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

THALINE ARAÚJO DOS SANTOS

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE *Protium heptaphyllum* MARCH. (BURSERACEAE) EM CONDIÇÕES DE ALAGAMENTO E DOIS AMBIENTES DE LUZ

ILHÉUS-BA
2011

S237 Santos, Thaline Araújo dos.
Aspectos ecofisiológicos de Protium heptaphyllum March. (Burseraceae) em condições de alagamento e dois ambientes de luz / Thaline Araújo dos Santos. – Ilhéus, BA: UESC, 2011.
xiv, 59f. : il.

Orientador: Marcelo Schramm Mielke.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e conservação da Biodiversidade.
Inclui bibliografia.

1. Biodiversidade – Conservação. 2. Mata Atlântica – Condições ambientais. 3. Plantas – Efeito da luz. 4. Crescimento (Plantas). I. Título.

CDD 333.95

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

THALINE ARAÚJO DOS SANTOS

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE *Protium heptaphyllum* MARCH. (BURSERACEAE) EM CONDIÇÕES DE ALAGAMENTO E DOIS AMBIENTES DE LUZ

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz-UESC, como parte dos requisitos para a obtenção do título de mestre.

Área de concentração: Ecologia e conservação de populações.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke
Co-Orientador: Prof. Dr. Fábio Pinto Gomes

ILHÉUS-BA
2011

THALINE ARAÚJO DOS SANTOS

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE *Protium heptaphyllum* MARCH. (BURSERACEAE) EM CONDIÇÕES DE ALAGAMENTO E DOIS AMBIENTES DE LUZ

Ilhéus, 15 de abril de 2011

Dr. Marcelo Schramm Mielke
DCB/UESC
(Orientador)

Dr. André Márcio Araújo Amorim
DCB/UESC

Dr. Eduardo Mariano Neto
UFBA

Dr. Rogério Ferreira Ribas
UFRB
(Membro externo)

DEDICATÓRIA

À minha família: minha mãe Jucélia, minhas irmãs Thássia e Thalita e minha sobrinha Giullia Luísa, que me incentivaram, apoiaram, suportaram e me ajudaram na realização deste trabalho.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela presença constante em minha vida, me fazendo superar todos os obstáculos;

À minha família, pela paciência, compreensão e colaboração. As dificuldades foram muitas, mas foi por vocês que eu superei todas elas. Obrigada!;

Ao meu cunhado Anderson, pela ajuda com o computador (que não foram poucas...);

Ao meu orientador, pela firme orientação, competência e honradez como profissional;

Ao professor Fábio Gomes, pelas contribuições valiosas e pelo senso de humor;

À Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), pela minha formação profissional e pela viabilização para a realização deste trabalho;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, pela oportunidade concedida;

À professora Fernanda Gaiotto, pela indicação de orientação e pelo incentivo a cursar o mestrado;

À professora Eliana Cazetta, por aceitar ser minha orientadora, foi por causa dela que eu prestei a seleção de mestrado;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ), pela concessão da bolsa de mestrado;

Aos professores do curso, pelos conhecimentos ensinados;

Ao professor Luiz Alberto, pela indicação da espécie para o estudo;

A José Lima, pela contribuição no reconhecimento das mudas no campo e pelas informações sobre a espécie;

Ao Senhor Luis Freire e aos funcionários do *Campus*, pelo apoio na montagem dos experimentos;

À Seu Manoel (Adelino), pelos momentos de descontração, apoio e incentivo nos experimentos;

À Seu Agnelo e aos professores Jadergudson e Aníbal pela ajuda com as ‘pragas’ que apareceram no caminho;

Aos amigos do Centro de Microscopia Eletrônica (CME) da UESC: Allan, Emilly, Martielly, Diego, Augusto, Laís em especial a Valéria, Ariana e Romária, pelos ensinamentos das técnicas, amizade e apoio na realização do projeto;

À Vânia, pela disponibilização da senha do computador do Laboratório de Fisiologia Vegetal;

À Daniela, pelas conversas e momentos de descontração naquelas horas em que as energias pareciam ter exaurido;

Aos colegas da primeira turma de Ecologia da UESC: Anderson, Flávia, Larissa, Sara, Ricardo, Pedro, Luciana, Gabriel e, em especial a Melina, que mesmo sem ter percebido me apoiou no momento em que eu mais precisava, com palavras de incentivo. Valeu!;

Aos amigos de longa data Diana, Deyna, Leandro e Mayana;

Ao professor Francisco Carlos Fernandes de Paula, pelo empréstimo do aparelho utilizado para as medições de potencial de oxidação-redução (Eh);

À professora Delmira, pela contribuição na parte de anatomia;

À professora Larissa, pelos ensinamentos no laboratório;

À aluna de Iniciação científica, Hellen;

Aos membros da Banca Examinadora de Defesa, professores André Amorim, Eduardo Mariano Neto e Rogério Ferreira Ribas, por ter aceitado o convite para participar da banca e pelas sugestões dadas para finalização deste trabalho;

Àqueles que colocaram pedras no caminho, pois "Com as pedras do caminho construímos nossos muros de resistência!";

À todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Indivíduo adulto de *P. heptaphyllum* no *campus* da UESC.	5
Figura 2	*P. heptaphyllum*. Frutos imaturos (verdes) e maduros (vermelhos) mostrando o arilo que serve de atração para fauna.	6
Figura 3	Esquema de montagem do experimento de alagamento e sombreamento em plantas jovens de *Protium heptaphyllum*: a) sombra moderada; b) sombra densa.	17
Figura 4	Medições de oxigênio em plantas jovens de *Protium heptaphyllum*: a) detalhe do aparelho utilizado para as medições do potencial de oxidação-redução.	17
Figura 5	Sensores de radiação luminosa S-LIA-M003 acoplada a estações climatológicas Hobo Micro Station Logger (Onset, USA).	18
Figura 6	Distribuição de freqüência para a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) nos tratamentos sombra densa e sombra moderada. (n = 2848). Somente foram considerados os dados coletados entre 6:00 e 18:00.	23
Figura 7	Cursos diurnos da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), da temperatura do ar (Ta) e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV), no pleno sol (símbolo branco), na sombra moderada (símbolo cinza) e na sombra densa (símbolo preto). Ilhéus, BA, 6 de junho de 2010.	24
Figura 8	Potencial de oxidação-redução (Eh) medido ao longo do período de alagamento.	25
Figura 9	Plantas jovens de *P.heptaphyllum* submetidas ao alagamento do solo por 38 dias, mostrando as lenticelas: 8a – Sombra moderada; 8b – sombra densa.	26
Figura 10	Valores médios da condutância estomática (gs) e da taxa fotossintética líquida (A) em plantas jovens de *P. heptaphyllum* alagadas e não-alagadas (controle) em ambientes de sombra moderada (A, B) e de sombra densa (C, D). n = 3. Comparações de médias pelo teste-T (* $p < 0,10$; ** $p < 0,05$; *** $p < 0,01$).	27
Figura 11	Relações percentuais para a taxa fotossintética líquida (símbolos pretos) e a condutância estomática (símbolos brancos) medidas em plantas jovens de *P. heptaphyllum* alagadas e não alagadas em ambientes de sombra moderada (círculos) e sombra densa (triângulos). (n = 3).	29
Figura 12	Área foliar (AF, A) e massa foliar específica (MFE, B) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento em ambientes	29

de sombra moderada e sombra densa por um período de 38 dias. n = 8.

Figura 13 Razões de massa de folhas (RMF, A), de caules (RMC, B) e de raízes (RMR, C) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento em ambientes de sombra moderada e sombra densa por um período de 38 dias. n = 8. Comparações de médias pelo teste-T (*** p < 0,01). 30

Figura 14 Taxa de crescimento relativo (TCR, A) e taxa assimilatória líquida (TAL, B) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento em ambientes de sombra moderada e sombra densa por um período de 38 dias. n = 8. Comparações de médias pelo teste-T (* p < 0,10). 31

Figura 15 Secção transversal da folha de *P. heptaphyllum* submetida a dois níveis de intensidade luminosa (sombra moderada, A e B e sombra densa, C e D) dois regimes hídricos do solo (alagada, B e D e controle, A e C). ADX= face adaxial; ABX= face abaxial; PE= parênquima esponjoso; PP = parênquima paliçádico; FV = feixe vascular; E = estômato; EI = espaço intercelular; * = cristais prismáticos. 34

Figura 16 Secções transversais de raízes de *P. heptaphyllum* mostrando a formação de aerênquima. (A) Sombra moderada e controle; (B) sombra moderada e alagada; (C) sombra densa e controle e (D) sombra densa e alagada. Ep = epiderme; Cx = córtex; Ae = aerênquima; F = floema; X = xilema; CS = canais secretores. 35

Figura 17 Arquitetura foliar de plantas jovens de *P. heptaphyllum* em dois ambientes de sombra: a) sombra moderada; b) sombra densa. 38

LISTA DE QUADROS E TABELAS

Quadro 1	Variáveis utilizadas com seus respectivos símbolos e unidades.	21
Tabela 1	Valores médios, mínimos e máximos da radiação fotossinteticamente ativa total diária (RFA), da temperatura média do ar (Ta) e do déficit de pressão de vapor (DPV) antes e durante o período de alagamento do solo. Ilhéus, BA, Brasil. Para RFA e DPV foram considerados apenas os dados obtidos entre 06:00 e 18:00. Dados coletados entre 15/12/2009 e 18/06/2010.	22
Tabela 2	Anatomia foliar de plantas jovens de *P. heptaphyllum* cultivadas em dois níveis de disponibilidade luminosa (sombra moderada e sombra densa) e dois níveis de água no solo (alagado e controle) por 38 dias. As médias não diferem entre si pelo teste t ($p>0,05$; $n=3$).	33

SUMÁRIO

RESUMO	xi
ABSTRACT	xiii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	4
2.1. Descrição Botânica de *Protium heptaphyllum* March.	4
2.2. Sistema Agroflorestais (SAFs)	6
2.3. Matas Ciliares	9
2.4. Tolerância a sol e sombra	12
2.4.1. Respostas das plantas às condições de sol e sombra	12
2.5. Alagamento do solo	14
3. MATERIAL E MÉTODOS	16
3.1. Área de estudo e material vegetal	16
3.2. Condições de cultivo	16
3.3. Determinação do potencial de oxidação-redução (Eh)	17
3.4. Microclima	18
3.5. Crescimento	19
3.6. Trocas gasosas foliares	19
3.7. Estudo anatômico	20
3.8. Análise estatística	21
4. RESULTADOS	22
5. DISCUSSÃO	36
6. IMPLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO	46
7. CONCLUSÃO	50
8. REFERÊNCIAS	51

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE *Protium heptaphyllum* MARCH. (BURSERACEAE) EM CONDIÇÕES DE ALAGAMENTO E DOIS AMBIENTES DE LUZ

RESUMO

As florestas tropicais são conhecidas por apresentar uma grande diversidade e riqueza biológica, entretanto ultimamente, a degradação ambiental, muitas vezes em decorrência das atividades antrópicas, tem contribuído para reduzir a biodiversidade a níveis alarmantes. A fragmentação florestal tem sido considerada uma das maiores ameaças à biodiversidade. Este fenômeno está amplamente distribuído em todos os ecossistemas florestais e associado à expansão de fronteiras e a implantação de cultivos agrícolas e/ou pastagens. O processo de fragmentação causa modificações na estrutura e dinâmica da paisagem, alterando as relações ecológicas entre fauna e flora que pode causar a extinção de algumas espécies. Diante de tal realidade, torna-se necessário propor estratégias para recuperação e/ou restauração destas áreas, tendo em vista minimizar os efeitos negativos decorrentes dos processos de fragmentação e/ou degradação florestal. A maioria dos programas de restauração e recuperação florestal tem priorizado a utilização de espécies nativas, por contribuírem para conservação da biodiversidade local. *Protium heptaphyllum* March. (Burseraceae), conhecida como breu-branco, amescla ou anime e outros, é uma espécie arbórea com ampla distribuição geográfica e ocorrendo em diferentes ecossistemas, como restingas, matas ciliares e floresta ombrófila. Seus frutos são extremamente atrativos à fauna, o que torna a espécie recomendável para o reflorestamento de áreas degradadas. A exploração comercial da espécie é puramente extrativista e se destina a extração da resina aromática, amplamente utilizada na medicina popular, na calafetagem de embarcações e em rituais religiosos. Atualmente, os recursos florestais não-madeireiros consistem em fonte de alimento e geração de renda, daí a importância do desenvolvimento de estudos que visem fornecer subsídios para utilização sustentável dos recursos naturais. Dessa forma, o presente estudo tem por objetivo ampliar os conhecimentos sobre os mecanismos adaptativos de *P. heptaphyllum*, mediante o estudo de aspectos ecofisiológicos, visando ampliar a disponibilidade de dados sobre a autoecologia da espécie para a elaboração de projetos de restauração e recuperação de áreas degradadas. Para tanto foram avaliadas as características da morfoanatomia foliar, trocas gasosas e crescimento em plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento do solo e dois ambientes de luz. Foram realizados dois experimentos independentes e simultâneos, onde as plantas foram cultivadas em dois níveis de sombreamento: sombra moderada (15,3 a 22,9 mol fótons m^{-2} d^{-1}) e sombra densa (3,2 a 5,2 mol fótons m^{-2} d^{-1}). Metade das plantas em cada ambiente de luz foi alagada e a outra metade mantida como controle. Avaliou-se a taxa fotossintética líquida (A), a condutância estomática (gs), as razões de massa de folhas (RMF), caules (RMC) e raízes (RMR), a taxa de crescimento relativo (TCR) e a taxa assimilatória líquida (TAL). Os maiores valores de TCR e TAL foram verificados em ambiente de sombra moderada. As plantas submetidas ao alagamento do solo apresentaram diminuições significativas de A e gs, as quais foram mais pronunciadas na

sombra moderada do que em sombra densa. Em sombra moderada, o alagamento provocou aumentos na RMF e RMC e diminuição significativa da RMR. Em sombra densa, a RMF aumentou, a RMC diminuiu e a RMR não foi afetada. A espécie estudada apresentou potencial para ser utilizada em programas de restauração, uma vez que a plasticidade fenotípica apresentada pelas plantas jovens desta espécie levou ao desenvolvimento de diversas alterações morfológicas, anatômicas e fisiológicas em função das condições experimentais. Além disso, a utilização de espécies nativas de múltiplos usos como *P. heptaphyllum* em programas de restauração florestal é de fundamental importância para que os proprietários de terra possam obter rentabilidade nessas áreas e se interessem em utilizar práticas de manejo adequadas em suas propriedades.

Palavras-chave: Condutância estomática, Mata Atlântica, taxa assimilatória líquida, taxa de crescimento relativo, taxa fotossintética líquida.

ECOPHYSIOLOGICAL ASPECTS OF *Protium heptaphyllum* MARCH (BURSERACEAE) UNDER SOIL FLOODING AND TWO LIGHT ENVIRONMENTS

ABSTRACT

Tropical forests are known to exhibit a great diversity and biological richness; however the environmental degradation, often as a result of human activities, has contributed to reduce biodiversity at an alarming rate. Forest fragmentation has been considered a major threat to biodiversity. This phenomenon is widely distributed in all forest ecosystems and associated with the expansion of human settlements and establishment of crops or pastures. The fragmentation process causes changes in the landscape structure and dynamics, altering the ecological relationships between fauna and flora, causing species extinction. Face to this reality, strategies for recovery and restore those areas, in order to minimize the negative effects of the fragmentation processes and forest degradation, are necessary. Forest restoration programs have focused on the use of native species, contributing to local biodiversity conservation. *Protium heptaphyllum* March. (Burseraceae), known as “breu-branco”, “amescla”, “anime” among others, is a tree species with wide geographic distribution and occurring in different ecosystems, such as sand coastal ecosystems, riparian forests and rain forests. Its fruits are highly attractive to wildlife, which makes the species recommended for reforestation of degraded areas. The commercial exploitation of this species is intended purely extractive and the extraction of aromatic resin is widely used in folk medicine, in caulking ships and in religious rituals. Currently, non-timber forest resources are important source of food and income generation, evidencing the importance of developing studies that aim to provide subsidies for sustainable use of natural resources. In this way, this study aims to analyze some ecophysiological aspects related to the adaptive mechanisms of *P. heptaphyllum*, aiming at expanding the availability of data on the species autoecology for its use in forest restoration projects. Leaf morpho-anatomy, leaf gas exchange and growth of *P. heptaphyllum* seedlings subjected to soil flooding and two light environments were analyzed. Two independent and simultaneous experiments were conducted in which plants were grown in two shade levels: moderate shade (15.3 to 22.9 mol photons m^{-2} d^{-1}) and dense shade (3.2 to 5.2 mol photons m^{-2} d^{-1}). Half of the plants in each light environment were flooded and the other half kept as control. Net photosynthetic rate (A), stomatal conductance (gs), leaf (RMF), stems (RMC) and roots (RMR) mass ratios, the relative growth rate (TCR) and net assimilation rate (TAL) were evaluated. The highest TCR and TAL values were observed in moderate shade. Plants subjected to soil flooding showed significant decreases in A and gs, which were more pronounced in moderate shade than in dense shade. In moderate shade, flooding caused increases in the RMF and RMC and significant decrease in RMR. In dense shade, RMF increased, RMC decreased and RMR was not affected. *P. heptaphyllum* can be used in riparian forest restoration programs, since the phenotypic plasticity displayed by the young plants led to the development of various morphological, anatomical and physiological changes as a function of light and soil water treatments. Additionally, the use of multiple use native

species, such as *P. heptaphyllum*, in forest restoration programs is of fundamental importance for the landowners to achieve profitability in these areas and make them interested in using suitable management practices on their properties.

Keywords: stomatal conductance, atlantic rain forest, net assimilation rate, relative growth rate, net photosynthetic rate.

1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são conhecidas como os biomas com maior diversidade e riqueza de espécies (BENATI *et al*., 2005), apresentando um complexo conjunto de ecossistemas e uma significativa diversificação da fauna e da flora, o que favorece a existência de uma variedade de nichos ecológicos. Entretanto, a crescente degradação ambiental, muitas vezes causada pelas atividades antrópicas, tem contribuído para reduzir a biodiversidade a níveis alarmantes. Segundo Primack e Rodrigues (2001) as maiores ameaças à biodiversidade em decorrência das atividades antrópicas são: destruição, fragmentação e degradação do habitat, superexploração das espécies para uso humano, introdução de espécies exóticas e o aumento de ocorrência de doenças.

A fragmentação florestal, uma das muitas formas de degradação ambiental, tem sido considerada como uma das maiores causas da perda da biodiversidade. A fragmentação consiste na substituição de grandes áreas de floresta nativa (áreas contínuas) em fragmentos pequenos e isolados. O processo de fragmentação pode resultar de causas naturais, como aumento do nível do mar, ou não naturais, resultante das interferências humanas, como a substituição de mata nativa por áreas de cultivos agrícolas e/ou de pastagens, gerando mosaicos de vegetação mais ou menos isolados. A fragmentação resulta no decréscimo no tamanho da população e da variabilidade genética podendo até levar a extinção de espécies raras. O tamanho, a forma, o grau de isolamento, a conectivamente entre fragmentos e o efeito de borda determinam as condições de vida nessas áreas (BRASIL, 2003), desde o número de espécies que podem existir nos fragmentos até a taxa de extinção.

Neste contexto, as áreas de matas ciliares, mesmo protegidas por legislação federal, também estão sendo alvo de todo tipo de degradação devido às atividades antrópicas. Essas áreas são diretamente afetadas pela construção de hidrelétricas, abertura de estradas e implantação de culturas agrícolas e/ou pastagens. Diante da intensa degradação ambiental, torna-se necessário encontrar estratégias de manejo adequadas para recuperar e/ou restaurar estas áreas, tendo em vista minimizar os efeitos negativos decorrentes dos processos de fragmentação e/ou degradação florestal.

O conhecimento a cerca da auto-ecologia das espécies vegetais de diferentes estágios sucessionais é extremamente importante para compreender o comportamento das espécies em sua área de ocorrência, visando obter sucesso de programas que visem

à recuperação e restauração de áreas degradadas. A escolha de espécies adequadas deve levar em consideração, a ocorrência natural na área a ser restaurada, as características quanto à tolerância à luminosidade e à exigência de umidade do solo, aclimatação a solos pobres em nutrientes e o grau de interação fauna e flora, ou seja, deve-se optar por espécies vegetais que possuam frutos atrativos à fauna. Quanto maior o grau de interação, maior número de espécies envolvidas e, consequentemente, maior suporte para restauração e recuperação da resiliência local.

Luz, água e temperatura são alguns fatores que determinam a resposta fotossintética das folhas e influenciam o desenvolvimento das plantas. O excesso ou falta de qualquer um desses fatores podem limitar o crescimento das plantas (LIMA *et al*., 2010a; LIMA JUNIOR, 2006). Entre estes fatores, a luz ou o grau de tolerância à luminosidade contribui para identificar o *status* de sucessão das espécies, o que pode ser fundamental para programas de restauração e recuperação de áreas degradadas.

Quando submetida ao estresse, a planta passa por uma sucessão de fases características: fase de alarme, de resistência e de exaustão. Na primeira, ocorre perda de estabilidade das estruturas e funções responsáveis pelas atividades vitais. Na segunda, se a intensidade do fator de estresse não for alterada, as sínteses protéicas reconstituirão as substâncias de proteção e o organismo tem suas funções estabilizadas novamente, levando à adaptação. A fase de exaustão ocorre quando o estresse é demorado ou a intensidade do fator de estresse aumenta, o que pode ocasionar em morte da planta (LARCHER, 2000). As plantas têm desenvolvido muitos mecanismos de tolerância para sobreviverem ao estresse, através de modificações moleculares, morfológicas, fisiológicas e anatômicas. Dessa forma, as respostas das plantas em relação ao estresse ambiental podem ser de fundamental importância por contribuírem para a compreensão da distribuição local das espécies, auxiliando na escolha de sistemas de plantios adequados e na implementação de programas de conservação das espécies.

Protium heptaphyllum March (Burseraceae) é uma espécie arbórea popularmente conhecida por diversos nomes, dentre eles amescla, anime, breu branco verdadeiro e outros. É uma espécie que ocorre em todo o território brasileiro seja em solos arenosos, secos ou úmidos. A casca dessa planta é rica em resina aromática utilizada tanto para fins medicinais quanto para rituais religiosos (incensos) (BANDEIRA *et al*., 2002).

Trata-se de uma espécie de grande interesse ecofisiológico e econômico, podendo ser recomendada para utilização na recuperação e restauração de áreas degradadas.

As pesquisas sobre esta espécie restringem-se a descrição de seus compostos químicos, bastante utilizados pela indústria. Estudos ecofisiológicos quase não existem e por este motivo não se sabe o real *status* de conservação desta espécie. A compreensão das estratégias ecofisiológicas de uma determinada espécie de ocorrência natural em ambientes contrastantes, como as áreas de matas ciliares e restingas, pode indicar a existência de mecanismos distintos de sobrevivência dessa espécie, como também sua plasticidade fisiológica para colonizar estes ambientes extremos.

Dessa forma, o presente estudo tem por objetivo ampliar os conhecimentos sobre os mecanismos adaptativos de *P. heptaphyllum*, mediante o estudo de aspectos ecofisiológicos, visando ampliar a disponibilidade de dados sobre a autoecologia da espécie para a elaboração de projetos de restauração e recuperação de áreas degradadas. Para tanto foram avaliadas as características da morfoanatomia foliar, trocas gasosas e crescimento em plantas jovens de *P. heptaphyllum* em condições de alagamento e dois ambientes de luz.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Descrição botânica de *Protium heptaphyllum* March.

A família Burseraceae pertencente a ordem Sapindales, classe dicotiledôneas e subclasse rosidae (RÜDIGER *et al*., 2007), compreende aproximadamente 800 espécies distribuídas entre 16 a 20 gêneros, amplamente distribuída nas regiões tropicais e subtropicais, sendo que a maior riqueza de espécies é encontrada na América do Sul.

A família é constituída de árvores ou mais raramente arbustos, porém algumas espécies podem atingir o dossel da floresta. As folhas são alternas ou raramente opostas, compostas e imparipinadas. As flores são pequenas e unissexuadas, de cor creme, amarela, verde ou vermelha. Os frutos são drupas ou mais raramente cápsulas (RIBEIRO *et al*., 1999). Uma das características mais marcantes da família é a presença de resina aromática rica em óleos essenciais e triterpenos, que endurece quando em contato com o ar, denominado de almécega, resina de almécega, breu-branco e breu de Burseráceas, presente em quase todas as espécies.

O gênero *Protium* é o principal representante da família com aproximadamente 150 espécies (BANDEIRA *et al*., 2002). Estima-se que mais de 80% das espécies de Burseraceae pertencem ao gênero *Protium*. Além de ser o gênero com maior número de espécies é também o mais heterogêneo e um dos gêneros mais conhecidos da América do Sul (FINE *et al*., 2005; SIANI *et al*., 1999), sendo a Amazônia o principal centro de diversidade (AGUILAR-SIERRA e MELHEM, 1998), com 73 espécies, sendo que 42 são endêmicas representando aproximadamente 60% de todas as espécies (FINE *et al*., 2005). As árvores pertencentes a este gênero são conhecidas por diversos nomes populares como: anime, Almécega, almíscar, breu, breu-branco ou goma-limão (RÜDIGER *et al*., 2007). Algumas espécies deste gênero apresentam frutos aromáticos e comestíveis como *P. icicariba* March., cujas sementes produz óleo que pode ser utilizado como substituto do azeite.

Protium heptaphyllum March. (Figura 1) é uma espécie nativa em quase todo o território brasileiro, ocorrendo tanto em matas de terra firme, em solo argiloso, solos inundáveis, quanto em solos bem drenados da região Amazônica, Maranhão, Piauí, Bahia, Minas Gerais e Goiás (MATOS, 1997; CITÓ *et al*., 2006), e em países como

Suriname, Colômbia, Venezuela e Paraguai (CITÓ *et al*., 2006; VIEIRA JUNIOR *et al*., 2005).

P. heptaphyllum é uma árvore pequena de 10 a 20 metros de altura, dotada de copa densa e oblonga, com tronco espesso de 40 a 60 cm de diâmetro na base, casca vermelho-escura, folhas opostas e imparipinadas, contendo de 5 a 7 folíolos. Suas flores são avermelhadas, dispostas em inflorescências fasciculadas axilares, actinomorfas, diclamídeas com corola dialipétala e ovário súpero, seus frutos do tipo cápsula são coriáceos e deiscentes e possuem pericarpo avermelhado, quando maduro (DALY, 2009; MATOS, 1997) contendo de uma a quatro sementes, envoltas em arilo branco e carnoso, sendo consumido por muitas espécies de aves (Figura 2) (MATOS, 1997). As flores são polinizadas por insetos e os frutos dispersos por aves (ornitocoria).

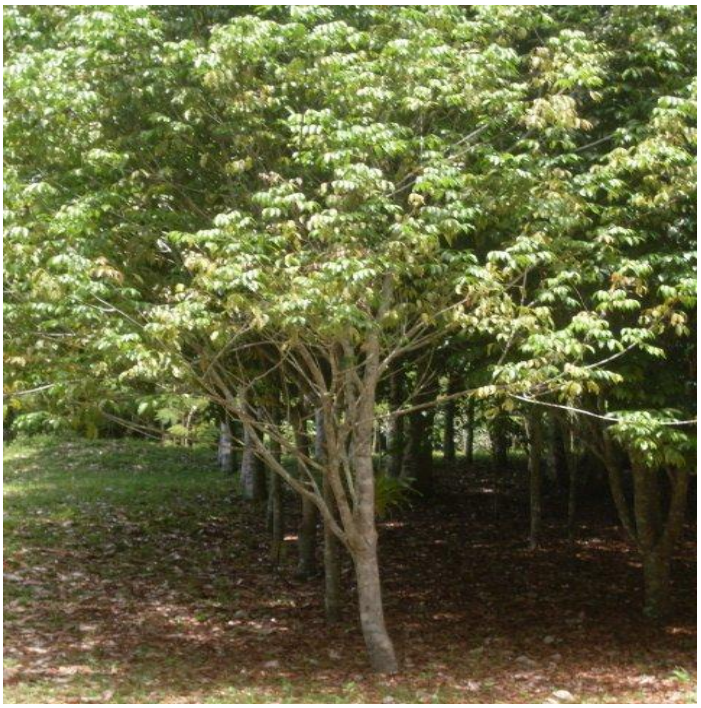

Figura 1. Indivíduo adulto de *P. heptaphyllum* no *campus* da UESC.

Esta espécie exsuda por incisão do caule um oleo-resina de cor branco-esverdeada e de aroma agradável, utilizada na fabricação de tintas e vernizes; na calafetagem de embarcações, aumentando a resistência da madeira ao ataque de

xilófagos e decompositores; e em cosméticos e repelentes de insetos. É também muito utilizada na medicina popular como analgésico, cicatrizante, expectorante, curativos, anti-séptico, antiinflamatório e antialérgico e em rituais religiosos (incenso) (RÜDIGER *et al*., 2007; SIANI *et al*., 1999; BANDEIRA *et al*., 2002, MAIA *et al*., 2000).

Figura 2. *P. heptaphyllum*. Frutos imaturos (verdes) e maduros (vermelhos) mostrando o arilo que serve de atração para fauna.
Fonte: arvores.brasil.com.br

As pesquisas sobre esta espécie restringem-se a descrição de seus compostos químicos, bastante utilizados pela indústria. Segundo o Ministério do Meio Ambiente (MMA) na sua Instrução Normativa nº 6 de setembro de 2008, *P. heptaphyllum* encontra-se com deficiência de dados cujas informações sobre distribuição geográfica, ameaças/impactos e usos, não permite enquadrá-la com segurança na condição de espécie ameaçada.

2.2. Sistemas agroflorestais (SAFs)

Um dos grandes desafios dos dias atuais é a conservação da biodiversidade, devido ao aumento das atividades antrópicas sobre os ecossistemas naturais. Uma consequência dessas atividades é a fragmentação florestal, onde áreas originalmente

cobertas por grandes extensões florestais estão sendo destruídas cedendo lugar para pastagens, agricultura e construção de cidades, que, por sua vez tem causado danos, muitas vezes, irreparáveis à biodiversidade.

Nas florestas tropicais, grande parte dos remanescentes florestais existentes encontra-se reduzidos a fragmentos isolados, extremamente perturbados e pouco protegidos. O grau de isolamento dos fragmentos pode gerar profundas transformações na dinâmica populacional de animais e vegetais (BOTREL, 2002). Uma estratégia para reduzir os efeitos causados pela fragmentação florestal é a implantação de sistemas agroflorestais ou SAFs, que se destacam como alternativa viável do uso da terra, pois integra sustentabilidade com a preservação dos recursos naturais.

O sistema agroflorestal é uma forma tradicional de uso da terra, onde é feita a combinação de espécies lenhosas (árvores, arbustos) com cultivos agrícolas e/ou com animais, na mesma área, de forma sequencial ou simultânea, que interagem econômica e ecologicamente (ASSIS JUNIOR *et al*., 2003; VIEIRA *et al*., 2003). Segundo o Ministério do Meio Ambiente (MMA) na sua Instrução Normativa nº 5 de 2009, os SAFs são sistemas de uso e ocupação do solo com elevada diversidade de espécies e interações entre os seus componentes.

Os SAFs são modelos de usos da terra que mais se assemelham, ecologicamente, aos ecossistemas naturais sendo considerados como uma alternativa promissora de utilização sustentável da terra em países tropicais em desenvolvimento (SANTOS e PAIVA, 2002), pois incluem práticas de manejo que visam otimizar a extração de recursos naturais aliada à conservação da biodiversidade. Para ser considerado sustentável, um modelo de uso da terra deve ser capaz de manter seu potencial de produção por várias gerações.

A presença de espécies arbóreas nativas em sistemas agroflorestais permite a captura de nutrientes e água das camadas mais profundas do solo, garantindo reciclagem mais eficiente e melhor utilização dos recursos naturais. Em um estudo sobre estimativa de biomassa de SAFs das várzeas do rio Juba no Pará, Santos *et al*. (2004) comprovaram a importância dos SAFs como assimiladores de carbono, surgindo como alternativa para absorção de dióxido de carbono (CO_2) e consequente diminuição do efeito estufa. O potencial dos SAFs como assimiladores de carbono varia de acordo com o tipo de sistema utilizado, a composição e idade das espécies vegetais que compõem o

sistema, a localização geográfica, os fatores ambientais e as práticas de gestão empregadas (JOSE, 2009).

Com relação à exploração das culturas agrícolas, os SAFs podem garantir benefícios diretos e indiretos aos produtores, pois favorecem a diminuição de insumos, possibilitam a extração de produtos como madeira, frutos, cereais, resinas, óleos essenciais que podem ser utilizados tanto para consumo (subsistência) quanto para fins comerciais.

Do ponto de vista ecológico, a integração de árvores, cultivos agrícolas e/ou animais em SAFs podem promover controle da erosão e degradação dos solos (JOSE, 2009), garantir a conservação dos fragmentos florestais e de espécies vegetais de importância ecológica (espécies que conferem abrigo e alimento para a fauna, espécies com risco de extinção e espécies endêmicas) e conservação e recuperação de nascentes e cursos d'água. Além disso, pode ser considerado como uma solução alternativa para a recuperação de áreas degradadas (restauração ecológica) e Área de Proteção Permanente (APP) desde que sejam utilizadas espécies nativas e com valor econômico, envolvendo reconstituição e recuperação do solo e da paisagem. Além disso, podem atuar como corredores ecológicos interligando fragmentos florestais e como zona de amortecimento em regiões de entorno de parques ecológicos e/ou reservas.

Além da importância ecológica, os SAFs apresentam-se como uma opção para os agricultores devido à diversificação da produção e geração de renda. Em relação aos monocultivos, os SAFs apresentam algumas vantagens socioeconômicas como: a utilização de uma diversidade de espécies, permitindo obtenção de uma maior variedade de produtos para comercialização em uma mesma área em diferentes épocas do ano; diminuição da necessidade de adubação inorgânica aumentando a qualidade dos alimentos e diminuindo os custos no manejo das árvores (herbicidas, pesticidas) e aumento da fixação do homem no campo, pois áreas de SAFs podem ser usadas permanentemente, aproveitando melhor a mão-de-obra familiar.

No sul da Bahia, o principal tipo de sistema agroflorestal são as cabrucas. Tradicionalmente, este sistema era baseado na monocultura do cacau, onde o sub-bosque é raleado e as árvores mais altas são preservadas com o objetivo de conferir sombra ao cacau (*Theobroma cacao* L.). Diante da atual crise cacaueira e a epidemia causada pela vassoura-de-bruxa, muitos produtores têm procurado alternativas econômicas o que tem intensificado o desmatamento nas áreas de cabrucas e

remanescentes florestais devido a implantação de pastagens ou outras culturas que garantam um maior retorno financeiro. Neste sentido, os estudos sobre os aspectos ambientais e características agronômicas de árvores, bem como a avaliação de seu potencial econômico, são essenciais para a escolha de espécies que, quando utilizadas, agreguem valor econômico às explorações agrícolas, como as cabrucas, e a conservação da biodiversidade (RICE e GREENBERG, 2000).

As cabrucas têm desempenhado um papel importante para conservação da biodiversidade. Desta forma, além de gerar recursos financeiros, este sistema podem conservar recursos hídricos, fragmentos florestais e espécies arbóreas com valor agroeconômico e ecológico. Além disso, as cabrucas podem funcionar como corredores ecológicos, áreas de forrageamento e abrigo para a fauna e, muitas vezes, como o único tipo de habitat florestal disponível (FARIA e BAUMGARTEN, 2007).

Vários estudos têm demonstrado que as cabrucas são habitat biologicamente ricos, abrigando espécies comumente encontradas em áreas de floresta, entretanto a riqueza e diversidade de espécies dessas áreas parecem está relacionada à proximidade destas com os remanescentes florestais (RICE e GREENBERG, 2000; FARIA e BAUMGARTEN, 2007; FARIA *et al*., 2007).

Desta forma, as cabrucas têm contribuído para conservação de parte da cobertura florestal formando refúgios e corredores ecológicos para a circulação de animais e dispersão de sementes entre fragmentos florestais. Entretanto, as práticas de gestão que vem sendo utilizadas comprometem a sobrevivência a longo prazo das espécies arbóreas e, consequentemente, da fauna silvestre associada, sendo necessário o manejo adequado para potencializar as interações positivas, minimizando os impactos negativos, oferecendo recursos e nichos para uma variedade de espécies nativas da fauna e flora (ROLIM e CHIARELLO, 2004).

2.3. Matas ciliares

Atualmente, discute-se muito sobre a importância e necessidade de preservar e recuperar áreas degradadas. As atividades humanas como desmatamento, queimadas tem contribuído para reduzir a cobertura vegetal a pequenos fragmentos, o que compromete a variabilidade genética podendo levar a extinção de espécies raras, reduzindo assim a biodiversidade.

As áreas de matas ciliares também foram alvo da degradação devido às atividades antrópicas. São áreas diretamente afetadas pela crescente urbanização, construção de hidrelétricas, abertura de estradas, implantações de culturas agrícolas e pastagens (FERREIRA e DIAS, 2004). Devido às alterações físicas, químicas e biológicas a que estão sujeitos, os ambientes de matas ciliares, apresentam uma vegetação com elevada variação em termos de estrutura, composição e distribuição espacial (LIMA e ZAKIA, 2000). De acordo com Rodrigues e Nave (2000), essas formações apresentam valores de similaridade florística muito baixo, mesmo quando comparada entre áreas muito próximas.

As matas ciliares são formações vegetais às margens de cursos d'água, sujeitas ao alagamento periódico ou permanente, constituindo um mosaico de condições ecológicas com marcantes variações na composição florística, fisionômica e estrutural (GREGÓRIO *et al*., 2008; RODRIGUES, 2000). Esses ecossistemas são bastante instáveis e sensíveis às alterações no fluxo e volume de água.

Segundo Lima e Zakia (2000), as matas ciliares são ecossistemas extremamente importantes, pois protegem as margens dos rios, funcionando como um filtro ambiental, impedindo que poluentes e sedimentos cheguem aos cursos d'água. Funcionam também como obstáculo para o assoreamento dos rios, além de prevenir contra enchentes, uma vez que impede que um volume muito alto de água caia de uma única vez no rio.

Do ponto de vista ecológico, as matas ciliares servem de refúgio para a fauna, fornecendo abrigo e alimentação, além de atuar como corredores ecológicos ligando remanescentes e reservas florestais (LIMA e ZAKIA, 2000). Esses corredores propiciam a continuidade do fluxo gênico, através da dispersão de sementes pela água ou por animais (zoocoria), principalmente por aves (ornitocoria), além de permitir o deslocamento da fauna ao longo da paisagem (LIMA e ZAKIA, 2000), contribuindo assim para a conservação da biodiversidade.

Devido à sua importância, as matas ciliares são consideradas, de acordo com o código florestal (Lei nº 4.771/65), como Áreas de Preservação Permanente (APP). Desta forma, toda a vegetação presente nas margens de rios e ao redor das nascentes e de reservatórios deve permanecer na sua condição original. De acordo com o artigo 2º desta lei, a largura mínima de mata ciliar a ser preservada está relacionada à largura do curso d'água (BRASIL, 1965). Apesar da importância ecológica e da legislação

ambiental assegurar a preservação e recuperação dessas áreas, as matas ciliares são intensamente destruídas pelas atividades antrópicas (RODRIGUES e NAVE, 2000).

Devido a essa degradação, muitos estudos e projetos têm enfocando a restauração e recuperação das matas ciliares com o objetivo de proteger reservatórios, gerar energia, porém poucos propõem estratégias de conservação e recuperação com um embasamento ecológico como formação de corredores ecológicos, restabelecimento de comunidade e/ou populações ou até mesmo estudos enfocando aspectos sucessionais (RODRIGUES e NAVE, 2000). Devido à falta de informações a cerca da auto-ecologia das espécies e de informações técnicas adequadas sobre o assunto, os trabalhos e projetos de recomposição e restauração florestal visando melhoria na qualidade ambiental ou paisagística são poucos, pontuais e isolados (RODRIGUES e NAVE, 2000). Para propor programas de restauração e recuperação dessas matas é de fundamental importância ampliar o conhecimento sobre a germinação de sementes, sobrevivência e crescimento inicial de espécies arbóreas.

A escolha de espécies para recuperação de matas ciliares é crucial para obter sucesso nos programas de restauração. A maioria dos programas de restauração e recuperação florestal tem priorizado à utilização de espécies nativas, pois estas contribuem para conservação da biodiversidade regional, podendo representar também vantagens técnicas e econômicas devido à facilidade de aclimatação e perpetuação das espécies. De acordo com Ferreira e Dias (2004), vários métodos podem ser utilizados para restauração das matas ciliares. Porém, o método de recuperação e restauração que utiliza um grande número de espécies de diferentes grupos sucessionais garante maior suporte para a restauração do papel ecológico das matas ciliares no sentido de implementação da dinâmica sucessional da vegetação. Estudos ecofisiológicos com espécies arbóreas tropicais de ocorrência em matas ciliares enfocando as características adaptativas em resposta ao alagamento podem gerar resultados que demonstram o comportamento destas espécies a estas condições. Esses resultados são importantes para subsidiar projetos de implantação, restauração e recomposição destas matas, pois auxiliam na escolha de espécies adequadas (GRISI, 2010).

2.4. Tolerância a sol e sombra

A luz é considerada como um fator ambiental importante e indispensável para o desenvolvimento e reprodução das espécies vegetais, pois fornece energia necessária para fotossíntese e exerce influência nos padrões de distribuição local das espécies (ATROCH, 2001). Porém, o excesso de radiação pode funcionar como fator estressante (efeito fotodestrutivo), resultando na ativação de mecanismos fotoprotetores (LARCHER, 2000).

As plantas desenvolveram uma série de mecanismos capazes de regular seu crescimento e desenvolvimento em relação à presença, quantidade, qualidade e direção da luz incidente. A aclimatação das espécies à luminosidade depende do ajuste do seu maquinário fotossintético, de modo a utilizar a luz disponível da maneira mais eficiente possível (ALMEIDA, 2004; LIMA JUNIOR *et al*., 2005).

A resposta das plantas em relação à quantidade de luz incidente varia de uma espécie para outra, dentro do mesmo grupo sucessional e até dentro do ecótipo da espécie. Essas respostas estão diretamente relacionadas à capacidade de sobrevivência e desenvolvimento em áreas de matas fechadas e em clareiras e pode ser avaliada analisando algumas características morfológicas e fisiológicas. Dentre as características morfológicas estão: altura, espessura e comprimento foliar, peso de matéria seca (raiz, caule, folhas e total), relação raiz/parte aérea e diâmetro do coleto (FELFILI *et al*., 1999; MAGALHÃES *et al*., 2009). Entre as características fisiológicas estão incluídas, frequentemente, a taxa fotossintética líquida, a taxa respiratória e a condutância estomática.

As variáveis do crescimento de plantas são úteis para predizer o grau de tolerância de diferentes espécies vegetais ao sombreamento (LAVINSKY, 2009). O crescimento das plantas reflete a capacidade de aclimatação aos níveis de luz nos quais estão se desenvolvendo e a sua eficiência fotossintética.

2.4.1. Respostas das plantas a condições de sol e sombra

As plantas são capazes de ajustar seu maquinário fotossintético as condições de sol e sombra durante o seu crescimento (KRAUSE, 2001). Plantas aclimatadas as condições de sol geralmente desenvolvem um vigoroso sistema de ramos, apresentam

folhas pequenas e mais espessas, e uma maior relação entre parênquima paliçádico e esponjoso. As folhas de plantas de sol, apresentam células paliçádicas colunares, são ricas em cloroplastos, que encontram-se alinhados paralelamente as paredes da célula diminuindo a absorção de luz, alocando mais biomassa para a parte aérea (LAMBERS *et al*., 2008). Além disso, plantas de sol apresentam produção de flores e frutos maiores do que as plantas de sombra (LARCHER, 2000). Em geral, as plantas de sol têm maiores taxas de crescimento relativo (TCR) e folhas com elevada massa foliar específica (MFE), o que explica o aumento na espessura quando comparadas com plantas de sombra. Souza e Válio (2003), estudando o crescimento de plântulas de quinze espécies arbóreas tropicais pertencentes a diferentes estádios sucessionais encontraram que as plantas de sombra apresentaram menor altura, número de entrenós, massa seca total e área foliar total (AF). A TCR e a taxa assimilatória líquida (TAL) também foram sempre menores em mudas sombreadas quando comparadas com as expostas ao sol (SOUZA e VÁLIO, 2003; FEIJÓ *et al*., 2009).

Por outro lado, as plantas de sombra possuem folhas mais finas, e o tecido esponjoso mais desenvolvido que o paliçádico (LAMBERS *et al*., 2008; LARCHER, 2000). A maior proporção de tecido esponjoso em folhas de plantas de sombra leva ao aumento da absorção de luz, visto que este tecido apresenta muito espaço intracelular (LAMBERS *et al*., 2008). Além disso, folhas de sombra apresentam maior concentração de clorofila, de forma a aumentar a capacidade de absorção de luz, maior razão raiz/parte aérea, maior AF e menos matéria seca (LARCHER, 2000; GARDINER e KRAUSS, 2001; GIVNISH, 1988). Naramoto *et al*. (2006), encontraram maior concentração de clorofila por unidade de área em plantas crescendo em baixa irradiância.

Fisiologicamente, as plantas de sol apresentam maior irradiância de compensação luminosa (Ic) quando comparadas às plantas de sombra. Os valores variam de 10 a 20 μmol fótons $m^{-2}s^{-1}$ em plantas de sol e de 1 a 3 μmol fótons $m^{-2}s^{-1}$ em plantas de sombra (LARCHER, 2000). Geralmente, as folhas de sol apresentam maiores valores na taxa de fotossíntese líquida saturada pela irradiância (A_{max}) e na taxa de respiração no escuro (R_d) (LAMBERS *et al*., 2008).

Devido à grande diversidade de espécies vegetais existente em nosso país, estudos ecofisiológicos visando conhecer melhor as espécies nativas tornam-se imprescindíveis tanto para a manutenção das florestas quanto para utilização em

programas de restauração florestal (ALMEIDA *et al*., 2005). Compreender as alterações fisiológicas e bioquímicas de espécies vegetais que crescem em diferentes níveis de luz pode subsidiar programas de restauração e manejo de áreas de recomposição florestal, visando à proteção, conservação e/ou reintrodução de espécies em ecossistemas degradados, além de contribuir para melhorar a classificação das espécies quanto ao *status* sucessional (SORIANI, 2007).

2.5. Alagamento do solo

O alagamento do solo limita a difusão de gases entre o solo e a atmosfera, pois os gases difundem-se mais lentamente na água do que no ar (LI *et al*., 2007). A aeração inadequada resulta em rápida diminuição dos níveis de oxigênio presente na água, o qual é rapidamente consumido pela respiração de raízes e dos microorganismos (LOBO e JOLY, 2000). A diminuição da disponibilidade de oxigênio para a planta elimina os espaços de ar do solo, criando um ambiente hipóxico (com baixa concentração de oxigênio) ou anóxico (sem oxigênio) (JACKSON e COLMER, 2005; LOBO e JOLY, 2000), que dependendo da espécie e do tempo de inundação, pode limitar o crescimento e o funcionamento vegetal (COSTA *et al*., 2006). Essa hipoxia ou anoxia altera o metabolismo celular, o que afeta não só a respiração das raízes como também as características físico-químicas e biológicas do solo, o que pode afetar vários aspectos fisiológicos, morfológicos e anatômicos da planta.

As respostas das plantas ao alagamento podem variar entre espécies diferentes (DIAS-FILHO e CARVALHO, 2000), ou até mesmo dentro de uma mesma espécie (ecótipos diferentes), de acordo com a capacidade de aclimatação (DIAS-FILHO, 2006). Essa capacidade de aclimatação, denominada de plasticidade, pode ser determinada pela eficiência com que as plantas respondem ao estresse, mantendo o ganho líquido de carbono (DIAS-FILHO, 2006). A capacidade de tolerância das espécies ao estresse por alagamento pode ter influência do estágio de desenvolvimento da planta, assim como da temperatura do solo ou da irradiância (MIELKE e SCHAFFER 2010a; LAVINSKY *et al*., 2007).

O alagamento do solo pode desencadear uma série de respostas em espécies arbóreas. Entre essas respostas podem ser mencionadas senescência e abscisão foliar, diminuição na TCR, na biomassa total, na taxa fotossintética líquida (A) e na

condutância estomática (gs) (CARVALHO e ISHIDA, 2002; CHEN *et al*., 2002; REIS, 2007), acúmulo de ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico), precursor do etileno (LOBO e JOLY, 2000), hipertrofia de lenticelas, enraizamento adventício e desenvolvimento de aerênquima na base do caule (LOBO e JOLY, 2000).

Em solos bem drenados, o sistema radicular dispõe de oxigênio para manter a respiração aeróbica altamente eficiente do ponto de vista da produção de energia, na forma de adenosina trifosfato (ATP) a partir da quebra de carboidratos, como a glicose, gerando 36 ATP. A anoxia ou hipoxia decorrente do alagamento do solo provoca diminuição na respiração das raízes, provocando inibição da atividade metabólica e, em consequência, da produção de ATP, que passa a ser produzido através da quebra anaeróbica do carboidrato (fermentação) resultando em baixa produção de energia (2 ATP por mol de glicose) afetando o desenvolvimento geral da planta. Para compensar este baixo rendimento energético há uma aceleração da glicólise com a quebra de um número maior moléculas de carboidratos (glicose) por unidade de tempo para satisfazer às exigências por ATP, aumentando a atividade de várias enzimas como a desidrogenase alcoólica (ADH), piruvato descarboxilase (PDC) e lactato desidrogenase (LDH) (DIAS-FILHO, 2006; LOBO e JOLY, 2000).

A diminuição da taxa fotossintética em plantas alagadas encontra-se geralmente associada ao fechamento dos estômatos, devido ao decréscimo na absorção de CO_2 pelas folhas. Porém, o acúmulo de fotoassimilados como o amido e o decréscimo na atividade da Ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) também podem causar decréscimos na fotossíntese em plantas sujeitas ao alagamento do solo (DIAS-FILHO, 2005).

A hipertrofia de lenticelas permite a captação e a difusão de oxigênio para as raízes e a eliminação de substâncias voláteis como o etanol, etileno e acetaldeído (MEDRI, 1998). A formação de raízes adventícias substitui as raízes que morreram ou tiveram as funções prejudicadas devido ao alagamento (CHEN *et al*., 2002) aumentando a superfície de contato entre raízes e atmosfera, levando ao restabelecimento parcial da absorção de água, oxigênio e nutrientes. Já o desenvolvimento de aerênquima permite a comunicação entre parte aérea e sistema radicular, pois facilita a difusão de gases, principalmente oxigênio por toda a planta (DIAS-FILHO, 2005). O aerênquima pode ser formado por esquizogenia, em decorrência do afastamento celular, ou por lisogenia, decorrente da lise ou morte das células do parênquima.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo e material vegetal

O experimento foi conduzido entre dezembro de 2009 a junho de 2010, no Viveiro e no Laboratório de Fisiologia Vegetal no *Campus* Soane Nazaré da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus/ BA. O município está incluído na região climática Af de Köppen, com temperaturas médias anuais variando entre 22º a 25ºC (FARIA FILHO E ARAÚJO, 2003).

Foram utilizadas 84 mudas de *Protium heptaphyllum* provenientes do viveiro de mudas da empresa Suçuarana Meio Ambiente e Florestas, Eunápolis, Bahia, Brasil. (www.sucuarana.com.br). As mudas foram cultivadas em substrato em sacos plásticos pretos com 2,5 L de capacidade, contendo composto orgânico Plantmax® (40%), casca de arroz carbonizada (10%), vermiculita (30%) e solo argiloso (20%) [1].

Foram realizados dois experimentos independentes e simultâneos, onde as plantas foram divididas aleatoriamente em dois níveis de sombreamento (sombra moderada e sombra densa). No momento da implantação dos experimentos, em dezembro de 2009, as plantas tinham aproximadamente seis meses de idade.

3.2. Condições de cultivo

O sombreamento foi obtido mantendo-se parte das plantas nas condições do Viveiro, ou seja, com uma atenuação de aproximadamente 50% da radiação solar disponível a pleno sol (sombra moderada) e colocando o restante das plantas sob uma estrutura metálica coberta com tela preta tipo "sombrite" (com 75% de atenuação da radiação solar) dentro do Viveiro (sombra densa). No início dos experimentos foi realizada adubação de cobertura com 10 g do formulado (N-16%; K-16%; S-7%; B-0, 2%; Cu-0,2%; Mg-1%; Zn e Mn- 0,5%) por planta. Trinta dias após a implantação dos experimentos as plantas foram novamente adubadas. Após um período de aclimatação de 146 dias, metade das plantas em cada ambiente de sombra foi alagada e a outra metade mantida como controle. O alagamento foi obtido colocando as plantas,

[1] As mudas foram mantidas no substrato proveniente do viveiro onde as mesmas foram produzidas.

individualmente, em canos de PVC de 100 mm com tampas, cheio de água a 2 cm acima do nível do solo durante um período de 38 dias (Figura 3).

Figura 3. Esquema de montagem dos experimentos de alagamento e sombreamento em plantas de *Protium heptaphyllum*: a) sombra moderada; b) sombra densa.

3.3. Determinação do potencial de oxidação-redução (Eh)

Durante o período de alagamento[2] foram feitas medições do potencial de oxidação-redução (Eh) utilizando-se uma sonda SenTix ORP electrode (WTW, Weilheim, Alemanha) (Figura 4).

Figura 4. Medições de oxigênio em plantas de *P. heptaphyllum*, mostrando detalhe do aparelho utilizado para as medições do potencial de oxidação-redução.

[2] As plantas foram submetidas a trinta e oito dias de alagamento, no entanto a última medição do Eh foi realizada aos trinta e cinco dias após o alagamento do solo, uma vez que as medições eram feitas a cada sete dias.

3.4. Microlima

Durante todo o período de execução dos experimentos, a radiação fotossinteticamente ativa (RFA, µmol m^{-2} s^{-1}), em cada ambiente de sombra, foi monitorada por sensores de radiação luminosa S-LIA-M003, acoplado às estações climatológicas Hobo Station Data Logger (Onset Computer, Massachusetts, USA). Foi também instalado um sensor no lado externo do viveiro para a determinação da RFA a pleno sol. Os sensores de radiação foram programados para realizarem leituras em intervalos de um minuto e a cada dez minutos uma leitura era armazenada. Para cada dia foi calculado o total diário de RFA (mol m^{-2} d^{-1}) somando-se todos os valores pontuais obtidos pelos sensores. Os valores percentuais de sombreamento foram determinados medindo-se a RFA a pleno sol e sob as telas sombrite, calculando-se a porcentagem de passagem de luz sob as telas.

Os valores de RFA foram analisados de acordo com a distribuição de frequência considerando um intervalo de 200 em 200 µmol m^{-2} s^{-1} e com intervalo inicial de 0 a 10 µmol m^{-2} s^{-1}.

A temperatura do ar (Ta) e a umidade relativa do ar (UR) foram monitoradas utilizando-se sensores microprocessados Hobo H8 Pro Series (Onset, USA) (Figura 5).

Figura 5. Sensores de radiação luminosa S-LIA-M003 acoplada a estações climatológicas Hobo Micro Station Logger (Onset, USA).

3.5. Crescimento

No início dos experimentos (14/12/2009) foram avaliados, em oito plantas, a massa seca de raiz (MSR), caule (MSC), folhas (MSF) e total (MST) e área foliar total (AF). No final dos experimentos (17/06/2010) as mesmas variáveis foram determinadas, em oito plantas por tratamento. Para obtenção da biomassa seca, as plantas foram destruídas, lavadas, separadas em raiz, caule e folhas. O material vegetal foi colocado individualmente em sacos de papel, devidamente identificados e levados para secagem em estufa de ventilação forçada a 75º C até massa constante, por 72 horas. Após esse período, as partes da planta foram pesadas, separadamente, em balança analítica. A área foliar total de cada planta foi obtida através de um medidor eletrônico de área foliar LI-3100 (Li-Cor, inc. Lincoln, Nebraska, USA). As plantas controle foram irrigadas diariamente durante todo o período experimental.

A partir dos dados de massa seca e área foliar (AF) foram calculadas a massa foliar específica (MFE=MSF/AF), a razão de massa seca de raízes (RMR = MSR/MST), a razão de massa seca de caules (RMC = MSC/MST), a razão de massa de folhas (RMF = MSF/MST), a razão de área foliar (RAF = AF/MST), a taxa de crescimento relativo ($TCR = lnMST_2 - lnMST_1/T_2 - T_1$) e a taxa assimilatória líquida ($TAL = [(MST_2 - MST_1)/ (T2 - T1)] \times (\ln AF_2 - \ln AF_1)/(AF_2 - AF_1)$.

Ao final do período de alagamento foram feitas as contagens do número de lenticelas por cm^2 que apareceram durante o período de alagamento (dados não mostrados).

3.6. Trocas gasosas foliares

A taxa de fotossíntese líquida (A) e a condutância estomática (gs) foram calculadas usando os valores das variações das concentrações de CO_2 e de vapor de água no interior da câmara, medidos pelo analisador de gás infravermelho do LI-6400 (Li-Cor, USA). Durante o período de alagamento do solo, foram realizadas medições pontuais de A e gs. As medições foram realizadas a partir do segundo dia após o alagamento em intervalos de sete dias, sempre entre 8 e 10:00 h em um folha madura e completamente expandida, em três plantas por tratamento. Para essas medições utilizou-

se o valor de RFA de 1600 μmol m^{-2} s^{-1}, acima da irradiância de saturação para essa espécie.

3.7. Estudo anatômico

No final do experimento, foram coletadas amostras de folhas maduras e completamente expandidas e de raízes jovens para as análises das modificações anatômicas ocasionadas pelos diferentes tratamentos. Foram utilizadas três repetições por tratamento, de plantas selecionadas aleatoriamente, e do tratamento controle, para análises em microscopia fotônica. Fragmentos dos tecidos destes órgãos foram coletados e fixados em glutaraldeído em tampão cacodilato. Após a fixação, as amostras foram desidratadas em série etanólica, em concentrações graduais e crescentes de 70%, 85% e 95%, a cada uma hora. Após esse período, foi feita pré-infiltração do material em metacrilato durante uma semana. Após esse período, o material foi submetido a processo de infiltração, onde permaneceu por mais uma semana, sendo em seguida incluído. O material foi seccionado transversalmente com espessuras 7 e 10 μm para folha e raiz, respectivamente, por meio de micrótomo rotativo de avanço automático (Leica: modelo RM-2155). Os cortes obtidos foram montados sobre lâminas de vidro, em seguida corados com azul de toluidina a 0,05%. As observações e fotografias foram feitas utilizando o microscópio fotônico equipado com câmera digital Olympus, modelo E330. As imagens obtidas foram analisadas com auxilio do software Sigma Scan Pro (Jandel Scientific, Chicago, USA). Nestas análises, foram efetuadas medições de 10 campos distintos de cada amostra. Os parâmetros analisados na lâmina foliar foram: espessura do mesofilo, dos parênquimas paliçádico e esponjoso e da epiderme (face adaxial e abaxial). Na raiz foram analisadas a formação de aerênquima e a estrutura do córtex.

Quadro 1. Variáveis utilizadas com seus respectivos símbolos e unidades.

Definição	Símbolo	Unidade
Área foliar	AF	cm^2
Condutância estomática	gs	mol H_2O m^{-2} s^{-1}
Déficit de pressão de vapor entre o ar e a folha	DPV	kPa
Massa seca de caule	MSC	g
Massa seca de folha	MSF	g
Massa seca de raiz	MSR	g
Potencial de Oxidação-Redução	Eh	mV
Radiação fotossinteticamente ativa	RFA	µmol fótons m^{-2} s^{-1}
Razão de massa de caule	RMC	g g^{-1}
Razão de massa de folha	RMF	g g^{-1}
Razão de massa de raiz	RMR	g g^{-1}
Taxa assimilatória líquida	TAL	mg cm^{-2} d^{-1}
Taxa de crescimento relativo	TCR	mg g^{-1} d^{-1}
Taxa fotossintética líquida	A	µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}
Temperatura do ar	Ta	°C
Umidade relativa do ar	UR	%

3.8. Análise estatística

Para cada um dos dois experimentos foi adotado o delineamento experimental completamente ao acaso com dois níveis de água do solo (alagado e controle) e oito repetições para as variáveis de crescimento, três repetições para as variáveis de trocas gasosas foliares e anatomia. Em cada um dos dois experimento as comparações de médias foram realizadas por meio do teste-T, considerando-se níveis de probabilidades de 1, 5 e 10%.

4. RESULTADOS

Conforme pode ser observado na Tabela 1, antes do período do alagamento do solo, a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no ambiente de sombra moderada e densa corresponderam a aproximadamente 58 e 13 % do pleno sol, respectivamente. Após o alagamento, a RFA na sombra moderada corresponderam a 56% e na sombra densa a 11% do pleno sol. Antes do período de alagamento, a RFA média diária variou entre 39,5 e 5,2 mol m^{-2} d^{-1}, no pleno sol e na sombra densa, respectivamente. Durante o período de alagamento os valores de RFA foram menores para todos os níveis de sombreamento, variando entre 27,3 e 3,2 mol m^{-2} d^{-1} no pleno sol e na sombra densa, respectivamente.

A temperatura do ar (Ta) máxima e mínima não diferiram entre os ambientes de sombra moderada e sombra densa, variando de 22,7 a 28,2 e de 23,1 a 28,8 ºC antes do período de alagamento, e de 19,3 a 25,4 e 19,9 a 25,9 ºC durante o período de alagamento para sombra moderada e sombra densa, respectivamente (Tabela 1). Os valores médios do déficit de pressão de vapor do ar (DPV) foram semelhantes para os ambientes de sombra moderada e sombra densa, sendo que na sombra moderada os valores foram um pouco maiores (Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios, mínimos e máximos da radiação fotossinteticamente ativa total diária (RFA), da temperatura média do ar (Ta) e do déficit de pressão de vapor (DPV) antes e durante o período de alagamento do solo. Ilhéus, BA, Brasil. Para RFA e DPV foram considerados apenas os dados obtidos entre 06:00 e 18:00. Dados coletados entre 15/12/2009 e 18/06/2010.

Variável	Ambiente	Antes do alagamento (n = 147)	Durante o alagamento (n = 38)
RFA (mol m^{-2} d^{-1})	Pleno sol	39,5 (15,1-56,3)	27,3 (10,7-37,7)
	Sombra moderada	22,9 (8,7-33,7)	15,3 (6,1-21,5)
	Sombra densa	5,2 (0,9-8,0)	3,2 (1,3-5,0)
Ta (^{o}C)	Sombra moderada	26,1 (22,7-28,2)	23,6 (19,3-25,4)
	Sombra densa	26,4 (23,1-28,8)	24,1 (19,9-25,9)
DPV (kPa)	Sombra moderada	1,0 (0,0-1,6)	0,7 (0,0-1,3)
	Sombra densa	1,1 (0,1-1,8)	0,8 (0,1-1,4)

A distribuição de frequência de RFA (Figura 6), nos dois ambientes de sombreamento analisados, mostrou que, embora a RFA tenha atingido valores máximos

de 800 μmol m^{-2} s^{-1} e 400 μmol m^{-2} s^{-1}, para sombra moderada e sombra densa, respectivamente, a maior concentração dos dados esteve em torno de 11 a 200 μmol m^{-2} s^{-1}, para os dois ambientes de sombra estudados. No ambiente de sombra moderada, os dados apresentaram-se uniformemente distribuídos com valores de 0 a 800 μmol m^{-2} s^{-1}. Já na sombra densa, os valores raramente chegaram a 400 μmol m^{-2} s^{-1}.

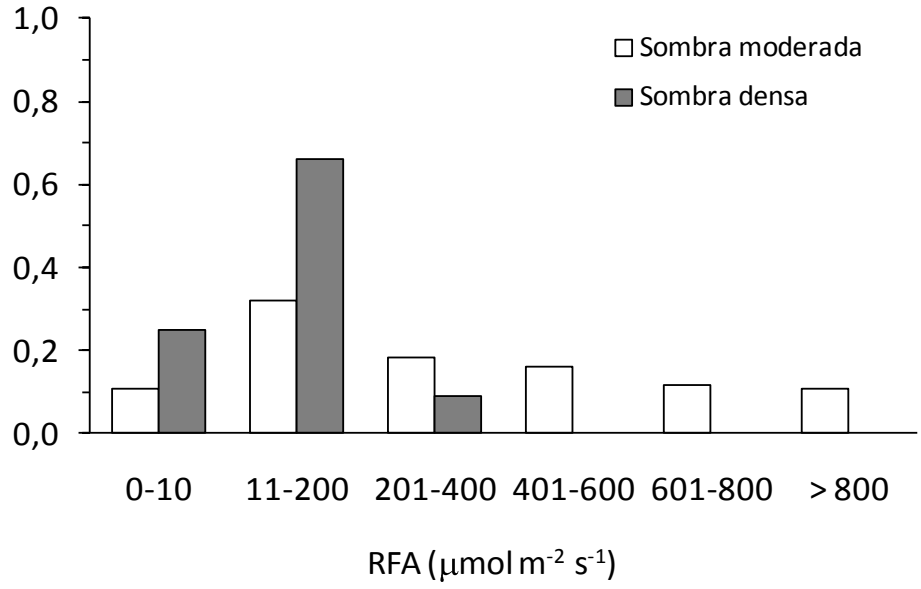

Figura 6. Distribuição de freqüência para a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) nos tratamentos sombra densa e sombra moderada. (n = 2848). Somente foram considerados os dados coletados entre 06:00 e 18:00.

A Figura 7 apresenta o padrão diário de RFA, Ta e DPV em um dia ensolarado para os ambientes a pleno sol, sombra moderada e sombra densa. Os valores máximos de RFA foram encontrados entre 11:30 e 12 h, com picos correspondentes a 1580, 968 e 238 μmol m^{-2} s^{-1} para o pleno sol, sombra moderada e sombra densa, respectivamente. Já os valores mínimos encontrados no início da manhã (06:00) e no final da tarde (18:00), em todos os níveis de sombreamento. Os padrões de Ta e DPV foram muito semelhantes para os ambientes de sombra moderada e sombra densa. A Ta na sombra moderada variou de 17,5 a 32,3 ao longo do dia. Já na sombra densa, os valores situaram-se entre 18,1 e 32,7, e os valores máximos, tanto na sombra moderada quanto na sombra densa foram atingidos por volta das 13:00h. Os valores médios de DPV

foram de 0,9 para sombra moderada e 1,0 para sombra densa, sendo que os maiores valores foram encontrados por volta das 13:00.

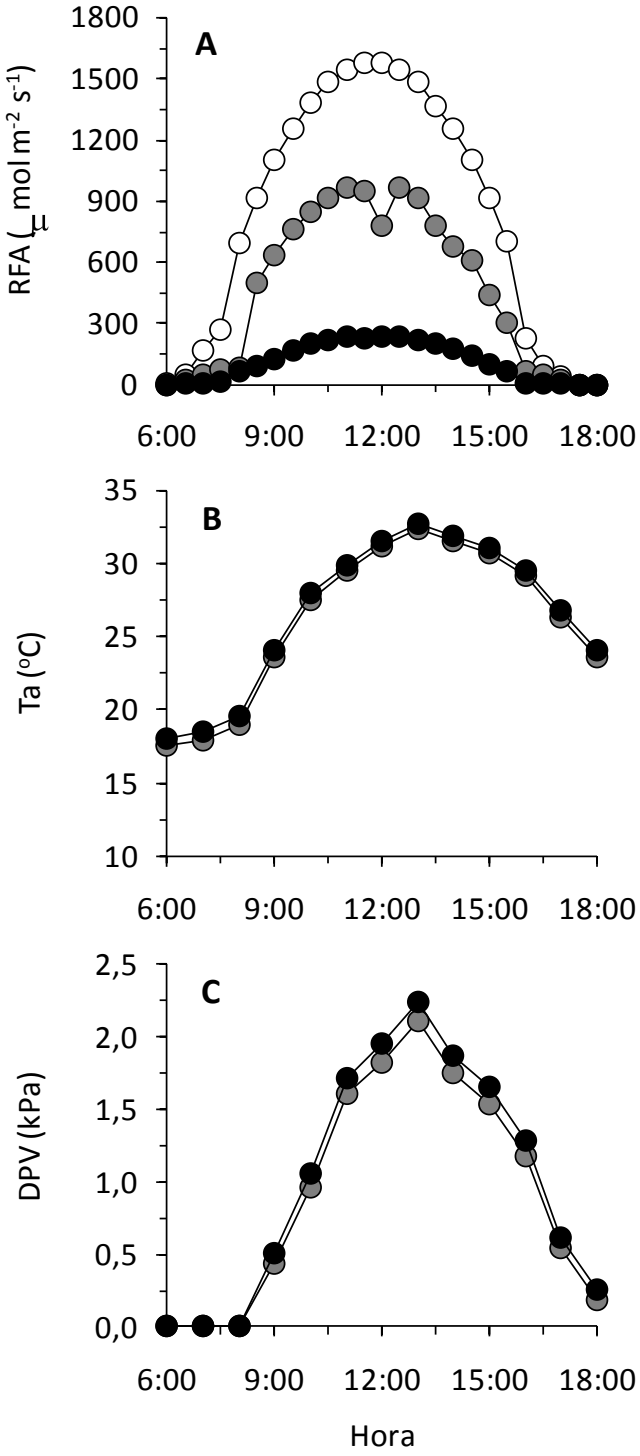

Figura 7. Cursos diurnos da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), da temperatura do ar (Ta) e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV), no pleno sol (símbolo branco), na sombra moderada (símbolo cinza) e na sombra densa (símbolo preto). Ilhéus, BA, 6 de junho de 2010.

Os valores médios de potencial de oxidação-redução (Eh) decresceram na sombra moderada e na sombra densa durante o período de alagamento. Os valores iniciais foram de 263,5 mV e 285,0 mV para sombra moderada e densa, respectivamente. Ao final da primeira semana esses valores chegaram a 67,0 mV para sombra moderada e 92,9 mV para sombra densa. Quinze dias após o início do alagamento os valores de Eh passaram de positivo para negativo, sendo -137,0 mV para sombra moderada e -53,6 mV para sombra densa. Ao final do experimento, os valores chegaram a -228,0 mV na sombra moderada e -296,3 mV na sombra densa (Figura 8).

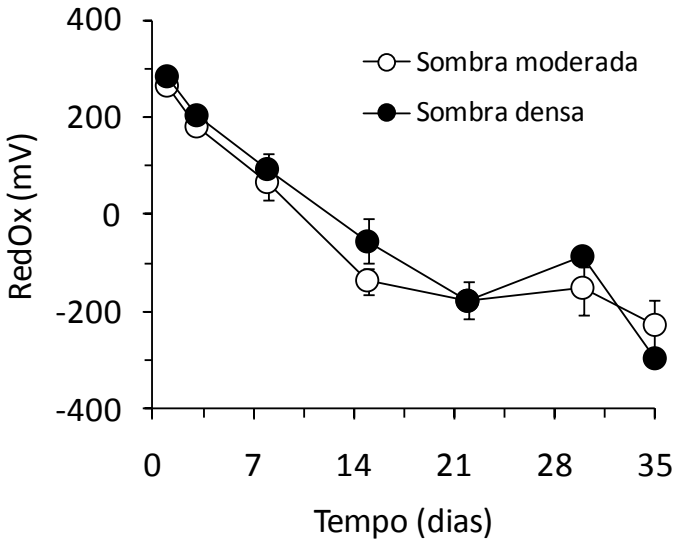

Figura 8. Potencial de oxidação-redução (Eh) medido ao longo do período de alagamento.

As plantas jovens de *Protium heptaphyllum* apresentaram alta sobrevivência, tanto no ambiente de sombra moderada quanto na sombra densa, onde das oito plantas colocadas inicialmente em cada tratamento, apenas duas morreram no ambiente de sombra moderada após 21 dias do início do alagamento, demonstrando que esta espécie tolera o alagamento temporário nos dois ambientes de sombreamento a que foram submetidas. O alagamento do solo induziu a formação de lenticelas de cor esbranquiçada, o que ocorreu 15 e 21 dias após o início do alagamento, para as plantas cultivadas em sombra moderada e densa, respectivamente (Figura 9).

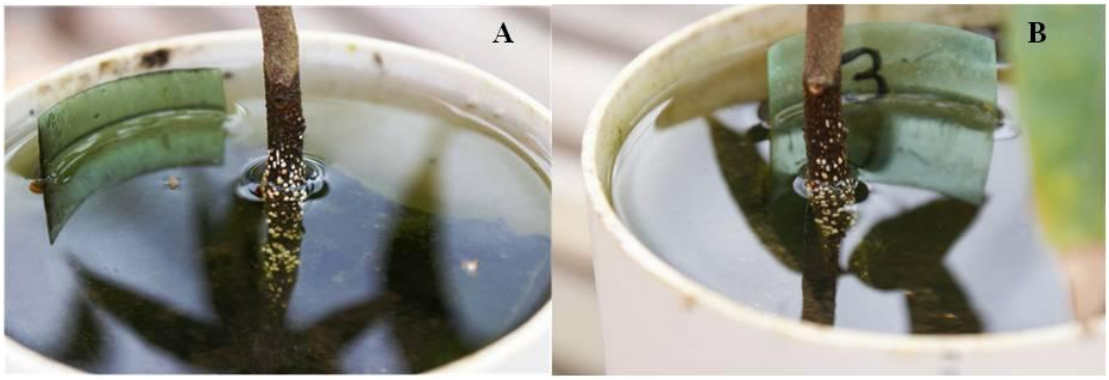

Figura 9. Plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento do solo por 38 dias, mostrando as lenticelas: 10a – sombra moderada; 10b – sombra densa.

Tanto no ambiente de sombra moderada (Figura 10A e 10B) como no ambiente de sombra densa (Figura 10C e 10D), as plantas submetidas ao alagamento do solo apresentaram diminuição na condutância estomática (gs) e taxa fotossintética líquida (A). Para a sombra moderada foram verificadas diminuições significativas para A e gs logo após a primeira medição, sete dias após o início do alagamento ($p < 0,05$). A partir do 21º dia, os valores de gs e A mantiveram-se estáveis até o final do experimento. Nas plantas do controle, a gs variou ao longo do tempo. Todas as comparações das médias de gs e A, para sombra moderada, revelaram diferenças significativas. Ao passo que para a sombra densa, só a partir do 28º dia os valores de gs e A ficaram estáveis, mantendo-se assim até o final do experimento ($p < 0,05$). Os valores de gs e A foram sempre maiores nas plantas do tratamento controle, independente do nível de sombreamento.

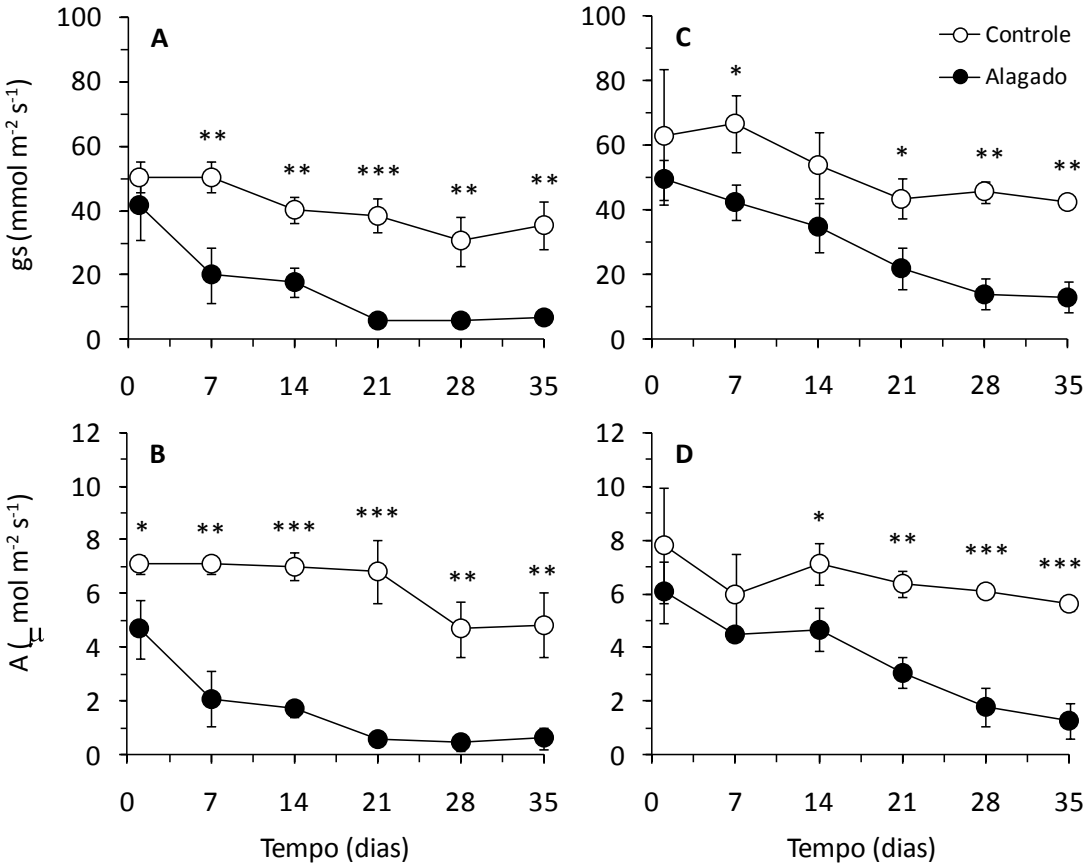

Figura 10. Valores médios da condutância estomática (gs) e da taxa fotossintética líquida (A) em plantas jovens de *P. heptaphyllum* alagadas e não-alagadas (controle) em ambientes de sombra moderada (A, B) e de sombra densa (C, D). n = 3. Comparações de médias pelo teste-T (* $p < 0,10$; ** $p < 0,05$; *** $p < 0,01$).

No presente estudo, pôde-se observar uma estreita relação da A e gs, sendo que esta relação foi muito mais evidenciada na sombra densa do que na sombra moderada (Figura 11). No ambiente de sombra densa, os valores de A e gs decresceram simultaneamente. Já na sombra moderada, observou-se que a A decresceu mais rapidamente do que a gs (Figura 11).

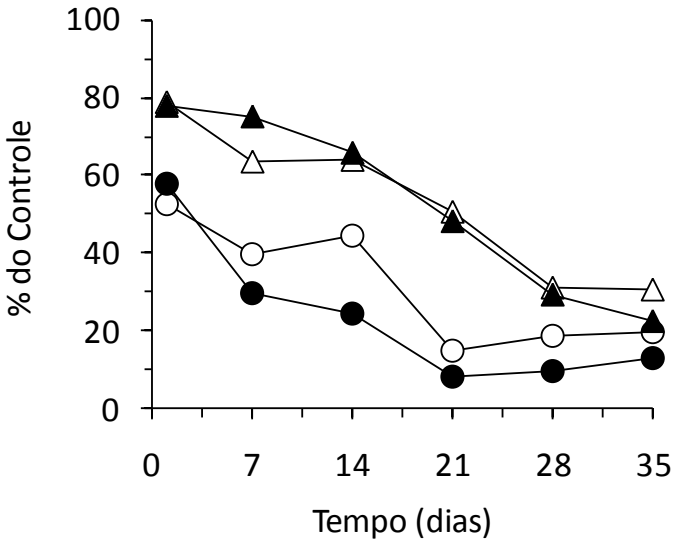

Figura 11. Relações percentuais para a taxa fotossintética líquida (símbolos pretos) e a condutância estomática (símbolos brancos) medidas em plantas jovens de *P. heptaphyllum* alagadas e não alagadas em ambientes de sombra moderada (círculos) e sombra densa (triângulos). (n = 3)

O alagamento provocou diminuição na área foliar (AF) e aumento na massa foliar específica (MFE) nos dois ambientes estudados. Porém, em nenhum dos casos, foi observada diferença significativa entre os tratamentos alagado e controle (Figura 12).

O alagamento do solo aumentou a razão de massa de folha (RMF) nos dois ambientes de sombra estudados, sendo que o aumento foi muito mais pronunciado nas plantas submetidas à sombra moderada. A razão de massa de caule (RMC) sofreu um pequeno aumento após o alagamento na sombra moderada, porém na sombra densa, houve decréscimo nos valores de RMC. A razão de massa de raiz (RMR) diminuiu significativamente após o alagamento nas plantas que estavam na sombra moderada, mas nas plantas cultivadas em ambiente de sombra densa o alagamento não exerceu nenhuma influência (Figura 13). Nas plantas submetidas ao alagamento do solo, observou-se o escurecimento das raízes (dados não mostrados).

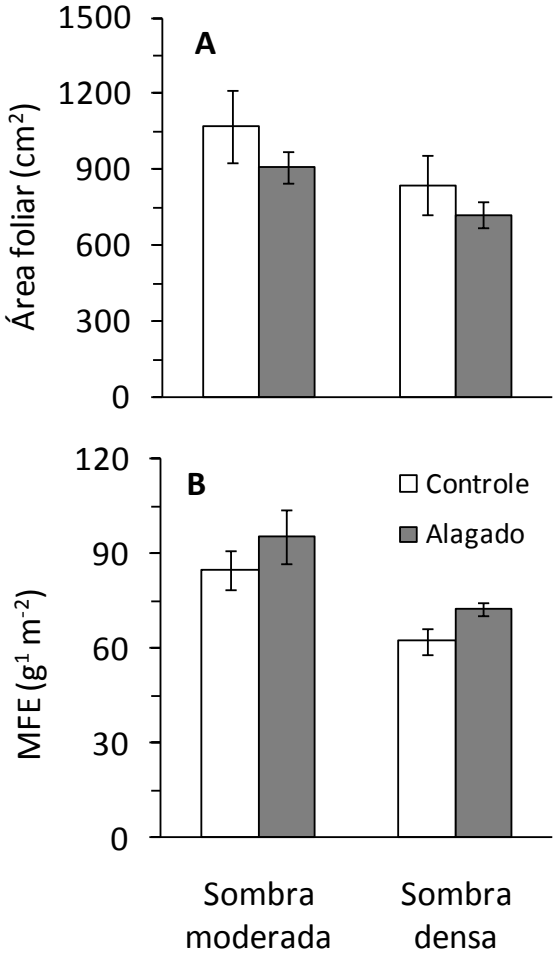

Figura 12. Área foliar (AF, A) e massa foliar específica (MFE, B) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento em ambientes de sombra moderada e sombra densa por um período de 38 dias. n = 8.

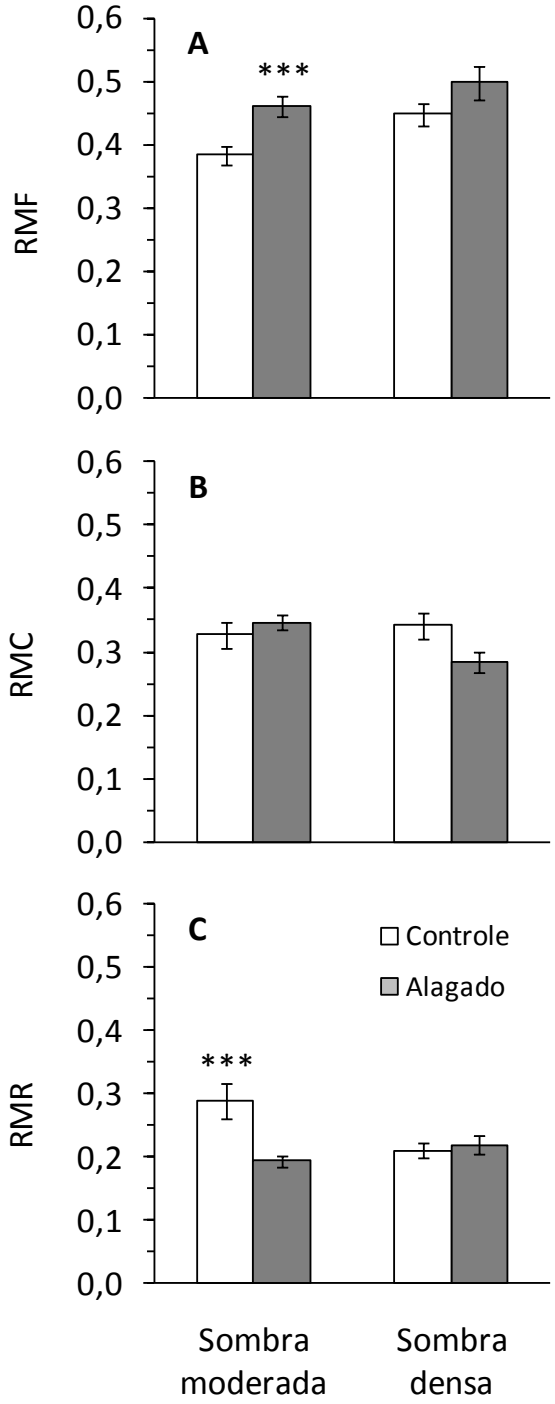

Figura 13. Razões de massa de folhas (RMF, A), de caules (RMC, B) e de raízes (RMR, C) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento em ambientes de sombra moderada e sombra densa por um período de 38 dias. n = 8. Comparações de médias pelo teste-T (*** $p < 0,01$).

No ambiente de sombra moderada, as plantas submetidas ao alagamento apresentaram diferenças significativas na taxa de crescimento relativo (TCR) e na taxa assimilatória líquida (TAL) em relação às plantas do controle (Figura 14). Os valores de TCR e TAL para as plantas controle e alagada foram de 15,23 e 10,05 mg g^{-1} d^{-1}, e de, 0,30 e 0,19 mg cm^{-2} d^{-1}, respectivamente. Nas plantas cultivadas em sombra densa a TCR e TAL também diminuíram em resposta ao alagamento, porém não foi verificada diferença significativa entre os tratamentos. A TCR e TAL apresentaram maiores valores sob menor nível de sombreamento.

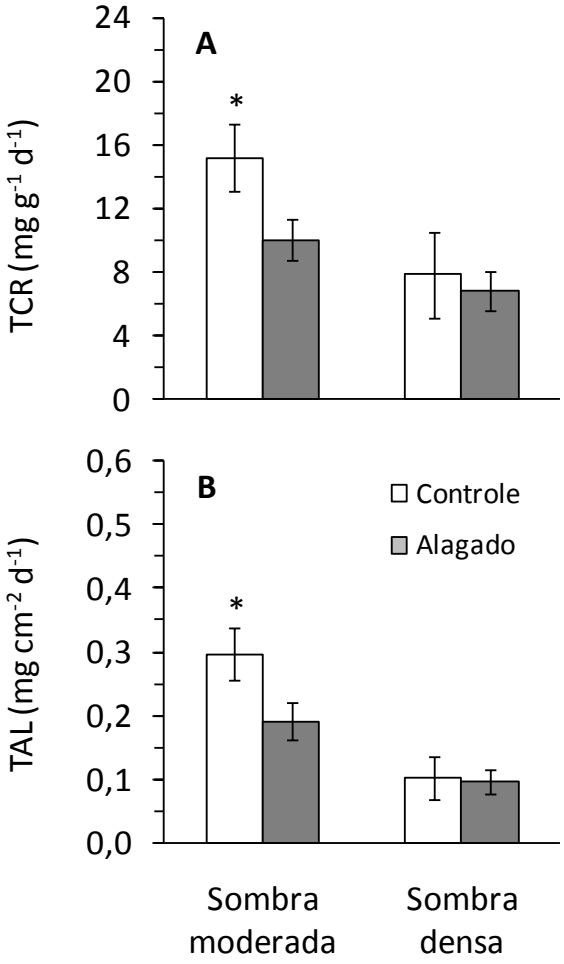

Figura 14. Taxa de crescimento relativo (TCR, A) e taxa assimilatória líquida (TAL, B) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento em ambientes de sombra moderada e sombra densa por um período de 38 dias. n = 8. Comparações de médias pelo teste-T (* $p < 0,10$).

A estrutura anatômica da folha de *P. heptaphyllum* do tratamento controle tanto em ambiente de sombra moderada quando em ambiente de sombra densa, apresenta epiderme uniestratificada, em ambas as faces, com células epidérmicas de formato retangular irregular. As células epidérmicas da face adaxial apresentaram espessura maior do que as células da face abaxial, porém não foi observada diferença significativa entre elas. Quanto à presença de estômatos, a folha é classificada como hipoestomática, com estômatos localizados apenas na face abaxial (Figura 15 A-D; Tabela 2).

O mesofilo é do tipo dorsiventral, constituído por duas camadas de células de parênquima paliçádico e quatro de parênquima esponjoso. Na condição de sombra moderada, a espessura do mesofilo é ligeiramente maior do que na condição de sombra densa, com valores médios de 314,19 µm e 287,6 µm, para sombra moderada e densa, respectivamente (Figura 15; Tabela 2).

Nas plantas cultivadas em ambiente de sombra moderada, os feixes vasculares mostram-se distribuídos no mesofilo com tamanhos variados, estando os maiores ligados às duas faces da epiderme e os menores, ligados apenas à face adaxial, através de extensões de fibras (Figura 15 A). Já nas plantas cultivadas em ambiente de sombra densa, todos os feixes vasculares apresentam tamanho uniforme (Figura 15 C). Pôde-se observar ainda, nas fibras associadas aos feixes vasculares, a presença de cristais prismáticos de oxalato de cálcio tanto nas plantas cultivadas em ambiente de sombra moderada quanto em ambiente de sombra densa (Figura 15 A e C).

Na condição de sombra moderada, ao comparar a estrutura foliar das plantas do controle com as alagadas foi possível observar que, o alagamento do solo não afetou o número de camadas celulares dos parênquimas paliçádico e esponjoso, porém ocasionou uma diminuição do tamanho das células em relação às folhas do controle (Figura 15 B), no entanto, não foi observada diferença significativa. Embora não quantificado, foi possível visualizar uma diminuição dos espaços intercelulares destes tecidos em relação ao controle. Nas plantas submetidas ao alagamento, todos os feixes vasculares apresentaram tamanho uniforme sendo ligados às faces abaxial e adaxial por extensões de fibras, diferindo do controle, o qual apresentou feixes de tamanhos variados (Figura 15 B).

Na condição de sombra densa, o alagamento do solo provocou um decréscimo no número de camadas de células do parênquima paliçádico, que passou a ser constituído por uma única camada de células (Figura 15 D). Entretanto não foi

verificado efeito no parênquima esponjoso que continuou com quatro camadas de células, porém estas células se apresentaram muito mais amplas em relação às células do controle. Nesta condição de sombreamento, embora não quantificado, o alagamento também provocou uma pequena diminuição dos espaços intercelulares, em relação ao controle (Tabela 2). Pôde-se observar também que quantidade de fibras associadas ao feixe vascular diminuiu visualmente em relação ao controle.

Tabela 2. Anatomia foliar de plantas jovens de *P. heptaphyllum* cultivadas em dois níveis de disponibilidade luminosa (sombra moderada e sombra densa) e dois níveis de água no solo (alagado e controle) por 38 dias. As médias não diferem entre si pelo teste t (p>0,05; n=3).

	Sombra moderada		Sombra densa	
Variável	Alagado	Controle	Alagado	Controle
Epiderme: face adaxial (µm)	18,55±2,51	20,95±7,55	29,18±8,35	23,50±4,31
Epiderme: face abaxial (µm)	17,30±5,06	19,22±0,52	17,18±1,33	18,93±1,51
Parênquima paliçádico (µm)	101,62±33,48	136,28±8,72	97, 54±4,88	137,00±34,56
Parênquima esponjoso (µm)	99,67±22,66	155,07±53,08	104,88±20,41	134,02±92,53
Mesofilo (µm)	220,46±29,22	314,19±96,02	215,08±29,87	287,61±147,05

Os resultados evidenciaram que a raiz das plantas do tratamento controle, cultivadas tanto em ambiente de sombra moderada quanto em ambiente de sombra densa apresenta epiderme unisseriada, córtex formado por parênquima de preenchimento, constituído por células frouxas e endoderme (Figura 17 A e C).

Nas plantas alagadas cultivadas tanto em ambiente de sombra moderada quanto em ambiente de sombra densa, observou-se uma acentuada formação de aerênquima lisogênico na região cortical (Figura 17 B e D), sendo observada ainda, uma maior atividade do câmbio vascular na raiz das plantas cultivadas sob sombra moderada, resultando numa maior formação de tecidos vasculares secundários. No cilindro vascular desse órgão em estrutura primária observa-se a presença de estruturas secretoras associadas ao floema, as quais permaneceram inalteradas morfologicamente nas diferentes condições de sombreamento.

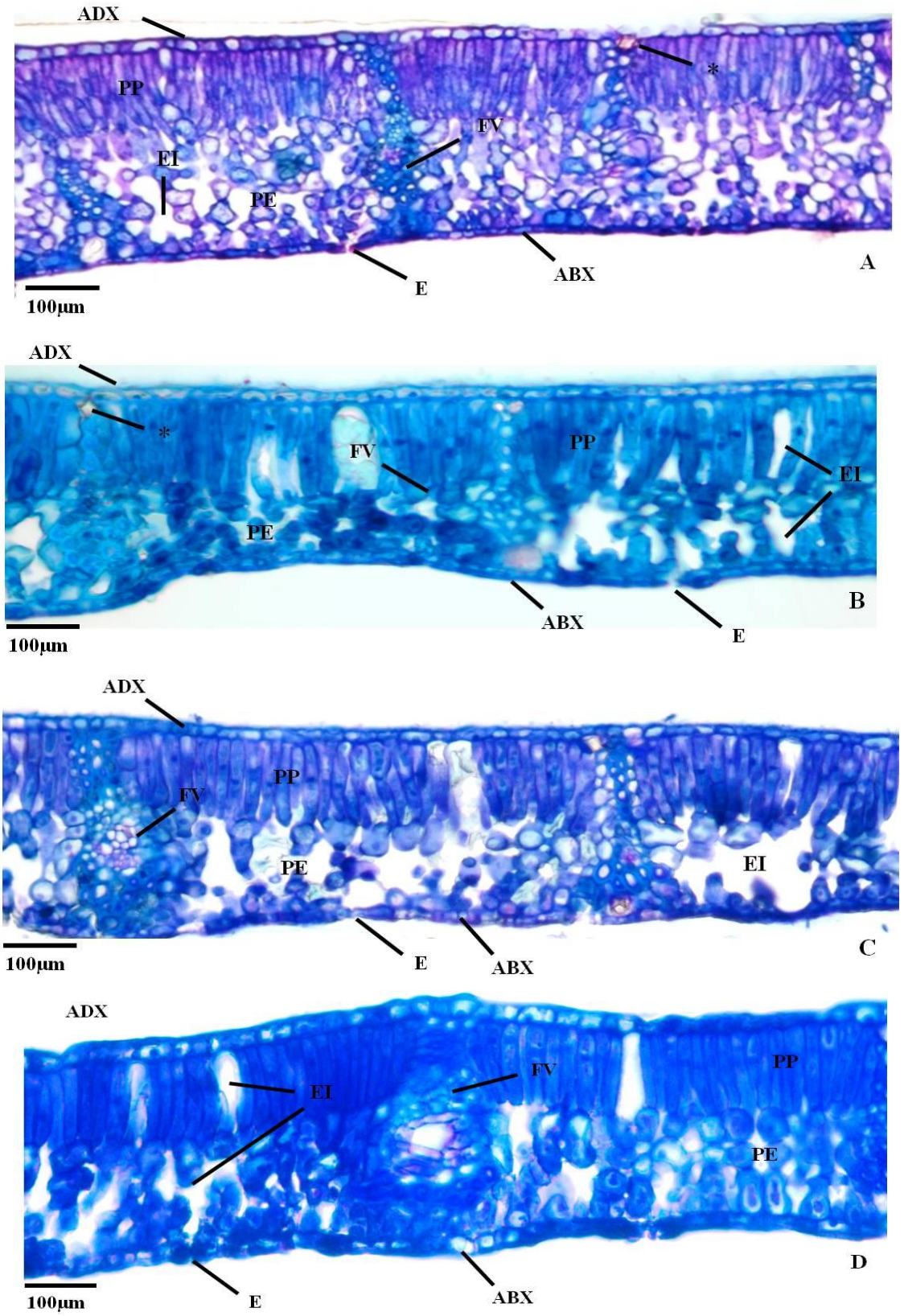

Figura 15. Secção transversal da folha de *P. heptaphyllum* submetida a dois níveis de intensidade luminosa (sombra moderada, A e B e sombra densa, C e D) dois regimes hídricos do solo (alagado, B e D e controle, A e C). ADX= face adaxial; ABX= face abaxial; PE= parênquima esponjoso; PP = parênquima paliçádico; FV = feixe vascular; E = estômato; EI = espaço intercelular; * = cristais prismáticos.

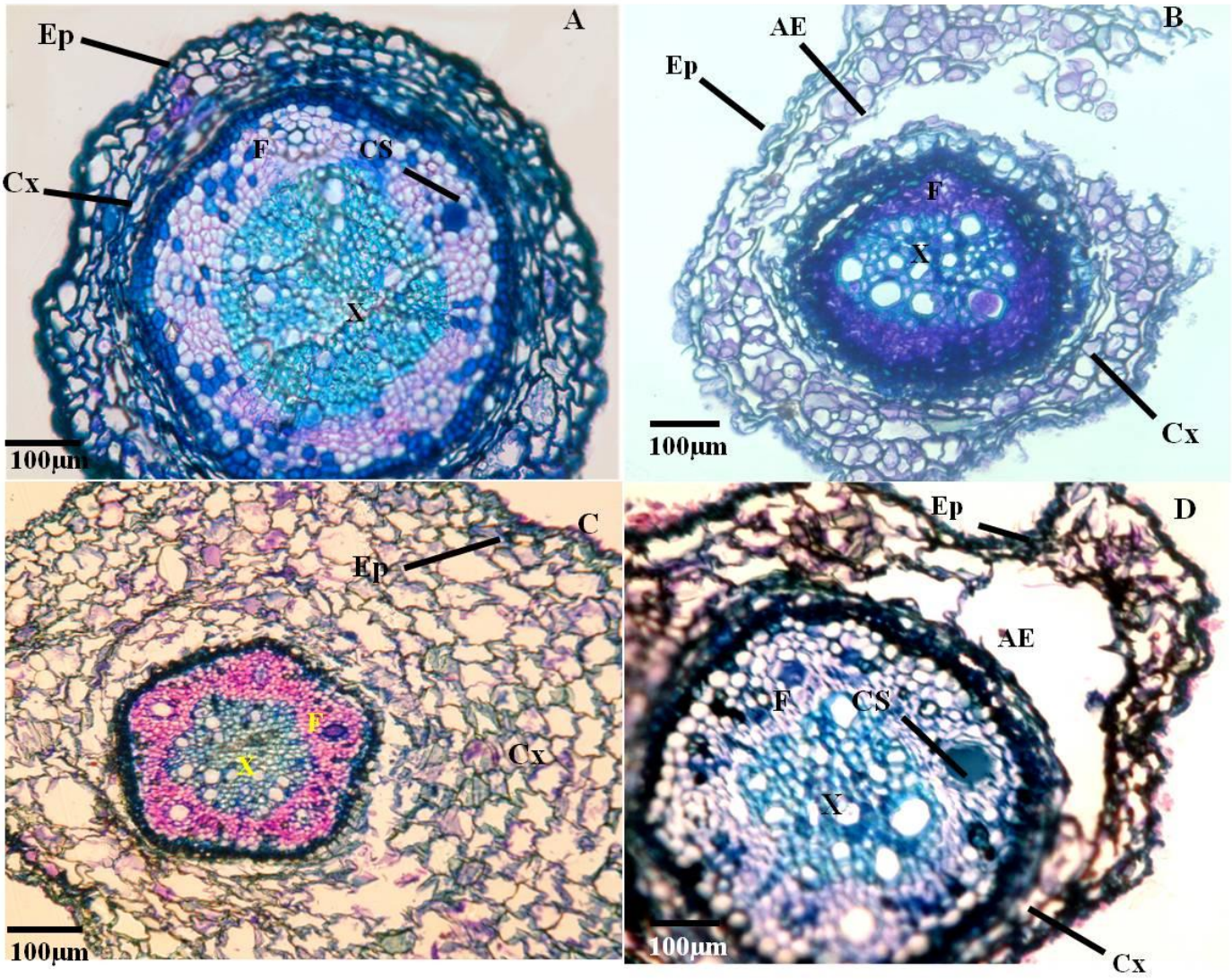

Figura 16. Secções transversais de raízes de *P. heptaphyllum* mostrando a formação de aerênquima. (A) Sombra moderada e controle; (B) sombra moderada e alagada; (C) sombra densa e controle e (D) sombra densa e alagada. Ep = epiderme; Cx = córtex; Ae = aerênquima; F = floema; X = xilema; CS = canais secretores.

5. DISCUSSÃO

Durante o período de realização dos experimentos pôde-se observar que não houve diferença, entre os ambientes de sombra moderada e sombra densa, para a temperatura do ar (Ta) e o déficit de pressão de vapor do ar (DPV). Por outro lado, os valores de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) para a sombra moderada foram maiores que na sombra densa, demonstrando que apenas a radiação estava interferindo nas condições experimentais. Em condições naturais, a estrutura e composição do dossel exercem influência no microclima, principalmente em relação ao ambiente de luz (LÜTTGE, 2008).

Processos como a fotossíntese, a respiração e a transpiração são dependentes das condições em que as plantas se desenvolvem. A ocorrência de maiores valores de Ta e RFA antes do período do alagamento do solo pode ser explicada pela época em que os experimentos foram instalados (período seco), nos meses de dezembro a maio. Por outro lado, valores menores foram encontrados durante período de alagamento, entre os meses de maio e junho (período úmido).

Mielke e Schaffer (2010a), num experimento realizado na Flórida, EUA, no final da estação seca e início da estação chuvosa, encontraram valor total diário de RFA antes do período de alagamento de 44,3 e 10,7 mol m^{-2} d^{-1}, para pleno sol e sombra, respectivamente. Esses valores corresponderam a quase o dobro do verificado no presente estudo, que apresentou valores médios de 22,9 e 5,2 mol m^{-2} d^{-1}, na sombra moderada e densa, respectivamente. Lavinsky (2009) verificou valor médio de RFA total diário de 24,97 e 1,26 mol m^{-2} d^{-1}, para ambientes de clareira e sub-bosque, respectivamente, na região de Ilhéus, BA, Brasil. Feijó *et al*. (2009), também para a região de Ilhéus, encontraram valores médios de RFA total diário de 4,0, 2,3, 1,1 e 25,4 mol m^{-2} d^{-1}, para os ambientes de sombra a 25, 50 e 75% e pleno sol, respectivamente. Esses valores foram próximos aos encontrados no presente estudo.

Os valores de RFA diário para as plantas cultivadas em sombra moderada apresentaram-se distribuídos uniformemente, atingindo o valor máximo de 800 μmol m^{-2} s^{-1}. Já para as plantas cultivadas em sombra densa, os valores atingiram o máximo de 400 μmol m^{-2} s^{-1}, sendo que a maior concentração dos dados ficou entre 11 e 200 μmol m^{-2} s^{-1}, para os dois ambientes de sombreamento. Os resultados encontrados para a sombra densa foram semelhantes aos encontrados por Feijó *et al*. (2009), num

experimento realizado em condições de casa de vegetação onde os valores de RFA foram em torno de 400 μmol m^{-2} s^{-1}, sendo que a maior concentração dos dados ficou entre 100 a 120 μmol m^{-2} s^{-1}, independente do nível de disponibilidade luminosa. No estudo feito por Mielke e Schaffer (2010b) com mudas de *Eugenia uniflora* L. crescendo sob diferentes níveis de radiação, não foram encontradas diferenças nos valores da Ta e do DPV entre os tratamentos de pleno sol e sombra, semelhante ao encontrado no presente estudo.

No presente estudo, as folhas das plantas cultivadas em ambiente de sombra moderada apresentaram um posicionamento mais paralelo em relação ao solo, enquanto as folhas de sombra densa apresentaram posicionamento mais inclinado (Figura 17). Esse comportamento também foi observado por Souza *et al*. (2009) em estudo onde foi avaliado as estratégias de utilização de luz e estabilidade de plântulas de *Cordia superba* Cham, espécie dependente de luz, crescidas em diferentes níveis de sombreamento.

O alagamento do solo altera o estado de equilíbrio dos elementos e compostos do solo, o que resulta em alterações nas propriedades físicas, químicas, biológicas e mineralógicas, sendo a mais significativa o decréscimo no potencial de oxidação-redução (Eh) (LIMA *et al*., 2005), onde a matéria orgânica funciona como a fonte de elétrons para redução do solo.

O Eh mede a intensidade de redução do solo, quando apresenta valores altos e positivos indica que há uma diminuição na atividade de elétrons e o sistema está em condições oxidantes. Por outro lado, valores baixos e negativos indicam condições redutoras (LIMA *et al*., 2005). Sob alagamento, os espaços entre os sedimentos que compõem o solo são ocupados por água, o que limita as trocas gasosas entre solo e atmosfera (LI *et al*., 2007), diminuindo o Eh.

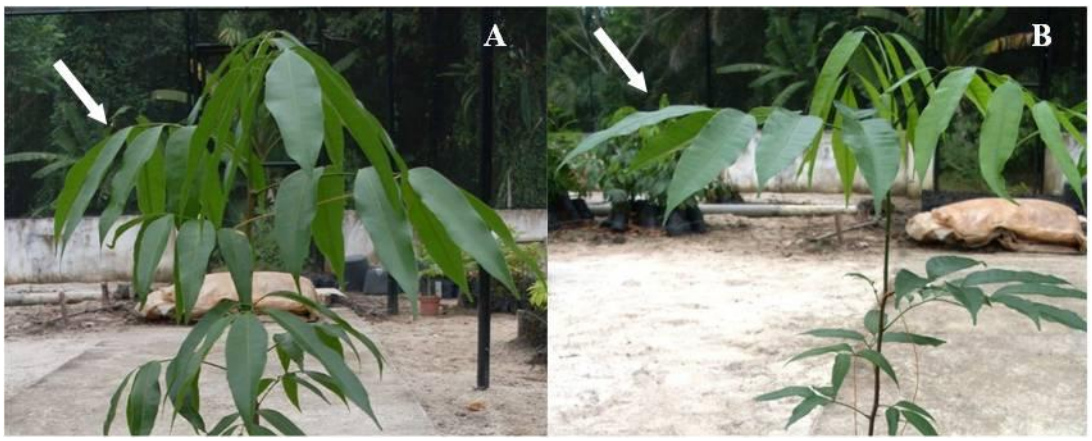

Figura 17. Arquitetura foliar de plantas jovens de *P. heptaphyllum* em dois ambientes de sombra: a) sombra moderada; b) sombra densa.

Quando o solo é alagado, a água desloca o ar dos espaços porosos, criando condições de anaerobiose, devido à diminuição do suprimento do oxigênio no solo e aumento de dióxido de carbono (CO_2), que é decorrente da respiração microbiana, sendo liberados rapidamente após o alagamento. Além do CO_2, outros compostos gasosos são produzidos em condições de anaerobiose como o ácido 1-carboxílico-1-aminociclopropano (ACC), precursor do etileno, ácido sulfídrico, ácidos orgânicos voláteis e metano (CAMARGO *et al*., 1999). Desta forma, o alagamento do solo reduz o suprimento de oxigênio no solo, o que intensifica a atividade anaeróbica aumentando a produção de substâncias redutoras, reduzindo o Eh (LIMA *et al*., 2005).

Solos bem drenados apresentam Eh variando de 400 a 700 mV. Quando submetidos a condições de anaerobiose, os valores de Eh podem variar de - 250 a - 300 mV (LEHMANN e VINATEA, 2008). Quando o solo é alagado ocorre diminuição na disponibilidade de oxigênio, alterando as propriedades físico-químicas do solo, o que diminui o Eh do solo e altera o metabolismo geral da planta (MIELKE e SCHAFFER, 2010a). Em estudos feitos com mudas de *E. uniflora* os valores de Eh ficaram abaixo de -180 mV na primeira semana de aplicação do tratamento (MIELKE e SCHAFFER, 2010a). No presente estudo, os valores de Eh chegaram a - 228,0 mV e - 296,3 mV na sombra moderada e densa, respectivamente indicando condições que o solo estava em condições anaeróbicas.

No presente estudo verificou-se a presença de alguns mecanismos de aclimatação ao excesso de água no solo como a formação de lenticelas. A presença de

lenticelas encontradas nas plantas de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento foi semelhante ao encontrado em outros estudos com espécies arbóreas tropicais como em *Vochysia divergens* Pohl (DALMOLIN, 2006), *Theobroma cacao* L. (REHEM *et al*., 2009), *Cecropia pachystachya* Trec. (BATISTA *et al*., 2008), *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (POVH *et al*., 2005) e *Piptadenia gonoacantha* Mart. (FERREIRA *et al*., 2001). Essas estruturas favorecem a sobrevivência das plantas submetidas ao alagamento do solo, contribuindo para a difusão do oxigênio atmosférico para os tecidos internos e eliminação de metabólitos voláteis potencialmente tóxicos para as plantas, produzidos em maior quantidade durante o processo de alagamento do solo, como acetaldeído (BATISTA *et al*., 2008).

A condutância estomática foi menor nas plantas do tratamento controle cultivadas em ambiente de sombra moderada com valores variando de 50,4 mmol m^{-2} s^{-1} a 35,5 mmol m^{-2} s^{-1} no início e no final do experimento, respectivamente. Já nas plantas cultivadas em ambiente de sombra densa, os valores variaram de 62,8 mmol m^{-2} s^{-1} a 42,6 mmol m^{-2} s^{-1} no início e final do experimento, respectivamente. As plantas cultivadas em ambiente de sombra moderada apresentaram maior área foliar e, por consequência, menor densidade estomática que, por sua vez, acarreta em menor condutância estomática. Resultado diferente foi observado por Lima Junior *et al*. (2005) que ao trabalharem com a espécie tolerante ao sombreamento, *Cupania vernalis* Camb., em diferentes níveis de sombreamento observaram que a condutância estomática foi maior nas plantas submetidas a pleno sol, com valores variando de 46 a 23 mmol m^{-2} s^{-1}, para pleno sol e 70% de sombreamento, respectivamente.

Neste estudo, observou-se que a taxa fotossintética líquida e a condutância estomática decresceram de forma simultânea nas plantas cultivadas em ambiente de sombra moderada, entretanto nas plantas cultivadas em ambiente de sombra densa, a taxa fotossintética líquida decresceu mais rapidamente que a condutância estomática. Esse resultado pode indicar que a diminuição da fotossíntese pode ser atribuída a fatores não-estomáticos como diminuição da atividade e concentração da enzima Ribulose 1-5 bifosfato carboxilase oxigenase (rubisco) ou fotoinibição e diminuição da eficiência fotoquímica do fotossistema II.

Ao longo de 38 dias do alagamento, observou-se um decréscimo nas variáveis de trocas gasosas para as plantas alagadas em relação às plantas não-alagadas (controle), independente do nível de sombreamento, seguindo o mesmo padrão de comportamento

observado em estudo semelhante feito por Mielke *et al*. (2003) com *Genipa americana*. O decréscimo dos valores de taxa fotossintética líquida pode ser explicado pelo fechamento estomático que resulta em diminuição na absorção de CO_2 pelas folhas, ao decréscimo da atividade da ribulose-1,5 bisfosfato carboxilase oxigenase (Rubisco) ou à diminuição na absorção de nutrientes e água. No estudo realizado por Batista *et al*. (2008), com *C. pachystachya* foi encontrada diferença significativa na condutância estomática e taxa fotossintética líquida nos três períodos analisados (2, 5 e 15 dias após o período de alagamento do solo), sendo que para taxa fotossintética líquida a diferença foi muito mais pronunciada 15 dias após o alagamento.

Em estudo onde foi avaliado o efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de plântulas de *Pouteria glomerata* Radlk, espécie característica de florestas de várzea, Maurenza *et al*. (2009) detectaram que os valores de taxa fotossintética líquida nas plantas submetidas a inundação parcial e total foram menores do que as plantas controle. Estes resultados podem indicar que as restrições estomáticas foram responsáveis pela diminuição da fotossíntese, o que provavelmente ocorreu com *P. heptaphyllum*. Davanso *et al*. (2002) estudando as trocas gasosas, o crescimento e desenvolvimento de *Tabebuia avellanedae* Lorentz, espécie tolerante ao alagamento do solo, observaram diminuição na taxa fotossintética líquida logo no início do alagamento do solo. Por outro lado, a condutância estomática diminuiu proporcionalmente desde o início até o final do alagamento.

Mielke *et al*. (2005) estudando os efeitos da inundação do solo sobre as trocas gasosas e crescimento de *Rapanea ferruginea* (Ruiz & Pavon) Mez e *Schinus terebinthifolius* Raddi, duas espécies arbóreas dependentes de luz, observaram que seis dias após o alagamento houve decréscimo significativo na condutância estomática e taxa fotossintética líquida para *R. ferruginea*. Porém para *S. terebinthifolius* só foram observadas diminuições significativas para condutância estomática, vinte dias após o início do experimento.

A taxa de crescimento relativo é uma variável que retrata o ganho de biomassa em relação a uma biomassa pré-existente. As variações na taxa de crescimento relativo podem estar correlacionadas a taxa assimilatória líquida, que reflete a eficiência fotossintética das mudas em relação à área fotossintetizante (DUZ *et al*., 2004), ou a razão de área foliar (SOUZA e VÁLIO, 2003).

No presente estudo, as plantas do tratamento controle cultivadas em ambiente de sombra moderada apresentaram valores médios de taxa de crescimento relativo de 15,23 mg g^{-1} d^{-1} superiores aos valores encontrados para as plantas do tratamento controle cultivadas em ambiente de sombra densa, que apresentaram valores em torno de 7,85 mg g^{-1} d^{-1}. Feijó *et al*. (2009) avaliando o crescimento e as respostas fotossintéticas de *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms e *S. terebinthifolius*, duas espécies arbóreas dependentes de luz, em diferentes níveis de disponibilidade de radiação luminosa constataram que para *G. integrifolia* os valores de taxa de crescimento relativo variaram de 34,5 mg g^{-1} d^{-1} em 75% de sombreamento a 17,5 mg g^{-1} d^{-1} sob 5% de sombreamento. Já para *S. terebinthifolius* a taxa de crescimento relativo variou de 30,7 mg g^{-1} d^{-1} em 25% de sombreamento a 12,3 mg g^{-1} d^{-1} sob 5% de sombreamento.

Lima *et al.* (2010b) avaliando o crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas tropicais constataram maiores valores de taxa de crescimento relativo para as três espécies em maiores níveis de disponibilidade de radiação luminosa, sendo que os valores para *Caesalpinia echinata* Lam., espécie tolerante ao sombreamento, variaram de 16,25 a 7,01 mg g^{-1} d^{-1} no pleno sol e sob 75% de sombreamento, respectivamente, muito próximos aos encontrados para *P. heptaphyllum*. Já em *Cariniana legalis* (Martius) Kuntze, os valores variaram de 19,85 a 11,60 mg g^{-1} d^{-1} no pleno sol e sob 75% de sombreamento, respectivamente e em *G. americana*, os valores variaram de, aproximadamente, 25,80 a 18,85 mg g^{-1} d^{-1} no pleno sol e sob 75% de sombreamento, respectivamente. Souza e Válio (2003) estudando 15 espécies arbóreas tropicais de diferentes estágios sucessionais sob diferentes níveis de radiação constataram que as espécies dependentes de luz apresentaram maior taxa de crescimento relativo, com valores variando de 15 a 30 mg g^{-1} d^{-1} e de 10 a 15 mg g^{-1} d^{-1}, para as espécies dependentes de luz e tolerantes ao sombreamento, respectivamente.

Como observado para taxa de crescimento relativo, no presente estudo os valores médios de taxa assimilatória líquida para as plantas do tratamento controle cultivadas em ambiente de sombra moderada foram maiores do que os encontrados para as plantas cultivadas em ambiente de sombra densa, com valores de 0,30 mg cm^{-2} d^{-1} e 0,10 mg cm^{-2} d^{-1}, para sombra moderada e densa, respectivamente. Feijó *et al*. (2009) encontraram para *S. terebinthifolius* valores de taxa assimilatória líquida variando de 0,30 a 0,10 mg cm^{-2} d^{-1} em 25% e 5% de sombreamento, respectivamente, semelhante ao encontrado para *P. heptaphyllum*. Já para *G. integrifolia* os valores de taxa

assimilatória líquida variaram de 0,41 a 0,12 mg cm^{-2} d^{-1} em 25% e 5% de sombreamento, respectivamente.

Os resultados obtidos para taxa de crescimento relativo e taxa assimilatória líquida permitem sugerir que *P. heptaphyllum* apresentou melhor crescimento em ambiente de sombra moderada.

O alagamento do solo resulta, geralmente, em diminuição na taxa de crescimento relativo e na absorção de nutrientes, clorose e murcha foliar, podendo levar à morte da planta (REHEM *et al*., 2009). O alagamento do solo provocou diminuição na taxa de crescimento relativo nas plantas de *P. heptaphyllum* independente do nível de sombreamento, sendo mais proeminente nas plantas cultivadas em ambiente moderada. A diminuição da taxa de crescimento relativo em resposta ao alagamento do solo pode ser explicada pela diminuição de alocação de biomassa para as raízes e folhas. O crescimento, desenvolvimento e produtividade primária dos ecossistemas são dependentes dos processos fotossintéticos. Dessa forma, qualquer fator estressante que possa interferir na taxa fotossintética afeta o ganho líquido de matéria seca e, consequentemente, o crescimento da planta. Em estudo onde se avaliou a tolerância à inundação de *C. pachystachya*, Batista *et al*. (2008) observaram diminuição na taxa de crescimento relativo de raiz e caule como resposta ao alagamento do solo.

Seguindo o mesmo padrão de comportamento da taxa de crescimento relativo, a taxa assimilatória líquida nas plantas alagadas foi menor do que nas plantas do controle, nos dois níveis de sombreamento, sendo que apenas nas plantas submetidas ao alagamento em ambiente de sombra moderada foi verificada diferença significativa. O decréscimo da taxa assimilatória líquida está relacionado com a eficiência fotossintética das plantas. No estudo de Rehem *et al*. (2009) foi encontrada diferença significativa entre os tratamentos alagado e controle na taxa assimilatória líquida para *T. cacao* em quase todos os clones avaliados. Lenhard *et al*. (2010) estudando o crescimento inicial de *Caesalpinia ferrea* Mart. sob diferentes níveis de água no solo não encontraram diferenças significativas para taxa de crescimento relativo e taxa assimilatória líquida ao longo do período do experimento.

O alagamento do solo provocou incremento da massa foliar específica e diminuição na área foliar das plantas de *P. heptaphyllum*. Os resultados encontrados para área foliar indicam que a distribuição de fotoassimilados privilegiou o aumento da espessura foliar em detrimento da expansão da área foliar (BATISTA *et al*., 2008).

Resultados semelhantes foram encontrados para clones de *T. cacao* (REHEM *et al*., 2009). As mudas de *C. pachystachya* (BATISTA *et al.,* 2008), *T. avellanedae* (DAVANSO *et al*., 2002), *S. terebinthifolius* e *R. ferriginea* (MIELKE *et al*., 2005) também apresentaram diminuição na área foliar em resposta ao alagamento do solo. Altos valores de massa foliar específica podem ser explicados pela diminuição do tamanho e aumento na massa seca das folhas, o que representa aumento na quantidade e capacidade do aparelho fotossintético por unidade de área foliar (DUZ *et al*., 2004). Em condições de baixa irradiância, a maior parte dos fotoassimilados é deslocada para a parte aérea, o que resulta no aumento da área foliar e consequente aumento da superfície fotossintética. A massa foliar específica é uma variável morfológica que tem relação direta com aclimatação das plantas a condições de sol e sombra.

A razão de massa de folha de *P. heptaphyllum* foi menor na sombra moderada, comportamento encontrado também em *G. integrifolia* (DEMUNER *et al*., 2004). Esse comportamento pode ser explicado, pois em exposição à alta irradiância, as plantas absorvem mais luz do que conseguem utilizar, resultando em fotoinibição devido a danos no maquinário fotossintético (DEMUNER *et al*., 2004). Após o alagamento do solo pode-se observar decréscimo na razão de massa de folha tanto para plantas cultivadas em ambientes de sombra moderada quando em sombra densa, sendo que a diminuição foi muito mais significativa nas plantas cultivadas na sombra moderada. Maurenza *et al*. (2009) avaliando o efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *P. glomerata* observaram decréscimo na razão de massa de folha em relação as plantas controle. O alagamento do solo induziu a um aumento na razão de massa de caule das plantas cultivadas em sombra moderada, e diminuição nas plantas cultivadas em ambiente de sombra densa.

A baixa disponibilidade de oxigênio causada pelo alagamento do solo resultou em decréscimo nos valores de razão de massa de raiz nas plantas cultivadas em sombra moderada, não exercendo influência nas plantas em ambientes de sombra densa.

A análise morfoanatômica revelou que a folha de *P. heptaphyllum* é hipoestomática e apresenta mesofilo do tipo dorsiventral, com parênquima paliçádico formado por duas camadas de células e parênquima esponjoso formado por quatro camadas celulares. A ocorrência de estômatos apenas na face abaxial é um importante mecanismo contra a perda excessiva de água.

Hanba *et al*. (2002) avaliando o efeito da radiação sobre a anatomia foliar em três espécies de *Acer* (*A. rufinerve, A. palmatum* e *A. mono*), verificaram que todas as espécies apresentaram aumento da espessura do mesofilo com o aumento da radiação, semelhante ao encontrado para *P. heptaphyllum*.

Outro resultado muito semelhante com o presente estudo foi encontrado por Lima Junior *et al*. (2006) em experimento onde foi avaliado os aspectos fisionatômicos de plantas jovens de *C. vernalis* submetidas a diferentes níveis de sombreamento. Esses autores constataram que a maior espessura do mesofilo foi observada em plantas cultivadas a pleno sol e a menor espessura nas plantas cultivadas a 70% de sombreamento. Essas variações na espessura do mesofilo estão relacionadas ao aumento da espessura do parênquima paliçádico e da epiderme (face adaxial e abaxial), visto que não foi observada diferença significativa na espessura do parênquima esponjoso.

Foi verificada a presença de cristais prismáticos de oxalato de cálcio na face adaxial nas plantas do tratamento controle de *P. heptaphyllum*, independente do nível de sombreamento. A presença desses cristais também foi observada por Souza e Marquete (2000) para *Miconia tristis* Spring e *Miconia doriana* Cogn., duas espécies adaptadas a ambientes mesofíticos. A presença de cristais de oxalato de cálcio permite um melhor aproveitamento da luz, uma vez que possui propriedades reflexivas, sendo mais frequentes nas plantas de ocorrência em locais mais sombreados (SOUZA e MARQUETE, 2000). Além disso, os cristais conferem proteção das plantas contra herbivoria e contribuem para manutenção de nutrientes com reserva de cálcio.

O alagamento do solo não afetou nenhuma das características estruturais analisadas no limbo, exceto para o parênquima paliçádico das plantas cultivadas em ambiente de sombra densa onde foi observada diminuição no número de camadas.

A formação de aerênquima nas raízes verificada nas plantas de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento do solo foi semelhante ao encontrado em outros estudos com espécies arbóreas como em *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood., espécie tolerante ao alagamento (FERREIRA *et al*., 2006) e em *G. americana* (SANTIAGO e PAOLI, 2007). O desenvolvimento de aerênquimas confere uma maior adaptação das plantas a ambientes hipóxicos ou anóxicos, pois ao facilitar a difusão de gases no interior das células, permitem melhor distribuição de oxigênio entre os tecidos vegetais (DEUNER *et al*., 2007; PEREIRA *et al*., 2010), mantendo a respiração aeróbica. Assim, mesmo que o solo esteja em condições de anaerobiose, internamente a raiz encontra-se aerada.

A formação de aerênquima pode ser de origem esquizógena, pelo afastamento das células ou lisogênica pela morte ou lise destas células em resposta as condições ambientais. De acordo com Grandis *et al*. (2010), a diminuição na disponibilidade de oxigênio em resposta ao alagamento do solo induz o aumento da produção de etileno, o que resulta em aumento da degradação da parede celular e formação do aerênquima lisógeno. No presente estudo, o alagamento do solo, tanto na sombra moderada como na sombra densa, induziu ruptura das células do córtex indicando a formando de um aerênquima lisogênico, o que resultou no desenvolvimento de grandes espaços intercelulares permitindo a passagem de oxigênio para as raízes. Considerando que a presença de aerênquima confere tolerância das espécies a condições de deficiência de oxigênio no solo, estes resultados indicam que *P. heptaphyllum*, independente das condições de sombreamento, apresenta mecanismos de resposta que permitem a sobrevivência em condições de alagamento do solo.

6. IMPLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO

A crescente degradação ambiental, causada principalmente pelas atividades antrópicas, tem surgido como um dos maiores problemas ambientais. Dentre outras ameaças, a fragmentação florestal é, possivelmente, uma das principais responsáveis pela diminuição da biodiversidade.

A fragmentação é um fenômeno global, presente em todos os ecossistemas florestais, que se encontra fortemente associado à expansão de fronteiras. No processo de fragmentação, áreas de floresta, que eram quase contínuas, são reduzidas a pequenos fragmentos isolados (ilhas de habitat) que, na maioria das vezes, não sustenta a mesma diversidade de espécies dos ecossistemas originais. O processo de fragmentação leva, portanto a redução da biodiversidade seja pela perda de área do habitat ou da variabilidade genética.

Diante deste cenário, os programas de recuperação e/ou restauração de áreas degradadas apresentam-se como um ação de grande importância ambiental e socioeconômica tendo por objetivo minimizar os efeitos negativos decorrentes da fragmentação. É neste contexto que se inserem os corredores ecológicos como uma importante ferramenta para a conservação da biodiversidade. Ao conectar os fragmentos isolados esses corredores diminuem os efeitos causados pela fragmentação, restabelecendo o fluxo de animais o que facilita a dispersão de sementes das espécies arbóreas, contribuindo assim para a restauração e recuperação de áreas degradadas. Os corredores contribuem para aumentar as chances de sobrevivência de populações de diferentes espécies, além de funcionar como zona de amortecimento nas áreas de entorno das áreas protegidas.

A legislação ambiental brasileira prioriza, em programas de recuperação e/ou restauração de áreas degradadas, o uso de espécies nativas do bioma a ser recuperado e/ou restaurado visando manter a comunidade o mais próximo possível da sua condição original (BRASIL, 2000), uma vez que estas estão mais aclimatadas às condições edafoclimáticas locais, além de garantir a conservação da biodiversidade local. Dessa forma, a identificação de espécies nativas capazes de se estabelecer em áreas degradadas é um importante passo a ser considerado para se obter sucesso na restauração florestal com base em critérios ecológicos e econômicos.

Nas florestas tropicais, grande parte dos remanescentes florestais encontram-se localizados em pequenas propriedades rurais, assim a conservação destes é dependente das atitudes e interesses dos proprietários e da comunidade local. Desta forma, as estratégias de conservação devem considerar não apenas os fatores ambientais, mas também fatores econômicos, sociais e culturais.

Neste contexto, a utilização de sistemas agroflorestais (SAFs) apresenta-se como uma estratégia viável e interessante conciliando conservação, restauração e geração de renda para o produtor rural devido à diversidade de espécies que podem ser utilizadas e suas possibilidades de manejo, envolvendo os produtores nos programas de restauração e/ou recuperação. Em geral, os SAFs podem contribuir para a conservação da biodiversidade fornecendo habitat para as espécies que toleram certo nível de perturbação e preservando o germoplasma de espécies mais sensíveis, funcionando como alternativa sustentável em relação aos sistemas agrícolas tradicionais e mantendo a conectividade entre remanescentes florestais contribuindo assim, para a conservação de espécies da fauna e flora (JOSE, 2009).

Neste sentido, as árvores nativas podem ser utilizadas para consumo (frutíferas), produção de plantas para áreas de restauração florestal ou para extração de produtos, como óleos, resinas, cosméticos, madeiras e até medicamentos. A presença de *Protium heptaphyllum* em remanescentes florestais é extremamente importante uma vez que a presença de árvores frutíferas atrativas à fauna contribui para a recuperação e manutenção das funções ecológicas de ambientes degradados.

P. heptaphyllum é uma espécie comum em diversas regiões brasileiras, conhecida por breu-branco. É muito utilizada na medicina popular, apresentando propriedades cicatrizantes, hemostáticas e antiinflamatórias. As espécies medicinais são fundamentais em qualquer tipo de SAF, pois produz princípios ativos, oriundos do metabolismo secundário, que são substâncias produzidas e armazenadas pelas plantas durante o seu desenvolvimento, que conferem defesa/interação com outros organismos vivos (insetos, bactérias, fungos e até mamíferos). Apesar da importância das plantas medicinais ainda são poucos os estudos enfocando a eficácia e segurança para utilização destas espécies.

Estudos relacionados à adaptação das espécies a disponibilidade de luz são fundamentais para propor estratégias de plantio e manejo de plantas em SAFs, tendo em vista os múltiplos usos da floresta. *P. heptaphyllum* é uma espécie de pequeno a médio

porte, sendo abundante em diversas formações florestais, desde restingas até floresta ombrófila densa.

De acordo com os resultados obtidos no presente estudo, a espécie apresentou plasticidade fenotípica nos dois ambientes de sombra estudados, o que possibilita o desenvolvimento da espécie em ecossistemas dinâmicos, perturbados e com variações nos níveis de intensidade luminosa. Entretanto, a espécie mostrou-se mais tolerante ao sombreamento moderado, visto a sua melhor aclimatação a ambientes com alta intensidade luminosa no que se refere à produção de biomassa.

O processo de degradação ambiental decorrente do manejo inadequado também trouxe consequências para as áreas de matas ciliares, resultando em graves problemas ambientais como extinção de várias espécies da fauna e flora, assoreamento dos rios ou erosão do solo. Diante disso, há necessidade de estudos que propiciem conhecimentos técnico-científicos que visem fornecer informações para os programas de restauração de matas ciliares, como quais as espécies mais adequadas e as exigências ecológicas e econômicas de cada espécie.

As matas ciliares são ecossistemas extremamente importantes por diminuírem a ocorrência de escoamento superficial, atuarem como filtro ambiental, impedindo que os poluentes cheguem aos cursos d'água e por serem ambientes de refúgio e fornecimento de alimentação para a fauna, assegurando a variabilidade genética. Os programas de restauração e recuperação de matas ciliares devem considerar, a tolerância das espécies ao alagamento e a relação das espécies vegetais com a fauna, que atuará como dispersores de sementes, contribuindo para a regeneração natural.

As áreas de matas ciliares estão sujeitas, periodicamente, ao alagamento do solo sendo esse um dos principais fatores de seleção das espécies que desenvolveram mecanismos para se adaptarem a estes ecossistemas. O estudo da tolerância das espécies ao alagamento do solo revela alterações morfológicas, anatômicas e fisiológicas. Essas alterações incluem, principalmente, formação de aerênquima, hipertrofia de lenticelas, desenvolvimento de raízes adventícias e modificações no desenvolvimento da planta. A compreensão dessas alterações e sua contribuição para a aclimatação das espécies podem gerar resultados que demonstre o comportamento das espécies a condições de alagamento, servindo de subsídio para elaboração de projetos que visem à recuperação e/ou restauração das matas ciliares.

A espécie *P. heptaphyllum* se mostrou tolerante a pequenos períodos de alagamento do solo, apresentando algumas alterações anatômicas e morfológicas como desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas, a partir de quinze dias de alagamento do solo, formação de aerênquima, menor desenvolvimento da parte aérea e diminuição no crescimento da raiz, que permitiram sobreviver a esse tipo estresse.

As respostas das plantas às condições a que foram submetidas demonstra que a espécie pode ser capaz de responder de forma positiva as pressões ambientais, o que confere boa adaptabilidade a condições de alagamento, verificando assim que esta espécie pode ser indicada para recuperação de mata ciliar, para áreas com inundação periódica.

7. CONCLUSÕES

Com base nos resultados obtidos e nas condições em que o experimento foi realizado, foi possível concluir que: a) entre os ambientes de sombreamento estudados, as plantas de *P. heptaphyllum* cultivadas em sombra moderada (15,3 a 22,9 mol fótons m^{-2} d^{-1}) apresentaram maior crescimento do que as plantas cultivadas em sombra densa (3,2 a 5,2 mol fótons m^{-2} d^{-1}); b) as plantas submetidas ao alagamento do solo apresentaram diminuições significativas de A e gs, as quais foram mais pronunciadas na sombra moderada; e c) plantas jovens de *P. heptaphyllum* apresentaram tolerância ao alagamento temporário, demonstrando que a espécie tem potencial para uso em programas de restauração de matas ciliares degradadas.

8. REFERÊNCIAS

AGUILAR-SIERRA, C. I.; MELHEM, T. S. Morfologia polínica da tribo Protieae (Burseraceae) na América do Sul. **Revista brasileira de Botânica**, São Paulo, v.21, n.1, p.35-63, 1998.

ALMEIDA, L. P.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; ZANELA, S. M.; VIEIRAS, C. V. Crescimento inicial de plantas de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. submetidas a níveis de radiação solar. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, n. 1, p. 83-88, 2004.

ALMEIDA, S. M. Z.; SOARES, A. M.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; GAJEGO, E. B. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, n. 1, p. 62-68, 2005.

ASSIS JÚNIOR, S. L.; ZANUNCIO, J. C.; KASUYA, M. C. M.; COUTO, L.; MELIDO, R. C. N. Atividade microbiana do solo em sistemas agroflorestais, monoculturas, mata natural e área desmatada. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 27, n. 1, p. 35-41, 2003.

ATROCH, E. M. A. C.; SOARES, A. M.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M. Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link submetidas a diferentes condições de sombreamento. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 25, n. 4, p. 853-862, 2001.

BANDEIRA, P. N.; PESSOA, O. D. L.; TREVISAN, M. T. S.; LEMOS, T. L. G. Metabólitos secundários de *Protium heptaphyllum* March. **Química Nova**, v. 25, n. 6B, p. 1078-1080, 2002.

BATISTA, C. U. N.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C.; PIMENTA, J. A. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 91-98, 2008.

BENATI, K. R.; SOUZA-ALVES, J. P.; SILVA, E. A.; PERES, M. C. L. COUTINHO, E. O. Aspectos comparativos das comunidades de aranhas (Araneae) em dois remanescentes de Mata Atlântica do Estado da Bahia, Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 5, n. 1a, 2005.

BOTREL, R. T.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RODRIGUES, L. A.; CURI, N. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 2, p. 195-231, 2002.

BRASIL. **Código Florestal**. Lei 4.771. **Presidência da República Casa Civil. Subchefia para Assuntos Jurídicos. Brasília, 1965.**

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Fragmentação de Ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas.** Ministério do Meio Ambiente. Brasília –DF. 508p, 2003.

BRASIL. **Lei Federal n. 9.985, de 18 de Julho de 2000**. Regulamenta o art. 225, § 1o, incisos I, II, III e VII da Constituição Federal, institui o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza e dá outras providências. Ministério do Meio Ambiente. Regulamentação do SNUC, 2000.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Instrução Normativa n° 6 de 23 de setembro de 2008. **Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção – IBAMA.** Brasília, 2008.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Instrução Normativa n° 5 de 8 de setembro de 2009. **Procedimentos metodológicos para restauração e recuperação das Áreas de Preservação Permanentes e da Reserva Legal instituídas pela Lei no 4.771, de 15 de setembro de 1965**. Brasília, 2009.

CAMARGO, F. A. O.; SANTOS, G. A.; ZONTA, E. Alterações eletroquímicas em solos inundados. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 19, n. 1, p. 171-180, 1999.

CARVALHO, C. J. R; ISHIDA, F. Y. Respostas de pupunheiras (*Bactris gasipaes* Kunth) jovens ao alagamento. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 9, p. 1231-1237, 2002.

CHEN, H.; QUALLS, R. G.; MILLER, G. C. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. **Environmental and Experimental Botany**, v. 48, p. 119–128, 2002.

CITÓ, A. G. L.; COSTA, F. B.; LOPES, J. A. D.; OLIVEIRA, V. M. M.; CHAVES, M. H. Identificação dos constituintes voláteis de frutos e folhas de *Protium heptaphyllum* Aubl (March). **Revista Brasileira de Plantas Medicinais**, v. 8, n 4, p. 4-7. 2006.

COSTA A. M.; GOBBI, E. L.; DEMUNER, V. G.; HEBLING S. A. O efeito da inundação do solo sobre o crescimento inicial de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, guapuruvu. **Natureza on line**, v. 4, n. 1, p. 7-13, 2006.

DALMOLIN, A. C. **Potencial fotossintético de plantas jovens de cambará (*Vochysia divergens* Pohl) sob condições de sombra e alagamento**. 2009. 76 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de física, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá – MT, 2009.

DALY, D. C. **Burseraceae.** In: GIULIETTI, A. M.; RAPINI, A.; ANDRADE, M. J. G.; QUEIROZ, L. P.; SILVA, J. M. C. (orgs.) Plantas Raras do Brasil. Belo Horizonte, MG: Conservação Internacional, 2009, p.116-117.

DAVANSO, V. M.; SOUZA, L. A.; MEDRI, M. E.; PIMENTA J. A.; BIANCHINI, E. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. **Brazilian Archives Biology and Technology**, v. 45, n. 3, p. 375–384, 2002.

DEMUNER,V. G.; HEBLING, S. A; DAGUSTINHO, D. M. Efeito do sombreamento no crescimento inicial de *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (Nova Série)**, Santa Tereza, v. 17, p. 45-55, 2004.

DEUNER, S.; NOGUEIRA, R. C.; ZANANDREA, I.; CASTRO, E. M.; ALVES, J. D.; MELO, E. F. Respostas anatômicas de plantas de erva-de-bicho (*Polygonum punctatum* Elliot) submetidas ao alagamento. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, supl. 1, p. 120-122, 2007.

DIAS-FILHO, M. B. Respostas morfofisiológicas de *Brachiaria* spp. ao alagamento do solo e a síndrome da morte do capim-marandu. **Anais...** In: WORKSHOP "Morte de capim-marandu", Cuiabá: Embrapa Gado de Corte, 2005.

DIAS-FILHO, M. B.; CARVALHO. J. R.. Physiological and morphological responses of *Brachiaria* spp. to flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 10, p. 1959-1966, 2000.

DIAS-FILHO, M. B. Opções forrageiras para áreas sujeitas à inundação ou alagamento temporário. **Anais do 22º Simpósio sobre Manejo de Pastagem**. Piracicaba: FEALQ, p. 71-93, 2006.

DUZ, S. R.; SIMINSKI, A.; SANTOS, M.; PAULILO, M. T. S. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 3, p. 587-596, 2004.

FARIA, D.; BAUMGARTEN, J. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 291-312, 2007.

FARIA, D.; PACIENCIA, M. L. B.; DIXO, M.; LAPS, R. R.; BAUMGARTEN, J. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. **Biodiversity Conservation**, v. 16, p. 2335–2357, 2007.

FARIA-FILHO, A. F.; ARAÚJO, Q. R. Zoneamento do meio físico do município de Ilhéus, Bahia, Brasil, utilizando a técnica de geoprocessamento. Ilhéus: CEPLAC/ CEPEC. **Boletim técnico nº 187**, p.1- 20, 2003.

FEIJÓ, N. S. A.; MIELKE, M. S.; GOMES, F. P.; FRANÇA, S.; LAVINSKY, A. O. Growth and photosynthetic responses of *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings in dense shade. **Agroforest Systems**, v. 77, p. 49-58, 2009.

FELFILI, J. M.; HILGBERT, L. F.; FRANCO, A. C.; SOUSA-SILVA, J. C.; RESENDE, A. V.; NOGUEIRA, M. V. P**.** Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 22, n. 2, p. 297-30, 1999.

FERREIRA, C. S.; PIEDADE, M. T. F.; BONATES, L. C. Germinação de sementes e sobrevivência de plântulas de *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood. em resposta ao alagamento, nas várzeas da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 36, n. 4, p. 413-418, 2006.

FERREIRA, D. A. C.; DIAS, H. C. T. Situação atual da mata ciliar do Ribeirão São Bartolomeu em Viçosa, MG. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 28, n. 4, p. 617-623, 2004.

FERREIRA, J. N.; RIBEIRO, J. F.; FONSECA, C. E. L. Crescimento inicial de Piptadenia gonoacantha (Leguminosae, Mimosoideae) sob inundação em diferentes níveis de luminosidade. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 4, p. 561-566, 2001.

FINE, P. V.A.; DALY, D. C.; MUNOZ, G. V.; MESONES, I. e CAMERON, K. M. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. **Evolution**, v. 59, n.7, p. 1464-1478. 2005.

GARDINER, E. S.; KRAUSS, K. W. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. **Tree Physiology**, v. 21, p. 1103–1111, 2001.

GIVNISH, T. J. Adaptive radiation to sun and shade: a whole plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 93-106, 1988.

GRANDIS, A.; GODOI, S.; BUCKERIDGE, M. S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 33, n. 1, p. 1-12, 2010.

GREGÓRIO, T. A.; GOBBO, L. G.; CARDOSO, J. F.; DEMUNER, V. G.; HEBLING S.A. Efeito do alagamento sobre o crescimento inicial de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Toledo (Ipê-rosa). **Natureza on line**, v. 6, n. 2, p. 91-98, 2008.

GRISI, F. A. **Aspectos fisiológicos de aroeira (Schinus terebinthifolius Raddi), sob níveis distintos de saturação hídrica em ambiente protegido, e área ciliar em processo de recuperação.** 2010. 127 f. Tese (doutorado)- Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2010.

HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant, Cell and Environment**, v.25, p.1021-1030, 2002

JACKSON, M. B.; COLMER, T. D. Response and adaptation by plants to flooding stress. **Annals of Botany**, v. 96, p. 501-505, 2005.

JOSE, S. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. **Agroforest System**, v. 76, p.1-10, 2009.

KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W. ;WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 12, p. 1345-1352, 2001.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F. S.; PONS, T. L. **Plant Physiological Ecology**. Berlin: Springer,2008. 623 p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000, 531 p.

LAVINSKY, A. O. **Características fotossintéticas e crescimento inicial de mudas de *Euterpe edulis* em ambientes de 'cabruca'**. 2009. 61 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus-BA, 2009.

LAVINSKY, A. O.; SANT'ANA, C. S.; MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A-A.F.; GOMES, F. P., FRANÇA, S.; SILVA, D. C. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. **New Forest**, v.34, p. 41–50, 2007.

LEHMANN, M.; VINATEA, L. Metodologia de amostragem de solo para a determinação do potencial redox em viveiros de cultivo de água doce e salgada. **Boletim do Instituto de Pesca**, São Paulo, v. 34, n. 1, p. 131 - 140, 2008.

LENHARD, N. R.; SCALON, S. P. Q.; NOVELINO, J. O. Crescimento inicial de mudas de pau ferro (*Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. var. *leiostachya* Benth.) sob diferentes regimes hídricos. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 34, n. 4, p. 870-877, 2010.

LI, S.; PEZESHKI, S. R.; GOODWIN, S. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth of cattail (*Typha latifolia*). **Acta Oecologica**, v. 25, p. 17-22, 2004.

LIMA JUNIOR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; OLIVEIRA, H.M. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Ciência Rural**, v.35, n. 5, p.1092-1097, 2005.

LIMA JÚNIOR, E. C.; ALVARENGA, A.A.; CASTRO, E.M.; VIEIRA, C.V.; BARBOSA, J. P. R. A. D. Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. **30, n.1, p.** 33-41, 2006.

LIMA, A. L. S.; ZANELLA, F.; CASTRO, L. D. M. Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum*

(Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Amazonica**, v. 40, n. 1, p. 43-48, 2010a.

LIMA, H. N.; MELLO, J. W.; SCHAEFER, C. E. G. R.; KER, C. **Dinâmica da mobilização de elementos em solos da Amazônia submetidos à inundação. Acta Amazonica** , v. 35, n.3, p. 317 – 330, 2005.

LIMA, M. A. O.; MIELKE, M. S.; LAVINSKY, A. O.; FRANÇA, S.; ALMEIDA, A-A. F.; GOMES, F. P. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 87, p. 527-534, 2010b.

LIMA, W. P.; ZAKIA, M. J. B. **Hidrologia de matas ciliares**. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO FILHO, H.F. (eds.) Matas ciliares: conservação e recuperação. 3 ed. São Paulo: EDUSP/ FAPESP, 2000, p. 33-44.

LOBO, P. C.; JOLY, C. A. **Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil**. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F. (eds.) Matas Ciliares: Conservação e Recuperação. 3 ed. São Paulo: EDUSP/ FAPESP, 2000, p. 143-155.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants.** Berlin: Springer-Verlag,2008. 458 p.

MAGALHAES, N. S.; MARENCO, R. A.; MENDES, K. R. Aclimatação de mudas de acariquara à alta irradiância. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 7, p. 687-694, 2009.

MAIA, R. M.; BARBOSA, P. R.; CRUZ, F. G.; ROQUE, N. F; FASCIO, M. Triterpenos da resina de *Protium heptaphyllum* March (Burseraceae): caracterização em misturas binárias. **Química Nova**, v. 23, n. 5, p. 623-626, p. 2000.

MATOS, F. J. A. **O Formulário Fitoterápico do professor Dias da Rocha**. 2 ed. Fortaleza: UFC, 1997. 258 p.

MAURENZA, D.; MARENCO, R. A.; PIEDADE, M. T. F. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v.39, n.3, p. 519-526, 2009.

MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; DELGADO, M.F.; CORREA, G. T. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e à aplicação de ethrel. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, p. 261-267, 1998.

MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A.-A.F.; GOMES, F. P.; AGUILAR, A. G.; MANGABEIRA, P. A. O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 50, p. 221–231, 2003.

MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A-A. F.; GOMES, F. P.; MANGABEIRA, P. A.; SILVA, D. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. **New Forests**, v. 29, n. 2, p. 161-168, 2005.

MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 68, p.113-121, 2010a.

_____. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and pigment indexes of *Eugenia uniflora* L. in response to changes in light intensity and soil flooding. **Tree Physiology**, v. 30, p. 45–55, 2010b.

NARAMOTO, M.; KATAHATA, S-I.; MUKAI, Y.; KAKUBARI, Y. Photosynthetic acclimation and photoinhibition on exposure to high light in shade-developed leaves of *Fagus crenata* seedlings. **Flora**, v. 201, p. 120–126, 2006.

PEREIRA, F. J.; MAGALHÃES, P, C.; SOUZA, T. C.; CASTRO, E. M.; ALVES, J, D. Atividade do sistema antioxidante e desenvolvimento de aerênquima em raízes de milho 'Saracura'. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 45, n. 5, p. 450-456, 2010.

POVH, J. A.; FILHO, C. J. R.; MOURÃO, K. S. M.; PINTO, D. D. Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, Maringá, v. 27, n. 3, p. 195-202, 2005.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da conservação**. Londrina: E. Rodrigues, 2001. 328 p.

REHEM, B. C.; ALMEIDA, A-A. F.; MIELKE, M. S.; GOMES, F. P. Efeitos do alagamento do substrato no crescimento e na composição química de genótipos clonais de *Theobroma cacao* L. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 31, n.3, p. 805-815, 2009.

REIS, I. N. R. S.; FILHO, B. G. S.; CASTRO, C. V. B.; LAMEIRA, C. N. L.; ROSSATO, V. Trocas gasosas e alocação de biomassa em plantas jovens de curauá (*Ananas erectifolius* L. B. Smith) submetidas ao alagamento. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 507-509, 2007.

RIBEIRO, J. E. L. S; HOPKINS, M.J.G; VICENTINI, A.; SOTHERS, C.A.; COSTA, M.A.S; BRITO, J.M.; SOUZA, M.A.D.; MARTINS, L.H.P.; LOHMANN, L.G.; ASSUNÇÃO, P.A.C.L.; PEREIRA, E.C.; SILVA, C.F.; MESQUITA, M.R.; PROCÓPIO, L.C. **Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central**, Manaus: INPA., 1999, 816p.

RICE, R.; GREENBERG, R. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. **Ambio**, v. 29, n. 3, p. 167-173, 2000.

RODRIGUES, R. R.; LEITÃO FILHO, H. F. **Matas Ciliares: Conservação e Recuperação**. 3 ed. São Paulo: EDUSP/FAPESP, 2000. 320 p.

RODRIGUES, R. R.; NAVE, A. G. **Heterogeneidade Florística das Matas Ciliares**. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO FILHO H. F. (eds.). Matas Ciliares: Conservação e Recuperação. 3 ed. São Paulo: EDUSP/FAPESP, 2000, p. 45-72.

ROLIM, S. G.; CHIARELLO, A. G. Slow death of Atlantic forest trees in cocoa agroforestry in southeastern Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 2679-2694, 2004.

RÜDIGER, A. L.; SIANI, A. C.; VEIGA, Jr. V. F. The chemistry and pharmacology of the South America genus *Protium* Burm. f. (Burseraceae). **Pharmacognosy Reviews,** v.1, p. 93-104, 2007.

SANTIAGO, E. F.; PAOLI, A. A. S. Respostas morfológicas em *Guibourtia hymenifolia* (Moric.) J. Leonard (Fabaceae) e *Genipa americana* L. (Rubiaceae), submetidas ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 131-140, 2007.

SANTOS, M. C.; PAIVA, S. N. Os Sistemas agroflorestais como alternativa econômica em pequenas propriedades rurais: estudo de caso. **Revista Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 1, n. 12, p. 135-141, 2002.

SANTOS, S. R. M.; MIRANDA, I. S.; TOURINHO, M. M. Estimativa de biomassa de sistemas agroflorestais das várzeas do Rio Juba, Cametá, Pará. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 34, n. 1, p. 1-8, 2004.

SIANI, A. C.; RAMOS, M. F. S.; LIMA JR., O. M.; SANTOS, R. R.; FERREIRA, E. F.; SOARES, R. O. A.; ROSAS, E. C.; SUSUNAGA, G. S.; GUIMARÃES, A. C.; ZOGHBI, M. G. B.; HENRIQUES, M. G.M.O. Evaluation of anti- inflamatory- related activity of essential oils from the leaves and resin of species of *Protium.* **Jornal of Ethnopharmacology**, v.66, p. 57-69, 1999.

SORIANI, H. H. **Análise das trocas gasosas, fluorescência e crescimento em quatro espécies arbóreas de Mata Mesófila Semidecidual submetidas a diferentes condições de luminosidade.** 2007. 170 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto - SP. 2007.

SOUZA, G. M.; BALMANT, B. D.; VÍTOLO, H. F.; GOMES, K. B. P.; FLORENTINO, T. M.; CATUCHI, T. A.; VIEIRA, W. L. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 2, p. 474-485, 2009.

SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p. 35-47, 2003.

SOUZA, R. S. O. C; MARQUETE, O. *Miconia tristis* Spring e *Miconia doriana* Cogn. (Melatomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folhas. **Rodriguésia**, *v. 51, p.* 133-142, 2000.

VIEIRA, A. R.; SUERTEGARAY, C. E. O.; HELDWEIN, A. B.; MARASCHIN, M.; SILVA, A. L. Influência do microclima de um sistema agroflorestal na cultura da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil). **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 11, n. 1, p. 91-97, 2003.

VIEIRA JUNIOR, G. M.; SOUZA, C. M. L.; CHAVES, M. H. Resina de Protium heptaphyllum: isolamento, caracterização estrutural e avaliação das propriedades térmicas. **Química Nova**, São Paulo, v. 28, n. 2, 2005.