007) estudando chuva de sementes em dois plantios de eucalipto na REBIO União por um período de 1 ano verificaram que a maioria das sementes encontradas foram anemocóricas. Estes autores atribuíram os baixos valores de sementes zoocóricas ao efeito repelente do eucalipto sobre a fauna dispersora. Além disso, as áreas de plantio de eucalipto estudadas na REBIO União são circundadas por linha de transmissão de energia elétrica, gasodutos e estradas que dificultam a chegada de diásporos. Assim, a retirada dos indivíduos de eucalipto pode facilitar a chegada de organismos dispersores bem como facilitar a entrada de espécies de plantas exigentes de luz.

Atendendo ao plano de manejo da REBIO União se faz necessária a retirada dos indivíduos de eucalipto. Entretanto, a exposição das espécies regenerantes do sub-bosque desses plantios as novas condições ambientais, principalmente no período de seca, afetará o desempenho fotossintético. Neste sentido, o corte dos eucaliptos deve ser realizado durante o período chuvoso de forma seletiva para que

o efeito promovido pela nova condição ambiental (alta irradiância, aumento de temperatura, etc.) possa ser amenizado.

5.1. Conclusões

- O manejo de retirada do eucalipto após 6 meses desencadeou a fotoinibição dinâmica em *X. sericea* ao passo que *S. guianensis* não apresentou este fenômeno. Entretanto após um ano de retirada dos eucaliptos, ambas as espécies apresentaram fotoinibição dinâmica, sugerindo que no início do manejo *S. guianensis* tenha sido mais resistente às mudanças ambientais;
- A fotoinibição dinâmica nas espécies observada após um ano de retirada do eucalipto ocorreu tanto no período chuvoso quanto no período seco, entretanto, foi mais intensa no período seco para ambas as espécies;
- Neste sentido, a primeira hipótese deste estudo (retirada das plantas de eucalipto promove alterações nas respostas fotossintéticas de curto e médio prazo) foi confirmada para *X. sericea* e parcialmente para *S. guianensis* (com alterações apenas de médio prazo);
- A segunda hipótese deste estudo não foi confirmada, uma vez que, a remoção da serapilheira não afetou as respostas fotossintéticas das espécies mesmo após cinco anos de manejo. O parâmetro de fluorescência F_m/F_o indicou que ambas as espécies não apresentaram estresse hídrico. Entretanto, os dados sugerem que *X. sericea* seja fotossinteticamente mais eficiente quando há menor disponibilidade hídrica.

5.2. Recomendações

- Com base nos resultados obtidos recomenda-se que o corte dos eucaliptos para atender ao plano de manejo da REBIO União seja realizado de maneira gradual durante a estação chuvosa para que o estresse fotoinibitório nas espécies possa ser amenizado;
- Implementação de um programa de restauração ecológica visando a rápida cobertura do solo com espécies nativas de crescimento rápido e espécies tardias para que se possa fornecer condições necessárias para a manutenção das espécies do sub-bosque exposto no médio e longo prazo.

6. Referências Bibliográficas

- Aber, J.D., Melilo, J.M. (1991) *Terrestrial ecosystems*. Reinhart & Wintson, Inc. Orlando, FL. USA., 428p.
- ABRAF (2010) Anuário estatístico da ABRAF 2010, ano base 2009. Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas, Brasília, 129 p.
- Adams III WW, Zarter CR, Mueh KE, Amiard V, Demmig-Adams B (2006) Energy Dissipation and Photoinhibition: A Continuum of Photoprotection. In: Demmig-Adams B, Adams III WW, Mattoo A, eds. *Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment*, Vol. 21 pp. 49-64. Springer.
- Adir, N., Zer, H., Shochat, S., Ohad, I. (2003) Photoinhibition - a historical perspective. *Photosynthesis Research*, 76: 343-370.
- Al-Khatib, K., Paulsen, G.M. (1989) Enhancement of thermal injury to photosynthesis in wheat plants and thylakoids by high light intensity. *Plant Physiology*, 90: 1041-1048
- Alves PLCA, Magalhães ACN, Barja PR (2002) The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation. *Botanical Review* 68(2): 193-208.
- Angelopoulos, K., Dichio, B., Xiloyannis, C. (1996) Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany*. 47: 1093-1100.
- Aro, E.-M., Virgin, I., Andersson, B. (1993) Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1143: 113-134.
- Attignon, S.E., Weibel, D., Lachat, T., Sinsin, B. (2004) Leaf litter breakdown in natural and plantation forests of the Lama forest reserve in Benin. *Apply Soil Ecology*. 27: 109-124.
- Attiwil, P., Adams, M. (1993) Nutrient cycling in forests. *New Phytologist*. 124: 561-582.
- Ávila, A.L., Araújo, M.M., Almeida, C.M., Lipert, D.B., Longhi, R. (2007) Regeneração natural em um sub-bosque de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh., Santa Maria, RS. *Revista Brasileira de Biociências*. 5(2): 696-698.
- Bacha, C.J.C., Barros, A.L.M.B. (2004) Reflorestamento no Brasil: evolução recente e perspectivas para o futuro. *Scientia Forestalis*, 66: 191-203.

- Baker, M.G., Press, M.C., Brown, N.D. (1997) Photosynthetic characteristics of dipterocarp young plants in three tropical rain forest light environments: A basis for niche partitioning. *Oecologia*, 122, 453-463
- Baker, N.R. (1993) Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. *In: Smith, J.A.C., Griffiths, H. (Eds.) Water deficit plant responses from cell to community*. Bios Scientific Publishers, Oxford. p.221-235.
- Baker, N.R. (2008) Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 89-113
- Ball, M.C., Butterworth, J.A., Roden, J.S., Christian, R., Egerton, J.J.G. (1994) Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22: 311-319.
- Barber, J., Andersson, B. (1992) Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *TIBS*, 17, 61-66.
- Barnes, P.W., Beychlag, W., Ryel, R.J., Flint S.D., Caldwell, M.M. (1990) Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. III. Influence of canopy structure in mixtures and monocultures of wheat and wild oat. *Oecologia*, 82: 560-566.
- Bertamini, M, Nedunchezian, N. (2003). Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine. *Plant Science*, 164: 635-644.
- Bielenberg, D.G., Miller, J.D., Berg, V.S. (2003) Paraheliotropism in two *Phaseolus* species: combined effects of photon flux density and pulvinus temperature, and consequences for leaf gas exchange. *Environmental and Experimental Botany*, 49: 95-105.
- Bilger, W., Schreiber, U., Bock, M. (1995) Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*, 102, 425-432.
- Bjorkman, O., Demmig, B. (1987) Photon yield for O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics a 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489-504.
- Blankenship, R.E. (2009) Photosynthesis: The light reactions. *In: Taiz, L.; Zeiger, E. (eds.) Plant Physiology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 125-158.

- Boardman, N.K. (1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 28, 355-377.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R.; Long, S.P., Baker, N.R. (1989) Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Functional Ecology*. 3: 497-514.
- Bray, E.A., Bailey-Serres, J., Weretilnyk, E. (2000) Responses to abiotic stresses. In: Buchanan, B.B; Gruissen, W.; Jones, R.L., (eds) *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville. pp. 1158-1203.
- Bron, I.U., Ribeiro, R.V., Azzolini, M., Jacomino, A.P., Machado, E.C. (2004) Chlorophyll fluorescence as a tool to evaluate the ripening of "Golden" papaya fruit. *Postharvest Biology and Technology*. 33: 163-173.
- Buckley, T.N., Farquhar, G.D., Mott, K.A. (1999) Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*. 118: 132-143.
- Calbo, M.E.R., Moraes, J.A.P.V. (2000) Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). *Revista Brasileira de Botânica*. 23: 225-230.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T., Moritz, C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*. 323(5915): 785-789.
- Carvalho, A.P.F., Bustamante, M.M.C., Kozovits, A.R., Asner, G.P. (2007b) Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. *Revista Brasileira de Botânica*. 30(1): 19-27.
- Carvalho, F.A., Nascimento, M.T., Braga, J.M.A. (2006) Composição e riqueza florística do componente arbóreo da Floresta Atlântica submontana na região de Imbaú, Município de Silva Jardim, RJ. *Acta Botanica Brasilica*. 20(3): 727-740.
- Carvalho, F.A., Nascimento, M.T., Braga, J.M.A. (2007a) Estrutura e composição florística do estrato arbóreo de um remanescente de mata atlântica submontana no município de Rio Bonito, RJ, Brasil (Mata Rio Vermelho). *Revista Árvore*. 31(4): 717-730.
- Castro, Y., Fetcher, N., Fernandez, D.S. (1995) Chronic photoinhibition in seedling of tropical trees. *Physiologia Plantarum*, 94, 560-565.

- Cavender-Bares, J., Bazzaz, F.A. (2004) From leaves to ecosystems: Using chlorophyll fluorescence to assess photosynthesis and plant function in ecological studies. *In: Papageorgiou, G.C., Govindjee (eds.), Chlorophyll fluorescence: A signature of photosynthesis*. Advances in Photosynthesis and Respiration Series. Springer: Dordrecht, p. 737-755.
- Chaloub RM, Reinert F, Nassar CAG, Fleury BG, Mantuano DG, Larkum AWD (2010) Photosynthetic properties of three Brazilian seaweeds. *Revista Brasileira de Botânica*, 33(2):371-374.
- Chapin III, F.S., Eviner, V.T. (2004) Biogeochemistry of terrestrial net primary Production. *In: Schlesinger, W.H. (Ed.). Treatise on Geochemistry*, volume 8. Executive editors Holland, H.D., Turekian, K.K. Elsevier, Amsterdam, p. 215-247.
- Chapin III, F.S., Matson, P.A., Mooney, H.A. (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer Science, NewYork. 455p.
- Chaves, A.R.M., Ten-Caten, A., Pinheiro, H.A., Ribeiro, A., Da Mata, F.M. (2008) Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees*. 22: 351- 361.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, P.P., Osório, M.L., Carvalho, I.; Faria, T., Pinheiro, C. (2002) How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89, 907-916.
- Chazdon, R.L. (1988) Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*, 18:1–55.
- Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., Lee, D.W., Fetcher, N. (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. eds. Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, p.5-55.
- Collingham, Y.C., Huntley, B. (2000) Impacts of habitat fragmentation and patch size upon migration rates. *Ecological Applications*. 10: 131–144.
- Conceição, D.M., Lorenzetti, E.R., Rigotti, M., Sacramento, L.V.S., Rodrigues, J.D. (2010) Estratos vegetais na germinação de sementes de *Baccharis dracunculifolia* e *Plantago lanceolata*. *Ensaio e Ciência: Ciências Biológicas, Agrárias e da Saúde*. 14:83-90.

- Cornic G (1994) Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis In: Baker NR, eds. *Photoinhibition of photosynthesis: From molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific Publishers, Oxford, pp. 297-311.
- Costa, G.F., Marengo, R.A. (2007) Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta Amazonica*, 37, 229-234
- Critchley, C. (1998) Photoinhibition. In: Raghavendra, A.S. (Ed.). *Photosynthesis: A comprehensive treatise*. Cambridge: Cambridge University Press. p.264-272.
- Demmig, B., Winter, K., Krüger, A., Czygan, F.-C. (1987) Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant Physiology*. 84: 218-224.
- Demmig-Adams B, Adams III WW (1992) Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant Cell Environment* 15: 411-419.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W.W. (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Ver. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43:599–626.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W.W. (2003) Photoinhibition. In: Thomas B, Murphy D and B Murray B (eds) *Encyclopedia of Applied Plant Science*, pp 707–714. Academic Press, London
- Demmig-Adams, B., Adams III, W.W. (2006) Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal dissipation. *New Phytologist*, 172: 11-21.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W.W., Barker, D.H., Logan, B.A., Bowling, D.R., Verhoeven, A.S. (1996) Using chlorophyll fluorescence to access the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 98, 253-264.
- Demmig-Adams, B., Winter, K., Kruger, A., Czygan, F.C. (1989) Light response of CO₂ assimilation, dissipation of excess excitation energy, and zeaxanthin content of sun and shade leaves. *Plant Physiology*, 90, 881-886.
- Denslow, J.S., Schultz, J.C., Vitousek, P.M., Strain, B.R. (1990) Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71: 165-179.
- Dias, A.S., Semedo, J., Ramalho, J.C., Lidon F.C. (2011) Bread and durum wheat under heat stress: a comparative study on the photosynthetic performance. *J. Agronomy & Crop Science*, 197: 50-56.

- Dias, D.P., Marengo, R.A. (2006) Photoinhibition of photosynthesis in *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica*, 44, 235-240.
- Dias, D.P., Marengo, R.A. (2007), Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 42: 305-311.
- Dymova, O.V., Golovko, T.K. (2007) Pigment apparatus in *Ajuga reptans* plants as affected by adaptation to light growth conditions. *Russian Journal of Plant Physiology*, 54(1): 39-45.
- Elfadl, M.A., Luukkanen, O. (2006) Field studies on the ecological strategies of *Prosopis juliflora* in a dryland ecosystem. 1. A leaf gas exchange approach. *Journal of arid Environments*. 66: 1-15.
- Elvira, R., Alonso, S., Castilho, J., Gimeno, B.S. (1998) On the response of pigments and antioxidants of *Pinus halepensis* to Mediterranean climate factors and long-term ozone exposure. *New Phytologist*, 138: 419-432.
- Engel, V.L., Parrotta, J.A. (2008) Definindo restauração ecológica; tendências e perspectivas mundiais. In: Kageyama, P.Y., Oliveira, R.E., Moraes, L.F.D., Engel, V.L., Gandara, F.B. Eds. *Restauração ecológica de ecossistemas naturais*. Botucatu: FEPAF. p. 1-26.
- Eschenbach, C., Glauner, R., Kleine, M., Kappen, L. (1998) Photosynthesis rates of selected tree species in lowland dipterocarp rainforest of Sabah, Malaysia. *Trees: Structure and Function*, 12, 356-365.
- Evans, J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*. 78(1): 9-19.
- Evaristo, V.T. (2006) Dinâmica da comunidade arbustivo-arbórea de Mata Atlântica em plantios abandonados de eucalipto Reserva Biológica União. Monografia de Graduação. UENF. Campos dos Goytacazes, RJ. 54p.
- Evaristo, V.T. (2008) Dinâmica da comunidade e das principais populações arbustivo-arbóreas de mata atlântica em plantios abandonados de eucalipto (*Corymbia citriodora* (Hook.) K.D.Hill & L.A.S.Johnson). Dissertação de Mestrado. UENF, Campos dos Goytacazes, RJ. 141p.
- Evaristo, V.T., Braga, J.M.A., Nascimento, M.T. (2011) Atlantic Forest regeneration in abandoned plantations of eucalypt (*Corymbia citriodora*) in Rio de Janeiro, Brazil. *Interciencia*. 36: 431-436.

- FAO (2009) Food and Agricultural Organization, State of the world's forests. Rome, Italy, 152 p.
- Faria, T., Garcia-Plazaola, J.I., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1996) Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiology*. 16: 115-123.
- Faria, T., Silvério, D., Breia, E., Cabral, R., Abadía, A., Abadía, J., Pereira, J.S., Chaves, M.N. (1998) Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiologia Plantarum*. 102: 419-428.
- Ferreira, W.C., Ferreira, M.J., Martins, J.C. (2007) Regeneração natural de espécies arbustivo arbóreas no sub-bosque de *Eucalyptus grandis* em Mata Ciliar, no Município de Lavras, MG. *Revista Brasileira de Biociências*. 5(1): 579 - 581.
- Feyera, S., Beck, E., Lüttge, U. (2002) Exotic trees as nurse-trees for the regeneration of natural tropical forests. *Trees*. 16: 245–249.
- Flexas, J., Medrano, H. (2002) Drought inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and no-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2): 183-189.
- Fonseca, C.R., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter C.R., Brescovit, A.D., *et al.* (2009) Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biology Conservation*. 142: 1209-1219.
- Fonseca, C.R., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter C.R., Brescovit, A.D., Campos, L.M., Fleck, T., Fonseca, V.S., Hartz, S.M., Joner, F., Käffer, M.I., Leal-Zanchet, A.M., Marcelli, M.P., Mesquita, A.S., Mondin, C.A., Paz, C.P., Petry, M.V., Piovensan, F.N., Putzke, J., Stranz, A., Vergara, M., Vieira, E.M. (2009) Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biology Conservation*, 142, 1209–1219.
- Force, L., Critchley, C., Van Rensen, J.J.S. (2003) New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. *Photosynthesis Research*, 78: 17-33.
- Freitas, A.V. (2008) Efeito da remoção de serapilheira na concentração de C, N e razão C/N no solo e em folhas de espécies nativas da Mata Atlântica em plantios de Eucalipto abandonados na Reserva Biológica União, RJ. Monografia de Graduação. UENF. Campos dos Goytacazes, RJ. 44 p.
- Fundação S.O.S. Mata Atlântica & INPE (2002) Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica, Período de 1995 a 2000. Relatório final. São Paulo.

- Fundação S.O.S. Mata Atlântica & INPE (2011) Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica, Período de 2008 a 2010. Relatório final. São Paulo.
- Gama-Rodrigues, A.C., Barros, N.F. (2002) Ciclagem de nutrientes em floresta natural e em plantios de eucalipto e de dandá no sudeste da Bahia, Brasil. *Revista Árvore*. 26(2): 193-207.
- Gandolfi, S., Joly, C. A., Filho, H. F. L. (2009) "Gaps of deciduosness": cyclical gaps in tropical forests. *Scientia Agricola Journal*. 6(2): 280-284.
- Genty, B., Briantais, J-M., Baker, N.R. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica and Biophysica Acta*. 990: 87-92.
- Genty, B., Harbinson, J. (2004) Regulation of Light Utilization for Photosynthetic Electron Transport *In*: Baker, N.R. (ed): *Photosynthesis and the Environment* . Kluwer Academic Publishers. Printed in The Netherland pp. 67–99.
- GIT Forestry Consulting SL. Global eucalyptus map 2009 (2011) Disponível em:<http://git-forestry.com/download_git_eucalyptus_map.htm >. Acesso em 07 dez. 2011.
- Gonçalves, J.F.C., Barreto, D.C.S., Santos Jr., U.M., Fernandes, A.V., Sampaio, P.T.B., Buckeridge, M.S. (2005) Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 17: 325-334.
- Gonçalves, J.F.C., Marengo, R.A., Vieira, G. (2001) Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. *Brazilian Journal of plant physiology*.13(2): 149-157.
- Gonçalves, J.F.C., Santos Jr., U.M. (2005) Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 17:307-313.
- Gonçalves, J.F.C., Santos Jr., U.M., Nina JR., A.R., Chevreuil, L.R. (2007) Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings under two irradiance environments. *Brazilian Journal Plant Physiology*. 19:171-184.
- Gonçalves, J.F.C., Silva, C.E., Guimarães, D.G., Bernarde, R.S. (2010) Análise dos transientes da fluorescência da clorofila a de plantas jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. *Acta Amazonica*, 40, 89-98.

- Gonçalves, J.F.C., Silva, C.E.M., Guimarães, D.G. (2009) Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 44(1): 8-14.
- Gonçalves, J.F.C.; Marengo, R.A.; Vieira, G. (2001) Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 13(2): 149-157.
- Grassi, G., Colomb, M.R., Minotta, G. (2001) Effects of nutrient supply on photosynthetic acclimation and photoinhibition of one-year-old foliage of *Picea abies*. *Physiologia Plantarum*, 111: 245–254.
- Gurevitch, J., Samuel, M.S., Gordon, A.F. (2002). *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland: 9,
- Hirose, T. (2005) Development of the Monsi-Saeki theory on canopy Structure and Function. *Annals of Botany*. 95: 483-494.
- Hsiao, T.C. (1973) Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 24, 519-570.
- Huang, Z.-A., Jiang, D.-A., Yang, Y., Sun, J.-W., Jin, S.-H. (2004) Effects of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzymes in leaves of rice plants. *Photosynthetica*. 42(3):357-364.
- IBGE (1992), *Manual técnico da vegetação brasileira Série manuais técnicos em geociências 1*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro
- Kageyama, P. Y. (1987) Conservação "in situ" de recursos genéticos de plantas. *IPEF*, 35:7-37.
- Kato, M.C., Hikosaka, K., Hirotsu, N., Makino, A., Hirose, T. (2004) The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant Cell Physiology*. 44(3):318-25.
- Knorr, M., Frey, S. D., Curtis, P. S. (2005) Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology*, 86(12): 3252-3257.
- Kramer, T., Kozlowski, T. (1979) *Physiology of wood plants*. Academic Press, New York.
- Krause, G.H., Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 42: 313-349.

- Lage-Pinto, F., Oliveira, J.G., Da Cunha, M., Souza, C.M.M., Rezende, C.E., Azevedo, R.A.; Vitória, A.P. (2008) Chlorophyll a fluorescence and ultrastructural changes in chloroplast of water hyacinth as indicators of environmental stress. *Environmental and Experimental Botany*, 64, 307-313.
- Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L. (2008) *Plant physiological ecology*. 539p. Springer-Verlag, New York.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima. 531 p.
- Laurance, W.F. 2009. Conserving the hottest of the hotspots. *Biology Conservation* 142(6):1137.
- Laurance, W.F., Delamonica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., Lovejoy, T.E., (2000) Conservation—rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.
- Lemos-Filho, J.P. (2000) Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica*. 23(1): 45-50.
- Li, Y., Xu, M., Sun, O.J., Cui, W. (2004) Effects of root and litter exclusion on soil CO₂ efflux and microbial biomass in wet tropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*. 36: 2111–2114.
- Liakopoulos, G., Nikolopoulos, D., Klouvatou, A., Vekkos, K-A., Manetas, Y., karabourniotis, G. (2006) The photoprotective role of epidermal anthocyanins and surface pubescence in young leaves of grapevine (*Vitis vinifera*). *Annals of Botany*, 98: 257–265.
- Liberato, M.A.R., Gonçalves, J.F.C., Chevreuil, L.R., Nina Jr., A.R., Fernandes, A.V., Santos Jr, U.M. (2006) Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 18: 315-323.
- Lichtenthaler, H.K., Babani, F. (2007) Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45(8): 577-588.
- Lichtenthaler, H.K., Burkart, S. (1999) Photosynthesis and high light stress. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 25, 3-16.
- Long, S.P., Humphries, S., Falkowski, P.G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 45: 633-662.

- Lorenzi, R. (1992) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Plantarum, Nova Odessa
- Lu, C., Zhang, J. (1999) Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*. 50: 1199-1206.
- Ludlow, M.M. (1987) Light stress at high temperature. In: Kyle D.J., Osmond, C.B., Arntzen, C.J. (eds) *Photoinhibition*. Elsevier, Amsterdam. pp 89-109.
- Lüttge, U. (2008) *Physiological Ecology of Tropical Plants*. 2nd Edition. Ed. Springer. 458p.
- Lüttge, U., Berg, A., Naue, M.F.P., Peter, D., Beck, E. (2003) Comparative characterization of photosynthetic performance and water relations of native trees and exotic plantation trees in an Ethiopian forest. *Trees*. 17: 40-50.
- Lüttge, U., Scarano, F.R. (2004) Ecophysiology. *Revista Brasileira de Botânica*. 27(1): 1-10.
- Ma, Y-Z., Holt, N.E., Li, X-P., Niyogi, K.K., Fleming, G.R. (2003) Evidence for direct carotenoid involvement in the regulation of photosynthetic light harvesting. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 4377-4382.
- Marenco, R. A., Gonçalves, J. F. C., Vieira, G. (2001) Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology*, 21, 1311-1318
- Marenco, R.A, Lopes, N.F. (2007) *Fisiologia Vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. Ed. UFV, Viçosa.
- Marenco, R.A., Siebke, K., Farquhar, G.D., Ball, M.C. (2006) Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. *Funct Plant Biol.*, 33, 1103-1113.
- Martinez, C.A., Oliveira, E.D., Legracie Jr., J.R., Approbato, A. (2008) The Effects of elevated CO₂ on tropical trees are related to successional status and soil nutritional conditions. In: Allen, J.F.; Gantt, E.; Golbeck, J.H.; Osmond, B. (eds.). *Photosynthesis: Energy from the Sun: 14th International Congress on Photosynthesis*, Springer.1379–1382.
- Martínez-Ferri, E., Manrique, E., Valladares, F., Balaguer, L. (2004) Winter photoinhibition in the field involves different process in four co-occurring Mediterranean tree species. *Tree Physiology* 24: 981-990.

- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345): 659-668.
- Melo, F.P.L., Dirzo, R., Tabarelli, M. (2006) Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biology Conservation*. 132, 50–60.
- Metzger, J.P., Martensen, A.C., Dixo, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C., Teixeira, A.M.G., Pardini, R. (2009) Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic Forest region. *Biology Conservation*. 142(6):1166-1177.
- Miranda, C.C., Canellas, I.P., Nascimento, M.T. (2007) Caracterização da matéria orgânica do solo em fragmentos de Mata Atlântica e plantios abandonados de eucalipto, Reserva Biológica União, RJ. *Revista Brasileira de Ciências do Solo*. 31:905-916.
- MMA-ICMBIO (MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE & INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE) (2008). Plano de Manejo da Reserva Biológica União. MMA-ICMBIO, Brasília, DF, 04 Encartes + Resumo Executivo.
- MMA-ICMBIO (MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE & INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE) (2010). Proposta de ampliação da reserva biológica união, no estado do rio de janeiro – relatório técnico – 40p.
- Mo, J.; Brown, S.; Peng, S.; Kong, G. (2003) Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology Management*. 175: 573-583.
- Morais, R.R., Gonçalves, J.F.C., Júnior, U.M.S., Dünisch, O., Santos, A.L.W. (2007) Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in Amazonian Tropical three species. *Revista Árvore*. 31(5): 959-966.
- Müller, P., Li, X.-P., Niyogi, K.K. (2001) Non-photochemical quenching: A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125: 1558-1566.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853-858.
- Nepomuceno, A.L., Oosterhuis, D.M., Stewart, J.M. (1998) Physiological responses of cotton leaves and roots to water deficit induced by polyethylene glycol. *Environmental and Experimental Botany*. 40: 29-41.
- Neri, A.V., Campos, E.P., Duarte, T.G., Meira Neto, J.A.A., Silva, A.F., Valente, G.E. (2005) Regeneração de espécies nativas lenhosas sob plantio de *Eucalyptus*

- em área de Cerrado na Floresta Nacional de Paraopeba, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 19(2): 369-367.
- Neve, G., Barascud, B., Descimon, H., Baguette, M. (2008) Gene flow rise with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly (Lepidoptera: Nymphalidae). *BMC Evolutionary Biology*. 8: 84.
- Nilsen, E.T., Orcutt, D.M. (1996) *The Physiology of Plants under Stress: Abiotic Factors*. New York, John Wiley & Sons. 689 pp.
- Nishimura, H., Nakamura, T., Mizutani, J. (1984) Allelopathic effects of p-methane-3,8-diols in *Eucalyptus citriodora*. *Phytochemistry*. 23(12): 2777-2779.
- Nobel, P.S. (2009) *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. 4th Edition, Ed. Elsevier Academic Press, Amsterdam. 582p.
- Nóbrega, A.M.F., Valeri, S.V., Paula, R.C., Silva, A.S. (2008) Regeneração natural em remanescentes florestais e áreas reflorestadas da várzea do rio Mogi-Guaçu, Luiz Antônio, SP. *Revista Árvore*. 32: 909-920.
- 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.
- Oliveira, E.B., Sousa, L.P., Radomski, M.I. (2011) Regeneração natural em sub-bosque de *Corymbia citriodora* no noroeste do Estado do Paraná. *Floresta*. 41(2): 377-386.
- Oliveira, J.G, Alves, P.L.C.A., Magalhães, A.C. (2002) The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea Arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments. *Braz. J. Plant Physiol.*, 14:89-98.
- Ort, D.R. (2001) When there is too much light. *Plant Physiology*. 125: 29-32.
- Osmond, C.B. (1994), What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In Baker, N.R., Bowyer J.R. ed., *Photoinhibition of photosynthesis, from molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific, Oxford, pp.1-24.
- Paiva, L., Oliveira, J.G., Azevedo, R.A., Ribeiro, D.R., Dasilva, M., Vitoria, A.P. (2009), Ecophysiological responses of water hyacinth exposed to Cr³⁺ and Cr⁶⁺. *Environmental and Experimental Botany*, 65, 403-409.
- Panda, D., Sharma, S.G., Sarkar, R.K. (2008) Chlorophyll fluorescence parameters, CO₂ photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete

- submergence and subsequent re-emergence in rice (*Oryza sativa* L.). *Aquatic Botany*. 88: 127-133.
- Pandey, D.M., Kang, K-H., Yeo, U-D. (2005) Effects of excessive photon on the photosynthetic pigments and violaxanthin de-epoxidase activity in the xanthophylls cycle of spinach leaf. *Plant Science*, 168,161-166.
- Pastenes, C, Pimentel, P, Lillo, J (2005) Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *Journal of Experimental Botany*, 56(411): 425-433.
- Pearcy, R.W., Krall, J.P., Sassenrath-Cole, G.F. (2004) Photosynthesis in Fluctuating Light Environments. *In: Neil R. Baker (ed). Photosynthesis and the Environment*. The Netherlands, Kluwer Academic Publishers. pp. 321–346.
- Powles, S.B., Björkman, O. (1982) Photoinhibition of photosynthesis: effect on chlorophyll fluorescence at 77 K in intact leaves and in chloroplast membranes of *Nerium oleander*. *Planta*, 156: 97-107.
- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., Souza, G.M. (2004) Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 16(1): 7-16.
- Prescott, C.E., Blevins, L.L., Staley, C. (2004) Litter decomposition in British Columbia forests: Controlling factors and influences of forestry activities. *BC Journal of Ecosystems and Management*, 5(2):44–57.
- Rabelo, G.R. (2003) Florística e estrutura da comunidade de espécies nativas de Mata Atlântica que colonizam talhões de *Eucalyptus Corymbia* Hook de diferentes idades de plantio e após 6 anos de abandono na Rebio União. Monografia de Graduação. UENF, Campos dos Goytacazes, RJ. 33 p.
- Reigosa, M. J. R., Weiss, O. (2001) Fluorescence Techniques. *In: Reigosa, M.J.R. Handbook of plant ecophysiology techniques*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. pp 155-171.
- Reis, A., Bechara, F.C., Espindola, M.B., Vieira, N.K., Souza, L.L. (2003) Restoration of damaged areas: using nucleation to improve successional processes. *Natureza & Conservação*. 1(1):85-92.
- Reis, F.O., Campostrini, E. (2008) Leaf gas exchange and potential photochemical efficiency of field-grown papaya plants. *Bragantia*. 67(4): 815-822.
- Ribeiro, A.C.C. (2004) Estrutura e Composição florística de lianas em plantios de eucalipto da espécie *Corymbia citriodora* (Hook) L. A. Jonhson & K. D. Hill, de

- diferentes idades, na Reserva Biológica União, RJ. Monografia Graduação. UENF, Campos dos Goytacazes, RJ. 62p.
- Ribeiro, A.C.C. (2007) Efeito da Remoção da Serapilheira no Estabelecimento de Plântulas de Espécies Nativas da Mata Atlântica em Plantios de Eucalipto *Corymbia citriodora* (Hook) L. A. Jonhson & K. D. Hill na Reserva Biológica União, Rio das Ostras, RJ. Dissertação de Mestrado. UENF, Campos dos Goytacazes, RJ. 76p.
- 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. *Biology Conservation*. 142(6):1141-1153.
- Ribeiro, R.F., Souza, G.M., Manzatto, A.G., Machado, E.C., Oliveira, R.F. (2004) Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous Forest gap. *Revista Árvore*, 28: 21-27.
- Ribeiro, R.V., Souza, G.M., Oliveira, R.F., Machado, E.C. (2005) Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(1):149-161.
- Richardson, A.D., Berlyn, G.P. (2002) Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting. *Tree Physiology*, 22: 499–506.
- Riddoch, I., Lehto, T., Grace, J. (1991) Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply. *New Phytologist*, 119(1):137–147.
- Robinson, S.A.; Lovelock, C.E., Osmond, C.B. (1993) Wax as a mechanism for protection against photoinhibition - a study of *Cotyledon orbiculata*. *Botanica Acta*, 106(4): 307-312,
- Rodrigues, P.J.F.P. (2004) A vegetação da Reserva Biológica União e os efeitos de borda na mata atlântica fragmentada. 136 f. Tese de Doutorado. UENF, Campos dos Goytacazes, RJ.
- Rosenquist, E., Wingsle, G., Orgen, E. (1991) Photoinhibition of photosynthesis in intact willow leaves in response to moderate changes in light and temperature. *Physiologia Plantarum*. 83: 390-396.
- Ruban A.V., Horton, P. (1995) Regulation of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22: 221-230.

- Ruf, A., Kuzyakov, Y., Lopatovskaya, O. (2006) Carbon fluxes in soil food webs of increasing complexity revealed by ^{14}C labelling and ^{13}C natural abundance. *Soil Biology and Biochemistry*. 38: 2390-2400.
- Sangha, K.K.; Jalota, R.K.; Midmore, D.J. (2006) Litter production, decomposition and nutrient release in cleared and uncleared pasture systems of central Queensland. *Australian Journal of Tropical Ecology*, 22:177–189.
- Santos Jr., U.M., Gonçalves, J.F.C., 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.
- Santos, M.G., Ribeiro, R.V., Machado, E.C., Pimentel, C. (2009) Photosynthetic parameters and leaf water potential of Five common bean genotypes under mild water deficit. *Biol. Plant.*, 53, 229-236.
- Saporetti Jr., A.W., Meira Neto, J.A.A., Almado, R. (2003) Fitossociologia de sub-bosque de cerrado em talhão de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden no município de Bom Despacho, MG. *Revista Árvore*. 27(6): 905-910.
- Sarijeva, G., Knapp, M., Lichtenthaler, H.K. (2007) Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *Journal of Plant Physiology*, 164: 950-955.
- Sartori, M.S., Poggiani, F., Engel, V.L. (2002) Regeneração da vegetação arbórea nativa no subbosque de um povoamento de *Eucalyptus saligna* Smith. localizado no Estado de São Paulo. *Scientia Forestalis*. 62: 86-103.
- Sayed, O.H. (2003) Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosynthetica*. 41 (3): 321-330.
- Sayer, E.J. (2006) Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*. 80:1-31.
- Sayer, E.J., Tanner, E.V.J. (2010) Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling. *Journal of Ecology*. 98: 1052-1062.
- Scalon, S.P.Q., Mussury, R.M., Rigoni, M.R., Veraldo, F. (2002) Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*, 26(1):1-5.

- Schneider, M.F. (2003) Conseqüências da acumulação de folhas secas na plantação de eucalipto em Zitundo, Distrito de Matutuine. *Boletim de Investigação Florestal*, 3: 37-42.
- Schulze, ED., Beck, E., Müller-Hohenstein, K. (2005) *Plant ecology*. Ed. Springer Berlin/Heidelberg. 702p.
- Senbeta, F., Teketay, D., Näslund, B. (2002) Native woody species regeneration in exotic tree plantations at Munessa-Shashemene Forest, southern Ethiopia. *New Forests*. 24: 131–145.
- Silva, A.S., Oliveira, J.G., DaCunha, M., Vitória, A.P. (2010) Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 22: 245-254.
- Silva, V.D. (2011) Concentração de C, N e razão C/N no solo em plantios abandonados de eucalipto (*Corymbia citriodora* (Hook) L. A. Johnson & K. D. Hill) na REBIO União,RJ: efeito da serapilheira. Monografia de Graduação. UENF. Campos dos Goytacazes, RJ. 54p.
- Silvestre, M.S.M., Ribeiro, A.C.C., Dan, M.L., Tesch, E.R., Villela, D.M., Nascimento, M.T. (2007) Chuva de sementes de espécies nativas da Mata Atlântica em plantios de eucalipto *Corymbia Citriodora* na Reserva Biológica União, RJ. Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu – MG.
- Simões-Araújo, J.L., Rumjanek, N.G., Margis-Pinheiro, M., (2003) Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 15: 33-41.
- Souza, R.C., Freitas A.V., Silva, A.P., Lima, S., Silva, V.D., Villela, D.M., Nascimento, M.T. (2009) Papel da serapilheira sobre a concentração de nutrientes no solo e em folhas de *Xylopia sericea* em plantios abandonados de eucalipto na REBIO União. Anais do III Congresso Latino Americano de Ecologia. São Lourenço – MG.
- Souza, V.C., Lorenzi, H. (2005) *Botânica Sistemática: Guia ilustrado para a identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*. Ed. Instituto Plantarum, 639p.
- Steyermark, J., Maas, P.J.M., Berry, P., Johnson, D.M., Murray, N.A., Rainer, H. (1995) Annonaceae. In: P. E. Berry, B. K. Holst, & K. Yatskievych (eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. 2: 413-462.

- Straus-DeBenedetti, S., Bazzaz, F.A. (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. *In: Tropical forest plant ecophysiology.* (S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith, eds.). Chapman Hall, New York, p.162-186.
- Suguituru, S.S., Silva, R.R., Souza, D.R., Munhae, C.B., Morini, M.S.C. (2011) Ant community richness and composition across a gradient from Eucalyptus plantations to secondary Atlantic Forest. *Biota Neotropica*. 11(1): 369-376.
- Taiz, L., Zeiger, E. (2009), *Fisiologia Vegetal*. Artmed, Porto Alegre
- Takahashi, S., Tamashiro, A., Sakihama, Y., Yamamoto, Y., Kawamitsu, Y., Yamasaki, H. (2002) High-susceptibility of photosynthesis to photoinhibition in the tropical plant *Ficus microcarpa* L. f. cv. Golden Leaves. *BMC Plant Biology*, 2:1-8.
- Tesch, E.R. (2005) Produção de serapilheira em três plantios de eucalipto (*Corymbia citriodora* (Hook) L. A. Johnson & K. D. Hill), de diferentes idades, com sub-bosque de mata nativa em regeneração, na Reserva biológica União, RJ. (Monografia). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.
- Thompson, W.A., Huang, L.K., Kriedemann, P.E. (1992) Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19:19-42.
- Tsonev, T., Velikova, V., Lambreva, M., Stefanov, D. (1999) Recovery of the photosynthetic apparatus in bean plants after high- and low-temperature induced photoinhibition. *Bulgarian Journal of Plant physiology*, 25: 45–53.
- Tsukaguchi, T., Kawamitsu, Y., Takeda, H., Suzuki, K., Egawa, Y. (2003) Water status of flower buds and leaves as affected by high temperature in heat tolerant and heat-sensitive cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Production Science*, 6: 4-27.
- Van Kooten, O., Snel, J.F.H. (1990) The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*. 25: 147-150.
- Vasconcelos, S.S., Zarin, D.J., Capanu, M., Littell, R., Davidson, E.A., Ishida, F.Y., Santos, E.B., Araujo, M.M., Aragão, D.V., Rangel-Vasconcelos, L.G.T., Oliveira, F.D., Mcdowell, W.H., Carvalho, C.J.R. (2004). Moisture and substrate

availability constrain soil trace gas effluxes in an eastern Amazonian regrowth forest. *Global Biogeochemical Cycles* 18, Issue: 2, Publisher: American Geophysical Union, Pages: 1-10.

- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Lima, J.C.A. (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE. 124p.
- Vieira, T.O., Lage-Pinto, F., Ribeiro, D.R., Alencar, T.S., Vitória, A.P. (2011) Estresse luminoso em plântulas de jequitibá rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades de luz. *Vértices*, 13: 129-142.
- Villela, D.M., Nascimento, M.T., Mazurec, A.P., Gonçalves, G.M., Rezende, C.E., (2001) Soil chemical properties under *Eucalyptus citriodora* plantations of different ages after 9-year period of abandonment in União Biological reserve, Rio de Janeiro state, Brazil. 3^o Internattional Conference on Land Degradation and Meeting of the IUSS Subcommittee C – *Soil and Water Conservation*. Rio de Janeiro, Brazil.
- Villela, D.M., Nascimento, M.T., Rezende, C.E., Nascimento, A.C., Mazurec, A.P., Tesch, E. (2004) Effects of regeneration of native species under *Eucalyptus* plantations, after 6-yrs of abandonment, on nutrients concentrations and quantities of litter layer in União Biological Reserve, Rio de Janeiro State, Brazil. In: 4th International symposium environmental geochemistry in tropical countries, Búzios, RJ, Brazil. Anais, Niterói: UFF/Programa de Geoquímica, p. 202-205.
- 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: 307-313.
- Wood, T.E., Lawrence, D., Clark, D.A., Chazdon, R.L. (2009) Rain forest nutrient cycling and productivity in response to large-scale litter manipulation. *Ecology*, 90(1): 109-121.
- Xiong, S.; Nilsson, C. (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*. 87: 984-994.
- Yamane, Y., Y. Kashino, H. Koike, K. Satoh, (1995) Effects of high temperatures on photosynthetic systems in higher plants. 1. Causes of the increase in the fluorescence F_0 level. In: Matis, P. (Ed.) *Photosynthesis: from Light to Biosphere*, vol. IV. Kluwer Academic Publishers, The Hague, pp. 849–852.

- Zar, J.H. (1996) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.
- Zhang, C., Fu, S. (2010) Allelopathic effects of leaf litter and live roots exudates of *Eucalyptus* species on crops. *Allelopathy Journal*, 26: 91-100.
- Zhou Y, Lam, HM, Zhang J (2007) Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. *Journal of Experimental Botany*, 58(5):1207-1217.