

Trocas gasosas foliares e crescimento de plantas jovens de
Protium heptaphyllum March (Burseraceae) submetidas
ao alagamento do solo em dois ambientes de luz

Leaf gas exchange and growth of *Protium heptaphyllum*
March (Burseraceae) seedlings subjected to soil
flooding under two light environments

Thaline Araújo dos Santos¹, Marcelo Schramm Mielke²,
Hellen Ariadne Santos Pereira³, Fábio Pinto Gomes⁴ e Delmira da Costa Silva⁵

Resumo

Foi realizado um estudo com o objetivo avaliar as trocas gasosas foliares e o crescimento de plantas jovens de *Protium heptaphyllum* March submetidas ao alagamento do solo em dois ambientes de luz. Foram realizados dois experimentos independentes e simultâneos, onde as plantas foram cultivadas em dois níveis de sombreamento: sombra moderada (SM: 15,3 a 22,9 mol fótons m⁻² d⁻¹) e sombra densa (SD: 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 ao vapor de água (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 SM. As plantas submetidas ao alagamento do solo apresentaram diminuições significativas de A e gs, as quais foram mais pronunciadas na SM. Além disso, em SM, o alagamento provocou aumentos na RMF e RMC e diminuição significativa da RMR. Em SD, a RMF aumentou, a RMC diminuiu e a RMR não foi afetada. Plantas jovens de *P. heptaphyllum* apresentaram tolerância ao alagamento temporário, demonstrando que a espécie pode ser utilizada em programas de restauração de matas ciliares degradadas.

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

Abstract

Leaf gas exchange and growth of young plants of *Protium heptaphyllum* March subject to soil flooding in two light environments was studied. Two independent and simultaneous experiments were conducted, in which plants were cultivated into two light environments: moderate shade (SM: 15.3 to 22.9 mol photons m⁻² d⁻¹) and dense shade (SD: 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 was kept as control. We evaluated the net photosynthetic rate (A); stomatal conductance to water vapor (gs); the mass ratios of leaves (RMF), stems (RMC) and roots (RMR); relative growth rate (TCR) and the net assimilation rate (TAL). Plants subjected to soil flooding showed significant decreases of A and gs, which were most pronounced in the SM. Flooding induced increases in RMF and RMC and a significant decrease in RMR, in SM. In SD, the RMF improved, RMC decreased and RMR was not affected. The highest mean values of RGR and TAL were observed in SM. *P. heptaphyllum* seedlings can tolerate soil flooding for a time and can be used in riparian forests restoration programs.

Keywords: Atlantic rainforest, net assimilation rate, net photosynthetic rate, relative growth rate, stomata conductance.

¹Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade. Departamento de Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Santa Cruz (DCB/UESC). Rodovia Ilhéus/Itabuna, km 16. Ilhéus, BA. CEP 45662-300 - E-mail: laly_line@yahoo.com.br

²Doutor em Fisiologia Vegetal. Departamento de Ciências Biológicas (DCB/UESC). Rodovia Ilhéus/Itabuna, km 16. Ilhéus, BA. CEP 45662-300 - E-mail: msmielke@uesc.br

³Estudante de Biologia. Departamento de Ciências Biológicas (DCB/UESC). Rodovia Ilhéus/Itabuna, km 16. Ilhéus, BA. CEP 45662-300 - E-mail: hellenariadne@hotmail.com

⁴Doutor em Fisiologia Vegetal. Departamento de Ciências Biológicas (DCB/UESC). Rodovia Ilhéus/Itabuna, km 16. Ilhéus, BA. CEP 45662-300 - E-mail: gomes@uesc.br

⁵Doutora Botânica. Departamento de Ciências Biológicas (DCB/UESC). Rodovia Ilhéus/Itabuna, km 16. Ilhéus, BA. CEP 45662-300 - E-mail: delmira@uesc.br

INTRODUÇÃO

As matas ciliares são formações vegetais localizadas nas 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 (RODRIGUES; NAVE, 2000). 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, permitindo o fluxo gênico e o deslocamento da fauna ao longo da paisagem (LIMA; ZAKIA, 2000). Apesar da sua importância ecológica e da legislação ambiental assegurar a preservação e recuperação dessas áreas, as matas ciliares têm sido intensamente impactadas pelas atividades humanas (RODRIGUES; NAVE, 2000).

O sucesso dos projetos de restauração de matas ciliares muitas vezes depende de fatores econômicos, sociais e técnicos. No entanto, em qualquer situação, a escolha das espécies para o plantio em áreas de matas ciliares é um fator determinante para o sucesso desses projetos. Preferencialmente, essas espécies devem ter ocorrência regional, devem ser tolerantes ao alagamento do solo e apresentarem ampla plasticidade fenotípica em relação ao sol e sombra, além de produzirem frutos comestíveis para a atração da fauna nativa. O desenvolvimento de estudos sobre as respostas fisiológicas de plantas aos fatores do ambiente físico pode prover informações rápidas e úteis para a seleção de espécies na fase de elaboração dos projetos de restauração, bem como para o monitoramento dos plantios, após a implantação dos mesmos (COOKE; SUSKI, 2008). Nesse sentido, estudos ecofisiológicos com espécies arbóreas tropicais de ocorrência em matas ciliares, enfocando as respostas ao sombreamento e ao alagamento, podem gerar informações importantes para subsidiar projetos de restauração de matas ciliares degradadas, pois auxiliam tanto na escolha das espécies, como nas práticas de manejo a serem adotadas antes e após o plantio (LAVINSKY *et al.*, 2007; MIELKE; SCHAFFER, 2010).

O alagamento limita a difusão de gases entre o solo e a atmosfera, pois esses se difundem mais lentamente na água do que no ar. A diminuição da disponibilidade de oxigênio para as raízes cria um ambiente hipóxico (com baixa concentração de oxigênio) ou anóxico (sem oxigênio),

que, dependendo da espécie e do tempo de inundação, pode limitar o seu crescimento e desenvolvimento (BAILEY-SERRES; VOESENECK, 2008). A falta de oxigênio disponível altera o metabolismo celular, afetando não só a respiração das raízes como também as características físico-químicas e biológicas do solo, desencadeando alterações na fisiologia, na morfologia e na anatomia das plantas (PAROLIN, 2001). A tolerância das diferentes espécies vegetais ao estresse por alagamento pode ter influência do estágio de desenvolvimento da planta assim como da interação com outros fatores do ambiente, como a temperatura do solo (OJEDA *et al.*, 2004) ou a disponibilidade de radiação luminosa (LAVINSKY *et al.*, 2007; MIELKE; SCHAFFER 2010).

Protium heptaphyllum March (Burseraceae) é uma espécie arbórea vulgarmente conhecida como amescla, anime, breu branco verdadeiro e outros. A casca dessa planta é rica em resina aromática utilizada na medicina popular, na indústria de verniz, na calafetagem de embarcações e em rituais religiosos (BANDEIRA *et al.*, 2002; LORENZI, 2002). *P. heptaphyllum* é uma planta perenifólia, encontrada em matas secundárias iniciais e freqüente em florestas ciliares. Seus frutos são drupas avermelhadas, coriáceas e deiscentes contendo de uma a quatro sementes, envoltas em arilo branco, atrativos para a fauna (LORENZI, 2002).

Visando ampliar a disponibilidade de dados para a elaboração de projetos de restauração baseados em informações sobre a ecofisiologia das espécies com potencial para o plantio em matas ciliares degradadas, avaliaram-se as trocas gasosas foliares e o crescimento de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento do solo em dois ambientes de luz. Duas hipóteses foram testadas: a) plantas jovens de *P. heptaphyllum* são capazes de tolerar o alagamento do solo, mantendo as trocas gasosas foliares em níveis suficientes para que ocorra o ganho líquido de carbono; b) plantas jovens de *P. heptaphyllum* apresentam diferentes respostas para as trocas gasosas e o crescimento quando alagadas em diferentes ambientes de luz.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido entre dezembro de 2009 a junho de 2010, no Viveiro e no Laboratório de Fisiologia Vegetal da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus, Bahia,

Brasil. Foram utilizadas 84 mudas de *P. heptaphyllum* provenientes do viveiro de mudas da empresa Suçuarana Meio Ambiente e Florestas, Eunápolis, Bahia, Brasil (SUÇUARANA FLORESTAL, 2011). 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%). Conforme análise física realizada no Laboratório de Análises de Solos do Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC/CEPLAC), o substrato utilizado tinha 683 g kg⁻¹ de areia grossa, 62 g kg⁻¹ de areia fina, 101 g kg⁻¹ de silte e 154 g kg⁻¹ de argila total. A análise química do substrato, realizada no mesmo laboratório está apresentada na Tabela 1. No momento da implantação dos experimentos, em dezembro de 2009, as mudas tinham aproximadamente seis meses de idade.

Foram realizados dois experimentos independentes e simultâneos, onde as mudas foram divididas aleatoriamente em dois ambientes de luz: sombra moderada (SM) e sombra densa (SD). O sombreamento foi obtido mantendo-se parte das mudas nas condições do viveiro, ou seja, com uma atenuação de aproximadamente 50% da radiação solar a pleno sol (SM) e colocando o restante das mudas sob uma estrutura metálica coberta com tela preta tipo "sombrite" (com 75% de atenuação da radiação solar) dentro do viveiro (SD). No início e trinta dias após a instalação 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. Durante todo o período experimental, a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foi monitorada em cada ambiente de luz por sensores de radiação luminosa S-LIA-M003, acoplados a 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 1 minuto e a cada dez minutos uma leitura era armazenada. Para cada dia foi calculado o total diário de RFA (mol fótons m² d⁻¹) somando-se todos os valores pontuais obtidos pelos sensores. A tem-

peratura (Ta) e a umidade relativa do ar (UR) em cada ambiente de luz foram monitoradas utilizando-se sensores microprocessados Hobo H8 Pro Series (Onset, USA).

Após um período de aclimação de 146 dias, metade das plantas em cada ambiente de luz foi alagada e a outra metade mantida como controle. O alagamento foi obtido colocando as plantas, individualmente, em canos de PVC de 100 mm com tampas na parte inferior, cheios de água a 20 mm acima do nível do solo, durante um período de 38 dias. As plantas controle foram irrigadas diariamente durante todo o período experimental. Durante o período de alagamento foram feitas medições do potencial de oxidação-redução (Eh) utilizando-se uma sonda SenTix ORP electrode (WTW, Weilheim, Alemanha).

No início dos experimentos foram avaliados, em oito plantas, a massa seca de raízes (MSR), caules (MSC), folhas (MSF) e total (MST) e área foliar total (AF). No final dos experimentos as mesmas variáveis foram avaliadas em oito plantas por tratamento. Para obtenção da biomassa seca, as mudas 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 75 °C até massa constante, por 72 horas. A AF de cada planta foi obtida através de um medidor eletrônico de área foliar LI-3100 (Li-Cor, inc. Lincoln, Nebraska, USA). A partir dos dados de massa seca foram calculadas a razão de massa seca de raízes (RMR = MSR/MST), de caules (RMC = MSC/MST) e de folhas (RMF = MSF/MST). A partir dos dados de massa seca e área foliar (AF) foram calculadas a taxa de crescimento relativo (TCR) e a taxa assimilatória líquida (TAL), segundo Hunt (1990).

Durante o período de alagamento do solo foram realizadas medições da taxa fotossintética líquida (A) e da condutância estomática ao vapor de água (gs), utilizando-se um medidor portátil de fotossíntese modelo Li-6400 (Li-Cor, USA), equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B RedBlue, programada para fornecer 1600 μmol fótons m⁻² s⁻¹. Durante as medições a temperatura da folha foi mantida em 29 ± 1 °C e a concentração ambiente de CO₂ em torno de

Tabela 1. Características químicas do substrato.

Table 1. Chemical characteristics of the substratum.

pH (H ₂ O)	Al	Ca	Mg	K	N (g dm ⁻³)	P	Fe	Zn	Mn
	cmolc dm ⁻³					mg dm ⁻³			
4,7	0,1	3,5	1,2	0,26	1,5	77	60	10	25

390 ± 10 μmol mol⁻¹. As medições foram realizadas a partir do segundo dia após o alagamento em intervalos de sete dias, sempre entre 8 e 10:00 h, numa folha madura e completamente expandida, em três mudas por tratamento.

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

RESULTADOS

Os valores da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) na sombra moderada (SM) e sombra densa (SD) corresponderam a aproximadamente 60 e 15 % do pleno sol, respectivamente (Tabela 2). A RFA na SD correspondeu a aproximadamente 22 % da RFA na SM. 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 SD, respectivamente. Durante o período de alagamento os valores de RFA foram menores, variando entre 27,3 e 3,2 mol m⁻² d⁻¹ no pleno sol e na SD, respectivamente. As temperaturas máxima e mínima foram bastante semelhantes nos dois ambientes de luz, variando de 22,7 a 28,2 e de 23,1 a 28,8 °C antes do período de alagamento, e de 19,3 a 25,4 e 19,9 a 25,9 °C durante o período de alagamento para SM e SD, respectivamente. Os valores médios do déficit de pressão de vapor (DPV) foram semelhantes para os dois ambientes de luz, atingindo valores máximos de 1,8 kPa em SD, no período que antecedeu ao alagamento do solo.

Os valores médios de potencial de oxidação-redução (Eh) decresceram em SM e SD durante

o período de alagamento (Figura 1). Os valores iniciais foram de 263,5 mV e 285,0 mV para SM e SD, respectivamente. Quinze dias após o início do alagamento os valores de Eh chegaram a -137,0 mV para SM e -53,6 mV para SD. Ao final do experimento, os valores médios de Eh chegaram a -296,3 mV e -228,0 mV para SM e SD, respectivamente.

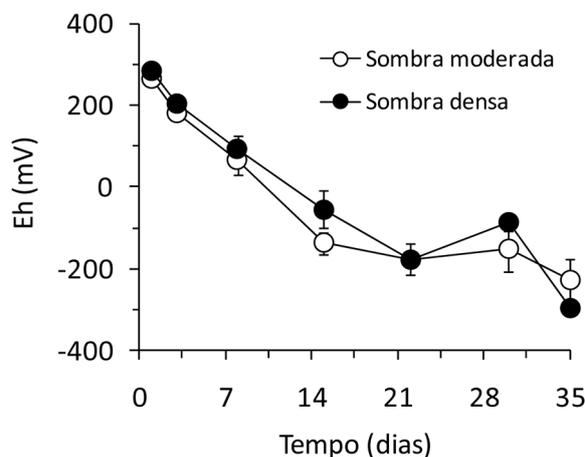


Figura 1. Potencial de oxidação-redução do solo (Eh) nos ambientes de sombra moderada e densa.
Figure 1. Soil redox potential (Eh) in moderate and dense shade environments.

Tanto para SM (Figura 2A e 2B) como para SD (Figura 2C e 2D) as plantas submetidas ao alagamento do solo apresentaram diminuições significativas na condutância estomática ao vapor de água (gs) e na taxa fotossintética líquida (A) em relação às plantas controle. No entanto, as quedas observadas nas variáveis de trocas gasosas foliares foram mais acentuadas nas plantas que estavam crescendo em SM do que em SD. Para SM, aos sete dias após o início do alagamento os valores médios de gs e A no tratamento alagado foram, respectivamente, 40% e 30% em relação ao controle. Já para a SD, também aos sete dias após o início do alagamento, os valores médios

Tabela 2. Valores médios 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. Os valores entre parênteses são os mínimos e máximos para cada período.

Table 2. Average values of total daily photosynthetically active radiation (RFA), air temperature (Ta) and vapor pressure deficit (DPV) before and during the application of flooding treatments. Ilhéus, Bahia, Brazil. For RFA and DPV only data obtained between 06:00 and 18:00 were considered. Data collected between 12/15/2009 and 06/18/2010. Values between parentheses are the minimum and maximum for each period.

Variável	Ambiente	Antes do alagamento (n = 147)	Durante o alagamento (n = 38)
RFA (mol fótons 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 (°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)

de gs e A no tratamento alagado foram, respectivamente, 64% e 75% em relação ao controle. Aos 35 dias após o início do alagamento, os valores médios de gs e A no tratamento alagado na SM corresponderam, respectivamente, a 20% e 13% em relação ao controle. Ao passo que, na SD os valores médios de gs e A no tratamento alagado corresponderam, respectivamente, a 31% e 23% em relação ao controle.

O alagamento do solo aumentou a razão de massa de folhas (RMF) nos dois ambientes de luz, sendo esse aumento muito mais pronunciado nas plantas mantidas em SM (Figura 3). Nos ambientes de SM e SD foram verificados aumento e decréscimo da razão de massa de caules (RMC), respectivamente, ao final do período de alagamento do solo. A razão de massa de raízes (RMR) diminuiu significativamente com o alagamento do solo apenas para as plantas em SM. 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 mudas cultivadas em SM e SD, respectivamente (Figura 4).

Os valores médios da taxa de crescimento relativo (TCR) e da taxa assimilatória líquida (TAL) nos ambientes de SM e SD foram, respectivamente, 15,2 e 7,9 mg g⁻¹ d⁻¹, e 0,30 e 0,10 mg cm⁻² d⁻¹ (Figura 5). Os valores médios da TCR e da TAL no tratamento alagado na SM corresponderam, respectivamente, a 66% e 64% em relação ao controle. Ao passo que, na SD os valores médios da TCR e da TAL no tratamento alagado corresponderam, respectivamente, a 87% e 95% em relação ao controle.

DISCUSSÃO

Durante o período de realização dos experimentos os valores médios da temperatura e do déficit de pressão de vapor do ar foram praticamente semelhantes nos dois ambientes de luz. Ao mesmo tempo, os valores da radiação fotossinteticamente ativa para na SM foram aproximadamente cinco vezes maiores que na SD; demonstrando que, entre as variáveis microclimáticas, apenas a radiação estava interferindo nas condições experimentais.

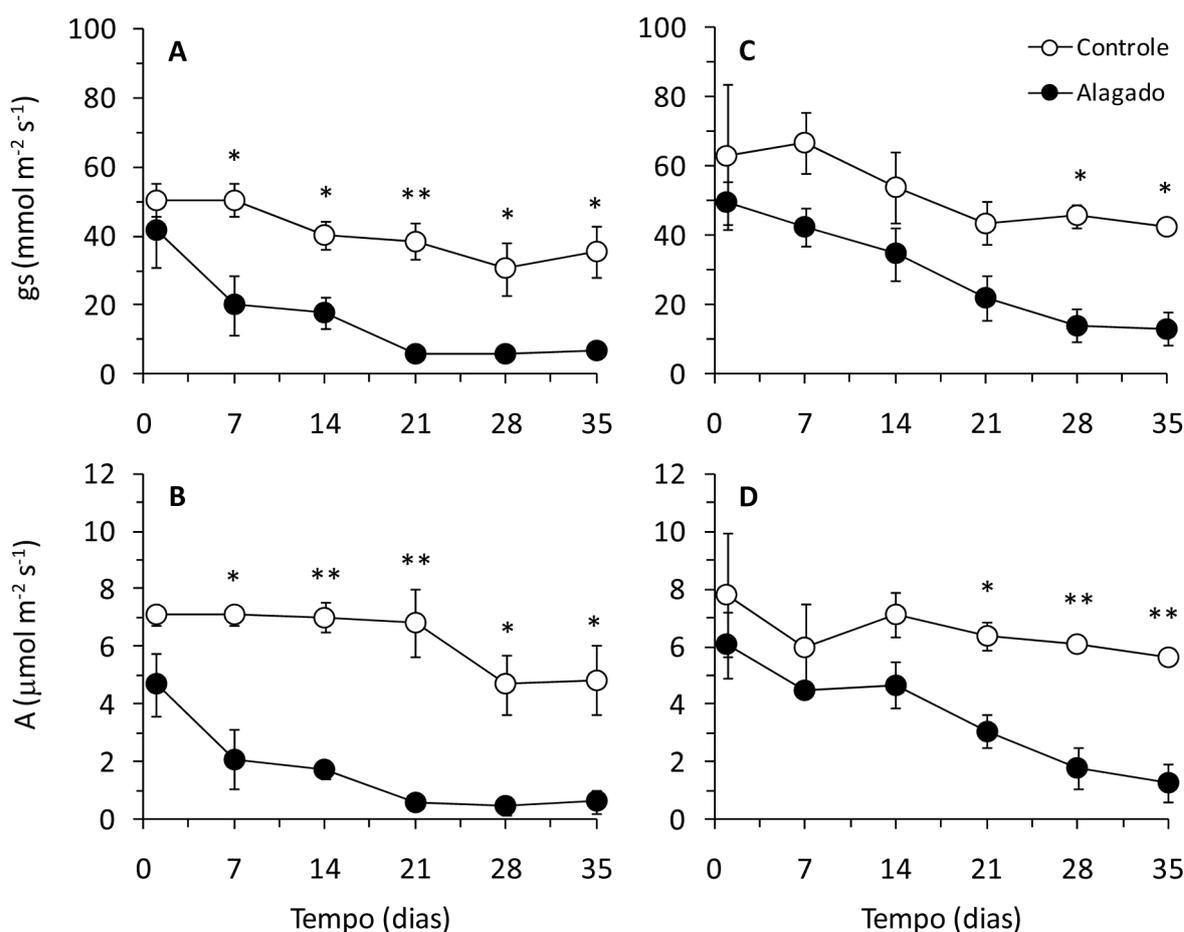


Figura 2. Valores médios da condutância estomática (gs) e da taxa fotossintética líquida (A) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* alagadas e não-alagadas (controle) em ambientes de sombra moderada (A, B) e de sombra densa (C, D). n = 3. Comparações de médias pelo teste-T (*p < 0,05; ** p < 0,01).

Figure 2. Average values of stomatal conductance (gs) and net photosynthetic rate (A) of flooded and non-flooded (control) *P. heptaphyllum* seedlings in moderate (A, B) and dense shade environments (C, D). n = 3. Comparisons of means were done using a standard T-test (*p < 0,05; ** p < 0,01).

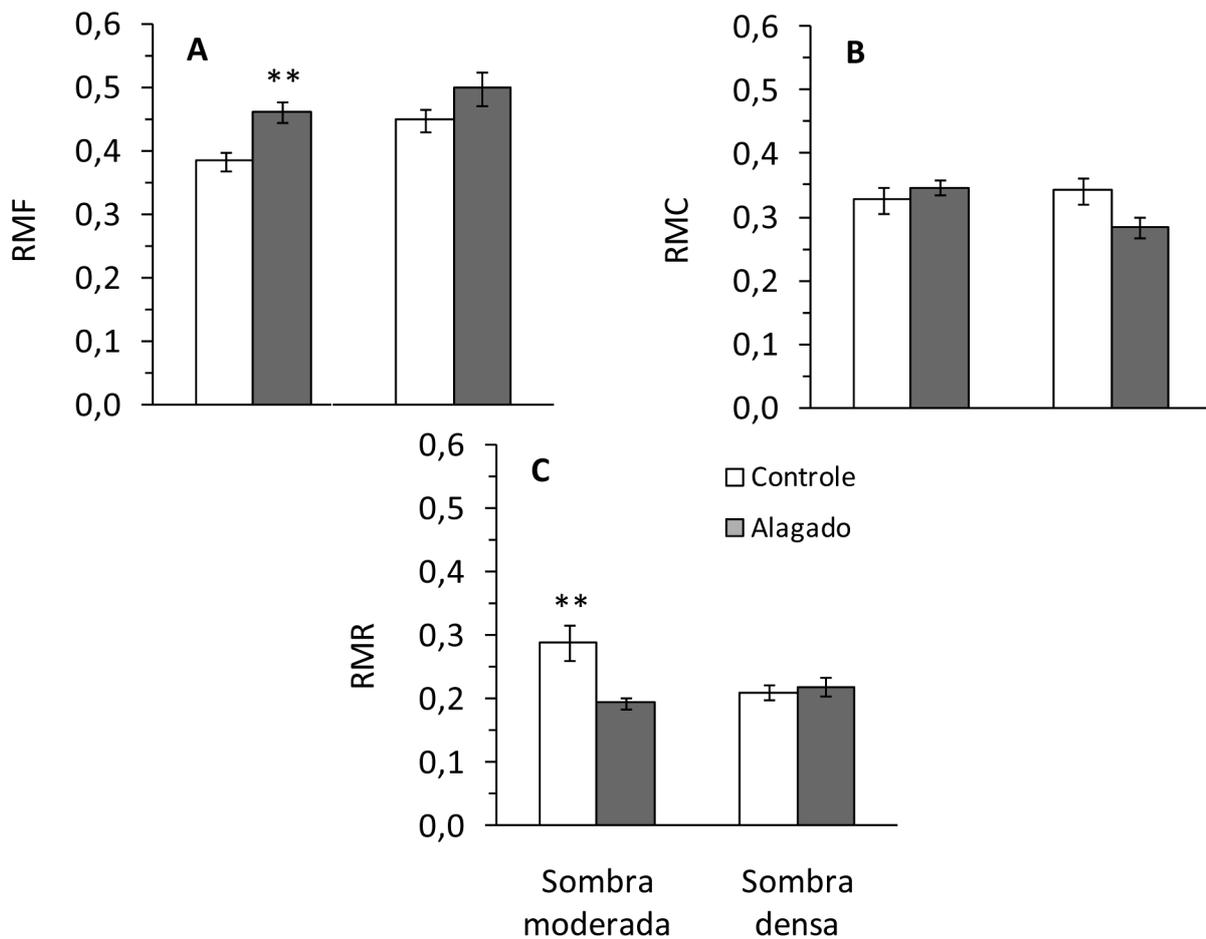


Figura 3. Razões de massa de folhas (RMF, A), de caules (RMC, B) e de raízes (RMR, C) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento em ambientes de sombra moderada e sombra densa por um período de 38 dias. n = 8. Comparações de médias pelo teste-T (** p < 0,01).

Figure 3. Leaf (RMF, A), stem (RMC, B) and root (RMR, C) mass ratios of flooded and non-flooded (control) *P. heptaphyllum* seedlings for a period of 38 days in moderate (A, B) and dense shade environments (C, D). n = 8. Comparisons of means were done using a standard T-test (** p < 0,01).



Figura 4. Lenticelas em plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento do solo por 38 dias.

Figure 4. Lenticels in *P. heptaphyllum* seedlings subjected to soil flooding for 38 days.

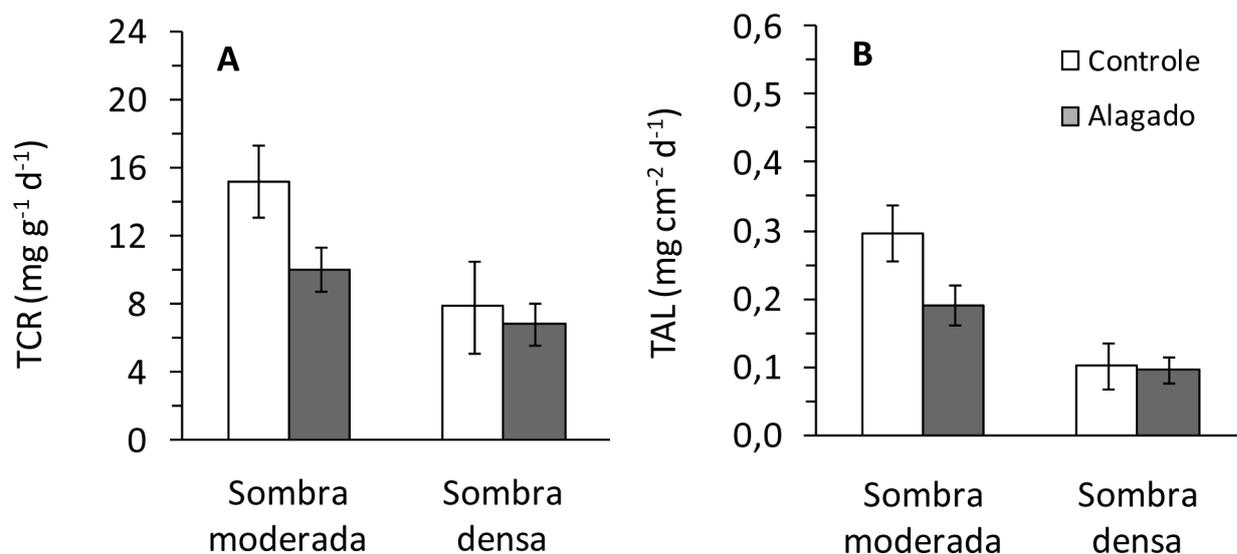


Figura 5. Taxa de crescimento relativo (TCR, A) e taxa assimilatória líquida (TAL, B) de plantas jovens de *P. heptaphyllum* submetidas ao alagamento em ambientes de sombra moderada e sombra densa por um período de 38 dias. n = 8. Comparações de médias pelo teste-T ($p > 0,05$).

Figure 5. Relative growth rate (TCR, A) and net assimilation rate (TAL, B) of flooded and non-flooded (control) *P. heptaphyllum* seedlings for a period of 38 days in moderate (A, B) and dense shade environments (C, D). n = 8. Comparisons of means were done using a standard T-test ($p > 0,05$).

O alagamento altera o estado de equilíbrio dos elementos e compostos do solo, o que resulta em alterações nas propriedades físicas, químicas e biológicas, sendo a mais significativa o decréscimo no potencial de oxidação-redução (LIMA *et al.*, 2005). Solos bem drenados apresentam potenciais de oxidação-redução variando de 400 a 700 mV, mas quando submetidos a condições de anaerobiose, esses valores podem chegar a - 300 mV (LEHMANN; VINATEA, 2008). No presente estudo os valores médios do potencial de oxidação-redução chegaram a - 296,3 mV e - 228,0 mV em SM e SD, respectivamente, indicando que as raízes das plantas alagadas estavam em condições anaeróbicas.

Alterações nas variáveis de trocas gasosas foliares podem prever o grau de tolerância das espécies arbóreas ao alagamento do solo (MIELKE *et al.* 2003). No presente estudo foram observados decréscimos significativos na condutância estomática e na taxa fotossintética líquida para as plantas alagadas em relação às plantas controle, independentemente do ambiente de luz. Padrão semelhante de resposta ao alagamento do solo já havia sido relatado por outros autores para espécies arbóreas tolerantes ou parcialmente tolerantes ao alagamento, incluindo *Genipa americana* (MIELKE *et al.*, 2003), *Pouteria glomerata* (MAURENZA *et al.*, 2009) e *Calophyllum brasiliense* (OLIVEIRA; JOLY, 2010). Decréscimos na taxa fotossintética líquida de espécies arbóreas em condições de alagamento do solo podem ser explicados pelo fechamento

estomático que resulta em diminuição na absorção de CO₂ pelas folhas (MIELKE *et al.* 2003). No entanto, quando as plantas são submetidas ao alagamento por longos períodos de tempo, ou quando as plantas são expostas simultaneamente a outros fatores de estresse ambiente, fatores não-estomáticos, como alterações nas enzimas de carboxilação ou a degradação de pigmentos, podem levar a decréscimos nas taxas de assimilação de carbono (BAILEY-SERRES; VOESENECK, 2008; HERRERA *et al.*, 2008).

Em ambientes florestais, a radiação luminosa é um recurso dinâmico, que pode mudar em questão de horas, dias ou semanas (LÜTTIGE, 2008) e a aclimatação ao ambiente de luz é um elemento-chave para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência de espécies arbóreas. Folhas de sombra possuem características que aumentam a captura de energia luminosa, como uma maior quantidade de nitrogênio alocada para os sistemas coletores de luz, ocasionando um aumento no teor de clorofilas, quando comparadas com as folhas de sol (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Tais características são muito importantes para a sobrevivência e o crescimento das plantas em ambientes com pouca luz, mas podem levar a um desbalanço no status de energia do aparelho fotossintético em condições de estresse ambiente. Isso ocorre quando há uma absorção excessiva de energia luminosa, após incrementos repentinos na disponibilidade de radiação luminosa (NARAMOTO *et al.*, 2006), ou quando o consumo de energia nas

reações de carboxilação diminuí em função de efeitos sinérgicos com outros fatores de estresse ambiente, como deficiência hídrica (TEZARA *et al.*, 2005) ou o alagamento do solo (LAVINSKY *et al.*, 2007; MIELKE; SCHAFFER, 2010). Assim, os maiores decréscimos na assimilação de carbono observados nas plantas alagadas na SM em relação à SD podem ter sido consequência de interações entre o estresse por alagamento e o excesso de radiação luminosa.

No presente estudo verificou-se a presença de 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 (BATISTA *et al.*, 2008; FERREIRA *et al.*, 2009; MEDINA *et al.*, 2009; OLIVEIRA; JOLY, 2010; POVH *et al.*, 2005). 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 dos metabólitos potencialmente tóxicos, como o etileno, produzido em decorrência da baixa disponibilidade de oxigênio (BAILEY-SERRES; VOESENECK, 2008).

Os aumentos na razão de massa de folhas observados nas plantas alagadas ocorreram devido ao decréscimo na biomassa alocada para raízes nas plantas cultivadas na SM. Conforme aumenta a disponibilidade de radiação luminosa existe uma tendência de as diferentes espécies aumentarem a alocação de biomassa para as raízes. Isso ocorre, pois, em condições de sombra natural, o aumento na disponibilidade de radiação luminosa é acompanhado por aumentos na temperatura e na demanda evaporativa da atmosfera (LÜTTIGE, 2008). Esses resultados corroboram com os resultados obtidos em estudos realizados com outras espécies arbóreas neotropicais. Por exemplo, Lavinsky *et al.* (2007) observaram que a biomassa das raízes de plantas jovens de *Genipa americana* alagadas no sol foram em torno de 30% menores do que a biomassa das raízes das plantas alagadas na sombra; ao passo que a biomassa das raízes das plantas controle foi cerca de três vezes maior no sol do que na sombra.

O alagamento do solo provocou diminuições no crescimento das plantas jovens de *P. heptaphyllum* independente do nível de sombreamento, sendo um reflexo das quedas observadas na

assimilação do carbono, devido às alterações nas variáveis de trocas gasosas foliares (condutância estomática e fotossíntese). Por outro lado, o fato de não terem sido observadas diferenças significativas entre os tratamentos controle e alagado para as taxas de crescimento relativo e assimilatória líquida pode estar relacionado com o período de duração do experimento (38 dias), associado com baixas taxas de crescimento observadas para essa espécie. De fato, os valores médios da taxa de crescimento relativo e da taxa assimilatória líquida observados nas plantas controle e nos dois ambientes de luz demonstram que plantas jovens de *P. heptaphyllum* apresentam crescimento relativamente lento quando comparadas com espécies arbóreas tropicais (FEIJÓ *et al.*, 2009; SOUZA; VÁLIO, 2003).

P. heptaphyllum apresenta ampla distribuição geográfica (LORENZI, 2002), ocorrendo naturalmente em diferentes ambientes, como aqueles mais secos e com grande disponibilidade de radiação luminosa, como as restingas, e ambientes de mata fechada e úmida, como as florestas ombrófilas densas; sendo também freqüentemente encontrada nas bordas de rios. Além disso, essa espécie apresenta valor econômico, pela produção de resina, e frutos comestíveis, atrativos para a fauna nativa (BANDEIRA *et al.*, 2002; CITÓ *et al.*, 2006; LORENZI, 2002). Considerando as suas características gerais, o crescimento relativamente lento e as respostas das plantas jovens ao alagamento do solo, essa espécie pode ser recomendada para plantios de enriquecimento em projetos de restauração de matas ciliares degradadas.

CONCLUSÕES

Com base nos resultados obtidos e nas condições em que os experimentos foram realizados, foi possível concluir que: a) apesar de as plantas submetidas ao alagamento do solo terem apresentado diminuições significativas nas variáveis de trocas gasosas foliares, as quedas verificadas para essas variáveis não foram suficientes para causar quedas significativas no crescimento; b) as quedas nos valores médios das trocas gasosas foliares e no crescimento 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.

AGRADECIMENTOS

Thaline A. dos Santos foi bolsista de mestrado e Fábio P. Gomes e Marcelo S. Mielke são bolsistas de produtividade em pesquisa do CNPq. Hellen A. S. Pereira é bolsista de Iniciação Científica da FAPESB.

REFERÊNCIAS

- BAILEY-SERRES, J.; VOESENECK, L.A.C.J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v.59, p.313-339, 2008.
- BANDEIRA, P.N.; PESSOA, O.D.L.; TREVISAN, M.T.S.; LEMOS, T.L.G. Metabólitos secundários de *Protium heptaphyllum* March. **Química Nova**, São Paulo, v.25, 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 morfoanômicos. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v.22, n.1, p.91-98, 2008.
- 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 Mediciniais**, Botucatu, v.8, n.4, p.4-7. 2006.
- COOKE, S.J.; SUSKI, C.D. Ecological restoration and physiology: an overdue integration. **Bioscience**, v.58, n.10, p.957-968, 2008.
- 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. **Agroforestry Systems**, Berlin, v.77, p.49-58, 2009.
- FERREIRA, C.S.; PIEDADE, M.T.F.; FRANCO, A.C.; GONÇALVES, J.F.C.; JUNK, W.J. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v.90, p.246-252, 2009.
- HERRERA, A.; TEZARA, W.; MARÍN, O.; RENGIFO, E. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.134, p.41-48, 2008.
- HUNT, R. **Basic growth analysis**. Londres: Unwin Hyman, 1990.
- LAVINSKY, A.O.; SANTANA, 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 Forests**, Berlin, 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.
- 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**, Manaus, v.35, n.3, p.317-330, 2005.
- 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**. 3ed. São Paulo: EDUSP/FAPESP, 2000. p.33-44.
- LÜTTIGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Berlin: Springer, 2008. 458p.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Plantarum, 2002. 368p.
- 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**, Manaus, v.39, n.3, p.519-526, 2009.
- MEDINA, C.L.; SANCHES, M.C.; TUCCI, M.L.S.; SOUSA, C.A.F.; CUZZUOL, G.R.F.; JOLY, C.A. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. **Annals of Botany**, Oxford, v.104, p.671-680, 2009.
- 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**, Amsterdam, v.50, p.221-231, 2003.

- MIELKE, M.S.; SCHAFFER, B. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v.68, p.113-121, 2010.
- 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**, Holzwiesenstr, v.201, p.120–126, 2006.
- OJEDA, M.G.; SCHAFFER, B.; DAVIES, F.S. Flooding, root temperature, physiology, and growth of two *Annona* species. **Tree Physiology**, Oxford, v.24, p.1019-1025, 2004.
- OLIVEIRA, V.C.; JOLY, C.A. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. **Annals of Botany**, Oxford, v.24, p.185-193, 2010.
- PAROLIN, P. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. **Oecologia**, Berlin, v.128, p.326-335, 2001.
- 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.
- 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.
- SOUZA, R.P.; VÁLIO, I.F.M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.26, n.1, p.35-47, 2003.
- SUÇUARANA FLORESTAL. Disponível em: <<http://www.sucuarana.com.br>>. Acesso em: 20 nov. 2010.
- TEZARA, W.; MARÍN, O.; RENGIFO, E.; MARTINEZ, D.; HERRERA, A. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. **Photosynthetica**, Praga, v.43, p.37-45, 2005.
- VALLADARES, F., NIINEMETS, U. Partial sunlight tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, Palo Alto, v.39, p.237-257, 2008.

Recebido em 29/04/2011
Aceito para publicação em 12/12/2011