

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
PRO REITORIA DE PESQUISA E APOIO E POS-GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE APOIO À PESQUISA
PROGRAMA INSTITUCIONAL DE APOIO A PESQUISA

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICA E FISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES
FLORESTAIS CRESCENDO EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE
IRRADIÂNCIA

Bolsista: Gabriela Pimentel de Aguiar, FAPEAM

Manaus
2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
PRO REITORIA DE PESQUISA E APOIO E POS-GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE APOIO À PESQUISA
PROGRAMA INSTITUCIONAL DE APOIO A PESQUISA

RELATÓRIO FINAL
PIBIC 2014/2015
CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICA E FISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES
FLORESTAIS CRESCENDO EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE
IRRADIÂNCIA

Bolsista: Gabriela Pimentel de Aguiar, FAPEAM

Orientador: Dr. Marciel José Ferreira

Manaus

2015

RESUMO

O ambiente florestal possui grande heterogeneidade quanto à disponibilidade de luz entre os estratos superior (dossel) e inferior (sub-bosque). Devido a isso, ao longo do tempo as espécies florestais desenvolveram mecanismos distintos de adaptação que possibilitou o uso eficiente da energia luminosa disponível. Tais mecanismos são evidenciados por alterações em nível foliar das características morfológicas e fisiológicas. Este estudo teve por objetivo investigar o desempenho e as relações entre características morfofisiológicas foliares de espécies arbóreas crescendo em ambientes contrastantes de irradiância (dossel e sub-bosque florestal). Para tanto, foram selecionadas 15 espécies em cada um dos dois ambientes. Os parâmetros analisados foram: a fluorescência da clorofila *a*, com valores obtidos por meio de um fluorômetro portátil (Handy PEA, Hansatech, Norfolk, UK); os teores de pigmentos cloroplastídicos, quantificados tanto pelo método químico quanto pelo método óptico (índice SPAD); e área foliar específica determinada pela razão entre a área foliar e a massa foliar seca. As variáveis foram submetidas à análise de correlação e os estratos (dossel e sub-bosque) foram comparados pelo teste *t* de Student. As espécies no ambiente de sub-bosque apresentaram maiores concentrações de pigmentos cloroplastídicos (clorofilas *a*, *b*, totais, e carotenóides) na unidade de massa foliar. A razão entre clorofilas *a* e *b* foi superior no dossel, bem como os índices de desempenho PI_{ABS} e PI_{total} . Os valores de área foliar específica foram 56% maiores nas espécies de sub-bosque. Quanto às relações, foram verificadas correlações positivas entre todas as variáveis analisadas (Chl_a e SPAD; Chl_{total} e SPAD; PI_{ABS} e SPAD; PI_{total} e SPAD; PI_{total} e C_{x+c} ; PI_{total} e Chl_a/Chl_b). Com base nos resultados obtidos, verificou-se que as espécies presentes no sub-bosque florestal otimizam a interceptação e a absorção da luz ao modular a morfologia foliar e a concentração de pigmentos cloroplastídicos. Por sua vez, as espécies presentes no dossel são mais eficientes na transformação da energia absorvida em produtos finais da cadeia de transporte de elétrons, principalmente em função da estrutura dos complexos pigmento-protéicos presentes nas membranas dos tilacóides. As alterações nas características observadas entre os ambientes de dossel e sub-bosque configuram estratégias de aclimação das espécies às condições contrastantes de irradiância.

Palavras-chave: Fluorescência; pigmentos cloroplastídicos; luz; espécies tropicais, Amazônia.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1. INTRODUÇÃO | 4 |
| 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA | 5 |
| 2.1 DISPONIBILIDADE DE IRRADIANCIA AO LONGO DO PERFIL VERTICAL DA FLORESTA | 5 |
| 2.2 PIGMENTOS CLOROPLASTÍDICOS EM AMBIENTES DOSSEL E SUB-BOSQUE FLORESTAL | 5 |
| 2.3 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA EM AMBIENTES DE DOSSEL E SUB-BOSQUE FLORESTAL | 6 |
| 2.4 FLUORESCENCIA EM AMBIENTES DOSSEL E SUB-BOSQUE FLORESTAL | 7 |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS | 7 |
| 3.1 DESCRIÇÃO DAS COLETAS E LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDOS | 7 |
| 3.2 FLUORESCENCIA DA CLOROFILA a..... | 8 |
| 3.3 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA..... | 8 |
| 3.4 DETERMINAÇÃO DOS TEORES DE PIGMENTOS CLOROPLASTÍDICOS..... | 9 |
| 3.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS | 10 |
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 10 |
| 4.1 PIGMENTOS CLOROPLASTÍDICOS | 10 |
| 4.2 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA a..... | 13 |
| 4.3 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA..... | 15 |
| 4.4 RELAÇÕES ENTRE AS VARIÁVEIS ESTUDADAS | 16 |
| 5. CONCLUSÃO | 18 |
| 6. REFERÊNCIAS | 18 |
| 7. CRONOGRAMA DE ATIVIDADES | 25 |

1. INTRODUÇÃO

No ambiente florestal observa-se grande heterogeneidade quanto à disponibilidade de irradiância tanto no que concerne ao aspecto espacial (diferentes estratos florestais, ambientes de sub-bosque e áreas de clareiras) quanto ao caráter temporal (sazonalidade) (NICOTRA et al., 1999; TANG et al., 1999; NUMATA et al., 2006).

A disponibilidade de luz é um fator essencial para o fluxo de energia nos sistemas biológicos, influenciando diretamente os processos fisiológicos vegetais (GYIMAH e NAKAO, 2007). Nesse contexto, o crescimento da planta é fortemente influenciado por sua capacidade de interceptar e absorver luz, à qual está relacionada a características morfofisiológicas como área foliar específica e concentração de pigmentos cloroplastídicos, respectivamente; e principalmente pela sua eficiência em utilizar a energia luminosa no processo fotossintético, eficiência essa que pode ser avaliada por meio de informações da cinética de emissão de fluorescência da clorofila *a* (DEWAR et al., 1998; EVANS e POORTER, 2001; KULL, 2001; CAO et al., 2007).

As plantas podem apresentar respostas distintas e determinantes para sua sobrevivência, crescimento e adaptação, dependendo da capacidade de captação e utilização da irradiância, uma vez que a mesma influencia de forma direta quantitativa e qualitativamente os processos fisiológicos (MORAES NETO e GONÇALVES, 2001). Em ambientes sombreados, tais como o sub-bosque de florestas tropicais, as plantas tendem a investir maior parte do carbono assimilado na expansão de área foliar, apresentam maior concentração de pigmentos cloroplastídicos e aumentam a eficiência nas etapas iniciais da cadeia transportadora de elétrons (HALLIK et al., 2012). Por outro lado, espécies em condições de elevada disponibilidade de irradiância possuem folhas espessas e menor área foliar, bem como menor concentração de clorofilas por unidade de massa foliar, aprimorada dissipação de energia excedente e maior eficiência nas etapas finais da cadeia transportadora de elétrons (GUO et al., 2006; ZHANG et al., 2007;).

Apesar das estratégias adotadas serem evidentes, a magnitude de diferença e a relação entre as características em plantas crescendo no dossel e sub-bosque de florestas tropicais ainda não está bem estabelecida. Portanto, nesse trabalho objetivou-se investigar o desempenho e as relações entre características morfofisiológicas foliares de espécies arbóreas crescendo em ambientes contrastantes de irradiância (dossel e sub-bosque florestal).

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Ao longo da história evolutiva, as plantas desenvolveram mecanismos para ajuste de seu metabolismo de acordo com as mudanças climáticas (KERBAUY, 2004). Além de ser um componente determinante no clima, a luz do sol é a fonte de energia usada pelas plantas verdes na síntese de compostos orgânicos e sua disponibilidade é responsável pelos mecanismos utilizados para maximizar o uso do carbono, tanto no que diz respeito ao acúmulo, quanto à dissipação dessa energia (PILLAR, 1995; RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2008).

As folhas adaptam-se de acordo com a luminosidade, alta ou baixa, mostrando-se imediatamente flexíveis às mudanças nos níveis de irradiância (TAIZ e ZEIGER, 2013). Espécies florestais que habitam as camadas interiores da floresta apresentam estratégias morfológicas, fisiológicas, ou de crescimento para captação de luz suficiente (LARCHER, 1986).

2.1 DISPONIBILIDADE DE IRRADIÂNCIA AO LONGO DO PERFIL VERTICAL DA FLORESTA

São dois os tipos de luz que penetram através do dossel de uma floresta: a maior parte composta por raios diretos ou luz difusa, e uma fração menor composta por luz transmitida pelas folhas. Essa luz transmitida pelas folhas geralmente representa cerca de 10-20% da luz incidente, sendo que o que determina o predomínio da radiação (vermelha e verde) sob o dossel é quantidade de luz interceptada e absorvida (LARCHER, 1986). Além disso, apenas 1-2% da luz incidente nas camadas superiores do dossel atinge o chão em florestas temperadas e tropicais (MOLLES, 2008). Isso se dá, pois em florestas densas, as copas unidas atenuam a entrada de radiação solar conforme atravessa as camadas de folhas (LUTTGER, 1997).

A interceptação de luz pode ser afetada de acordo com determinados fatores, sendo geralmente mais característicos aqueles relacionados ao índice de área foliar, características estruturais e arranjo espacial de componentes do dossel (MOLAN, 2004). As interações entre dossel, sub-dossel e sub-bosque são determinadas pela estrutura da floresta, que por sua vez, irá influenciar no padrão de distribuição vertical da luz (MONTGOMERY e CHAZDON, 2001).

2.2 PIGMENTOS CLOROPLASTÍDICOS EM AMBIENTES DOSSEL E SUB-BOSQUE FLORESTAL

Os pigmentos cloroplastídicos estão relacionados com o potencial fotossintético das plantas, no que diz respeito à absorção e transferência de energia luminosa (CHAPPELLE e KIM, 1992).

As clorofilas são especializadas na absorção de luz, e constituem os principais pigmentos de organismos fotossintéticos, sendo as clorofilas *a* e *b* características de plantas verdes (TAIZ e ZEIGER, 2013). Outro grande grupo de pigmentos fotossintéticos é composto pelos carotenóides. Os carotenóides desempenham importantes funções na fotossíntese, pois, além de participar da absorção de luz, são responsáveis pela fotoproteção do aparelho fotoquímico, o qual pode ser danificado em decorrência da alta intensidade de luz (KERBAUY, 2004).

No sub-bosque e dossel florestal a disponibilidade de irradiância altera a concentração dos pigmentos cloroplastídicos. Tais mudanças são observadas na concentração de clorofilas *a* e *b*, carotenóides e na proporção entre clorofila *a* e *b*. Nesse sentido, são observadas maiores concentrações de clorofila *a* e *b* em ambientes de sub-bosque florestal, em contrapartida folhas no dossel florestal possuem maiores teores de carotenóides (HALLIK et al., 2012). Maiores teores de clorofila no ambiente de sub-bosque aprimoram a absorção da luz, enquanto uma maior proporção de carotenóides em folhas no dossel podem auxiliar na dissipação do excesso de energia. Por sua vez, a razão entre a concentração de clorofila *a* e *b* é menor no ambiente do sub-bosque e está relacionada com um maior complexo coletor de luz (HALLIK et al., 2012).

2.3 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA EM AMBIENTES DE DOSSSEL E SUB-BOSQUE FLORESTAL

A quantidade de irradiância em determinado ambiente também irá influenciar na área foliar específica (AFE). Espécies de sub-bosque apresentam maior área foliar específica se comparado às espécies do dossel da floresta. Isso ocorre, pois plantas submetidas a condições de alta irradiância tendem a diminuir sua área foliar específica e aumentar em espessura, melhorando, assim, suas trocas de calor com a atmosfera (CAMARGO, 2009).

Como um mecanismo de aprimoramento na captação de luz, o investimento em biomassa na parte aérea é eficiente, visto que, uma maior área foliar resulta em maior alcance na interceptação de luz solar. Diferente de plantas expostas a maior incidência de irradiância, que investem a maior parte da biomassa em outros segmentos, como os sistemas vasculares e radiculares (GONÇALVES et al., 2012). Já o investimento em espessura, sob condições de baixa irradiância, pode ser ineficiente, pois uma maior quantidade de camadas celulares necessita também de um maior nível de irradiância, permitindo que a primeira camada de células transmita uma quantidade de luz suficiente para as demais (TAIZ e ZEIGER, 2013).

2.4 FLUORESCENCIA EM AMBIENTES DOSSEL E SUB-BOSQUE FLORESTAL

Os pigmentos fotossintéticos possuem três vias de dissipação da energia luminosa: a dissipação fotoquímica, que representa a energia utilizada nos processos fotoquímicos da fotossíntese; a dissipação não-fotoquímica, que consiste na liberação de calor na forma de radiação infravermelha; e a fluorescência, que trata-se de uma radiação reemitida na faixa do visível. Nesse contexto, a fluorescência pode ser vista como um parâmetro na análise da eficiência do aproveitamento de energia luminosa, uma vez que os três processos são competitivos e a alteração no funcionamento de um destes afeta diretamente a emissão dos demais (CAMPOSTRINI, 1997; SOUZA et al., 2009).

A intensidade luminosa pode afetar a atividade fotossintética uma vez que altera a capacidade de absorção da radiação fotossinteticamente ativa. Nesse sentido, espécies que ocupam o dossel da floresta tendem a apresentar taxas fotossintéticas mais altas que aquelas tolerantes à sombra. Isso se deve à maior incidência de luz disponível para espécies no dossel da floresta do que àquelas que ocupam o sub-bosque (DIAS e MARENCO, 2007; SOUZA e RIBEIRO, 2008). Por outro lado, uma maior incidência de luz permite às espécies de dossel índices superiores de dissipação de energia, enquanto que espécies de sub-bosque investem em estratégias de otimização na absorção de luz (KENZO et al., 2006).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 DESCRIÇÃO DAS COLETAS E LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

O trabalho de campo consistiu da coleta de amostras foliares de árvores de trinta espécies florestais, sendo quinze no estrato de dossel e quinze no sub-bosque florestal. As espécies foram selecionadas conforme o critério de valor de importância em cada estrato a partir do inventário florestal da área. As coletas foram realizadas na Estação Experimental de Silvicultura Tropical na Estrada ZF2 km 34, pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e localizada no Município de Manaus no Estado do Amazonas (2.61 S, 60.21 W).

O clima na região é caracterizado por pouca variação sazonal na temperatura do ar, com médias mensais variando entre 24 e 27°C. O total de precipitação anual é 2200 mm com a presença de uma estação de baixa precipitação (<100 mm mês⁻¹) entre os meses de Agosto e Setembro (Figura 2). A umidade relativa do ar atinge um valor mínimo de 75% no mês de agosto e um máximo de 92% no mês de abril durante o período de alta precipitação (ARAÚJO et al., 2002).

O relevo é levemente ondulado com a altura variando entre 60 e 120 m, aproximadamente, entre as regiões de platô e baixio. Os solos são pobres em nutrientes e nas regiões de platô o solo possui elevados teores de argila, sendo classificado como Latossolo. Por outro lado, nas regiões de baixio ocorrem os Espodosolos caracterizados pela textura arenosa (LUIZÃO et al., 2004).

A vegetação da área é classificada como floresta ombrófila densa de terra firme. A estrutura da vegetação é caracterizada por uma densidade de 626 árv.ha⁻¹, área basal variando entre 28-30 m² ha⁻¹, biomassa acima do solo com aproximadamente 360 Mg ha⁻¹, dossel médio atingindo 30 m de altura e índice de área foliar estimado de 4,7 (CHAMBERS et al., 2004; VIEIRA et al., 2004). A composição florística é diversificada, sendo que as famílias botânicas de maior densidade são: Lecythidaceae, Sapotaceae, Arecaceae, Euphorbiaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae. As famílias Sapotaceae, Chrysobalanaceae e Lauraceae estão entre as mais diversas em espécies. Dentre as espécies, *Eschweilera wachenheimii* (Benoist) Sandwith; *Micrandropsis scleroxylon* W. Rodr. Ducke e *Eperula glabiflora* (Ducke) R.S. Cowan estão entre as mais frequentes no sub-bosque, enquanto *Scleronema micranthum* e *Eschweilera coriacea* apresentam elevada frequência nos estratos superiores do dossel florestal (CARNEIRO, 2004).

3.2 FLUORESCENCIA DA CLOROFILA a

A fluorescência da clorofila a foi determinada por meio de um fluorômetro portátil (Handy PEA, Hansatech, Norfolk, UK) em folhas em bom estado fitossanitário, com auxílio de cliques de aclimação ao escuro. Durante 30 minutos as folhas foram adaptadas ao escuro, em seguida foi emitido um pulso de saturação de 3.000 µmol m⁻² s⁻¹ (comprimento de onda igual a 640 nm). As medidas foram coletadas entre 6:00 e 8:00 horas, sendo utilizadas três folhas por planta. As respostas relacionadas aos transientes da fluorescência da clorofila a foram obtidas a partir de software específico (Handy PEA software - 1,30), de acordo com equações do teste JIP (STRASSER e SRIVASTAVA, 1995), sendo calculados os parâmetros F_v/F_m , PI_{ABS} e PI_{total} (STRASSER e SRIVASTAVA, 1995; GONÇALVES et al., 2007; MARENCO et al., 2007; FERREIRA, 2013).

3.3 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

A área foliar específica (SLA) foi determinada pela razão entre área foliar e massa foliar seca a 70°C, a partir de discos foliares de área conhecida, sendo utilizados dez discos foliares por repetição (EVANS e POORTER, 2001).

3.4 DETERMINAÇÃO DOS TEORES DE PIGMENTOS CLOROPLASTÍDICOS

A determinação dos pigmentos cloroplastídicos foi realizada em folhas adequadas do ponto de vista fitossanitário, a semelhança das folhas utilizadas para medir fluorescência. As folhas foram coletadas no terço médio das plantas, acondicionadas em recipiente com nitrogênio líquido e conduzidas ao Laboratório de Ecofisiologia Vegetal (UFAM), onde foram determinados, logo em seguida, os teores de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides de acordo com a metodologia modificada por LICHTENTHALER e WELLBURN (1983). Para a determinação dos teores de pigmentos cloroplastídicos foram retiradas amostras de 0,1g de material vegetal fresco e maceradas com 10 ml de acetona (100% v/v) + 10 ml de uma solução de acetona (80% v/v) contendo MgCO₃ (0,5% p/v). Posteriormente o extrato foi filtrado em papel filtro qualitativo nº 2 e usado para determinar a absorvância nos comprimentos $\lambda = 663, 645$ e 480 nm, com auxílio do espectrofotômetro, a fim de obter as concentrações de clorofila *a* (chl *a*), clorofila *b* (chl *b*) e carotenóides (C_{x+c}), respectivamente. Para se calcular as concentrações dos pigmentos cloroplastídicos, tanto na base da massa ($\mu\text{mol g}^{-1}$), quanto na base da área ($\mu\text{mol cm}^{-2}$), foram utilizadas as equações descritas por HENDRY e PRICE (1993):

$$\text{chl } a \text{ (}\mu\text{mol g}^{-1} \text{ ou } \mu\text{mol cm}^{-2}\text{)} = \frac{(12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645}) \times 1,119 \times V}{1000 \times \text{unidade de área (cm}^2\text{) ou peso (g)}}$$

$$\text{chl } b \text{ (}\mu\text{mol g}^{-1} \text{ ou } \mu\text{mol cm}^{-2}\text{)} = \frac{(22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663}) \times 1,102 \times V}{1000 \times \text{unidade de área (cm}^2\text{) ou peso (g)}}$$

$$C_{x+c} \text{ (}\mu\text{mol g}^{-1} \text{ ou } \mu\text{mol cm}^{-2}\text{)} = \frac{(A_{480} + 0,114 \times A_{663} - 0,638 \times A_{645}) \times V \times 1000}{112,5 \times \text{unidade de área (cm}^2\text{) ou peso (g)}}$$

em que, A é a absorvância no comprimento de onda indicado, V é o volume final do extrato clorofila – acetona (ml). Também foi calculada a concentração de clorofila total (clorofila *a* + clorofila *b*), e as razões clorofila *a*/ clorofila *b* (chl *a/b*) e clorofila total/carotenóides (chl total/ C_{x+c}).

Antes das medições dos teores de clorofilas pelo método citado acima, foram feitas leituras indiretas de clorofila nas mesmas folhas com o clorofilômetro marca Minolta (modelo SPAD-502), obtendo-se uma média de três leituras por folha, onde as mensurações foram realizadas utilizando-se sempre na região mediana da folha, excluindo a região apical e basal.

3.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado com dois tratamentos: T₁ – árvores do dossel e T₂ – árvores do sub-bosque, em 15 repetições (árvores). As relações entre as características citadas anteriormente foram processadas a partir de análises de correlação. E os grupos (dossel e sub-bosque) foram comparados pelo teste t de Student ($p < 0,05$ ou $p < 0,01$). Todas as análises foram realizadas no programa Statistica 7.0 (StatSoft).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 PIGMENTOS CLOROPLASTÍDICOS

O índice de clorofila registrado pelo SPAD (Figura 1) bem como os teores de clorofilas *a*, *b* e clorofilas totais por unidade de área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) não apresentaram diferenças significativas ($p > 0,05$) entre os estratos de dossel e sub-bosque florestal. No entanto, a diferença foi significativa tanto para clorofila *a* e clorofilas totais ($p < 0,05$), quanto para clorofila *b* ($p < 0,01$) na base de massa ($\mu\text{mol g}^{-1}$), sendo essas concentrações sempre superiores nas árvores do sub-bosque da floresta (Figura 2, Figura 3). Da mesma forma, a concentração de carotenoides (C_{x+c}) não diferenciou significativamente por unidade de área ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) nos dois estratos, mas por unidade de massa ($\mu\text{mol g}^{-1}$) foi 34% superior no sub-bosque (Figura 3). No se que se refere às razões $\text{Chl}_{\text{total}}/C_{x+c}$ e Chla/Chlb , a primeira não foi significativamente diferente entre dossel e sub-bosque ($p > 0,05$), porém, como esperado, a proporção Chla/Chlb foi 15% superior no ambiente de dossel em comparação ao sub-bosque (Figura 4).

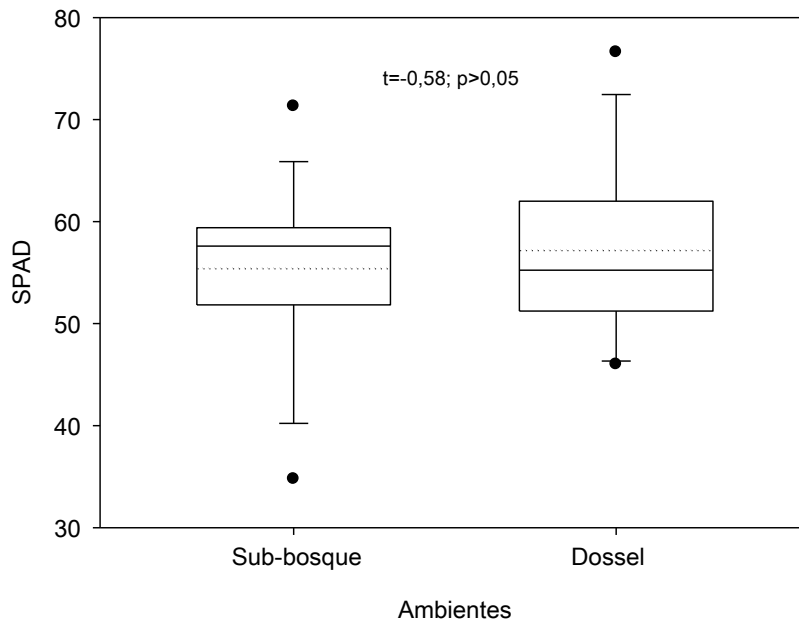


Figura 1. Índice de clorofila registrado pelo clorofilômetro SPAD em espécies arbóreas localizadas em ambientes de sub-bosque e dossel florestal. As linhas contínuas e pontilhas no interior do box indicam mediana e média, respectivamente. Área do box-plot = 50% dos dados, com barras de erro exibindo valores do 5º e 95º percentis. Círculos fechados *outleirs* (n=15).

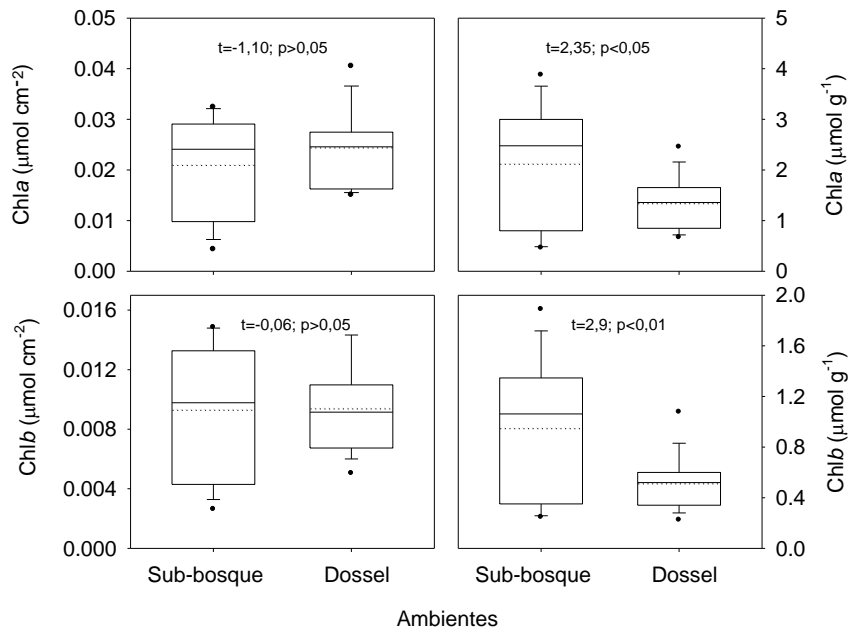


Figura 2. Concentração de pigmentos cloroplastídicos em espécies arbóreas localizadas em ambientes de sub-bosque e dossel florestal. A partir do canto superior esquerdo: Clorofila *a* por área foliar; Clorofila *a* por massa foliar; Clorofila *b* por área foliar; Clorofila *b* por massa foliar; As linhas contínuas e pontilhas no interior do box indicam mediana e média, respectivamente. Área do box-plot = 50% dos dados, com barras de erro exibindo valores do 5º e 95º percentis. Círculos fechados *outleirs* (n=15).

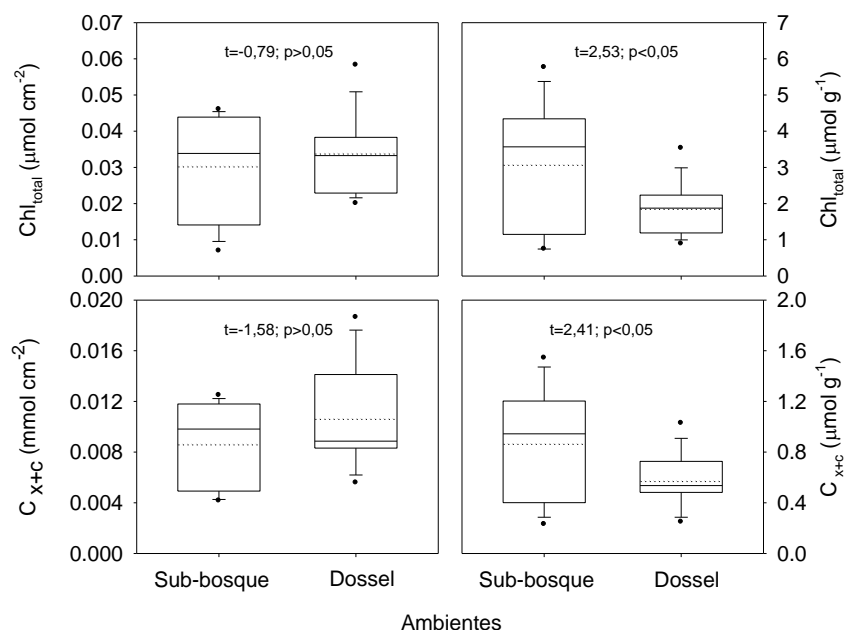


Figura 3. Concentração de pigmentos cloroplastídicos em espécies arbóreas localizadas em ambientes de sub-bosque e dossel florestal. A partir do canto superior esquerdo: Clorofilas totais por área foliar; Clorofila totais por massa foliar; Carotenóides por área foliar; Carotenóides por massa foliar. As linhas contínuas e pontilhadas no interior do box indicam mediana e média, respectivamente. Área do box-plot = 50% dos dados, com barras de erro exibindo valores do 5º e 95º percentis. Círculos fechados *outliers* (n=15).

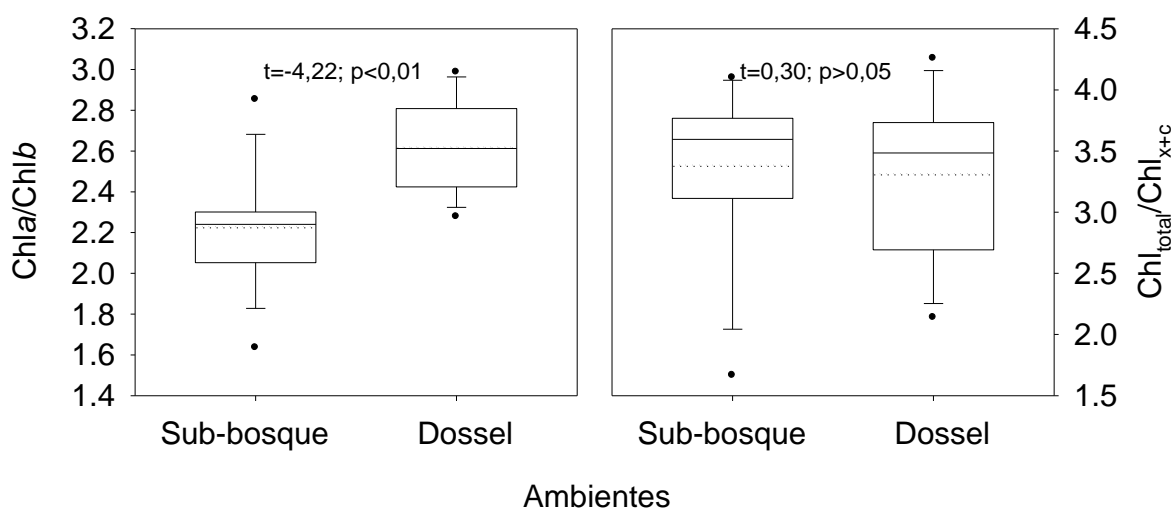


Figura 4. Concentração de pigmentos cloroplastídicos em espécies arbóreas localizadas em ambientes de sub-bosque e dossel florestal. Da esquerda para direita: Razão entre clorofilas totais e carotenóides; Razão entre clorofila *a* e clorofila *b*. As linhas contínuas e pontilhadas no interior do box indicam mediana e média, respectivamente. Área do box-plot = 50% dos dados, com barras de erro exibindo valores do 5º e 95º percentis. Círculos fechados *outliers* (n=15).

Segundo HALLIK et al. (2012) os teores de clorofilas *a*, *b* e totais por unidade de área podem não estar relacionados à exposição da folha a determinada quantidade de luz, por outro lado, os teores de clorofila por unidade de massa tendem a diminuir com o aumento da luminosidade. Isso ocorre devido ao maior investimento em massa foliar por espécies em condições de pleno sol, além de que a taxa de degradação da clorofila sob alta irradiância é maior do que a de síntese, explicando o maior acúmulo de clorofilas nas espécies de sub-bosque (GONÇALVES et al., 2012).

Os resultados referentes à concentração de carotenóides (C_{x+c} por $\mu\text{mol cm}^{-2}$; C_{x+c} por $\mu\text{mol g}^{-1}$ e $\text{Chl}_{\text{total}}/\text{Chl}_{x+c}$) encontrados nesse estudo foram semelhantes aos obtidos por HALLIK et al. (2012) estudando efeito da aclimatação à luz em espécies arbóreas e herbáceas, o qual constatou relação negativa na concentração de carotenóides por unidade de massa com o aumento da irradiância. Resultados semelhantes também foram encontrados por LICHTENTHALER et al. (2007). No sub-bosque florestal, características como os teores de pigmentos cloroplásticos têm a função de maximizar a intercepção e absorção de luz (KENZO et al., 2006), essa diferença na produção de pigmentos se deve a um ajuste na fisiologia das plantas sob sombreamento, ampliando a eficiência na captação da luz (TAIZ e ZEIGER, 2013).

Maiores valores da razão entre clorofila *a* e *b* (Chla/Chlb) em ambientes sombreados têm sido comumente documentado (ZANELLA et al., 2006; FRANCO e DILLENBURG, 2007; LICHTENTHALER et al., 2007; MAGALHÃES et al., 2009; VIEIRA et al., 2011). A maior concentração de clorofila *b* em plantas do sub-bosque tem sido apontada como resultado do maior número de complexos antena do PSII em plantas de sombra. Plantas sujeitas a maior exposição de luz investem menos em proteínas associadas aos complexos coletores de luz presentes no PSII, considerando que o papel da clorofila *b* é otimizar o funcionamento do PSII sob baixa irradiância, o que explica a razão Chla/Chlb ser menor no sub-bosque (FRANCO e DILLENBURG, 2007; LICHTENTHALER et al., 2007).

4.2 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA *a*

Os parâmetros de fluorescência da clorofila, eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) e taxa de dissipação de energia (DI_o/ABS), não diferiram significativamente ($p>0,05$) entre os ambientes estudados (Figura 5). Por outro lado, no que diz respeito aos parâmetros relacionados à eficiência em etapas posteriores da cadeia transportadora de elétrons (PI_{ABS} e PI_{total}), o dossel da floresta apresentou índices de desempenho superiores ao sub-bosque nas ordens de 30% (PI_{ABS}) na fase inicial e 154% (PI_{total}) na fase final (Figura 6).

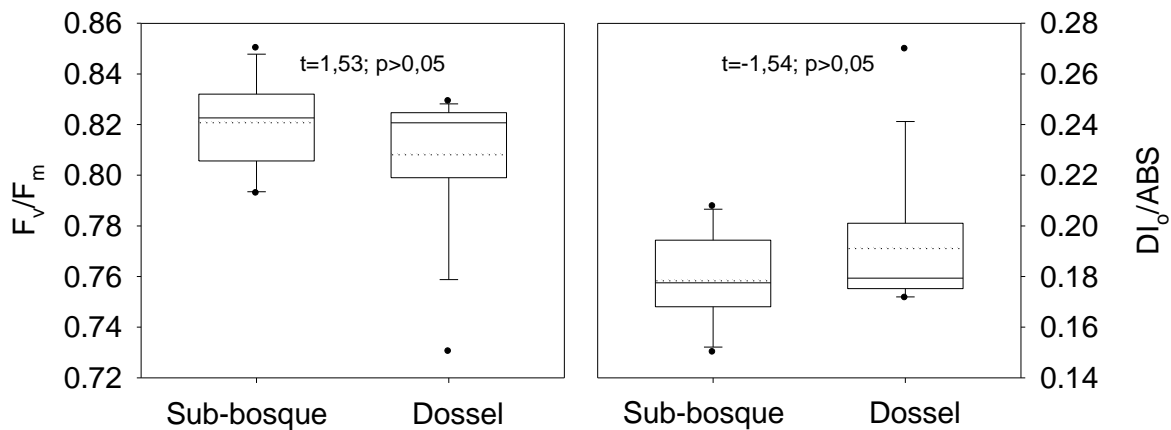


Figura 5. Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* em espécies arbóreas localizadas em ambientes de sub-bosque e dossel florestal. Da esquerda para direita: Eficiência quântica máxima e Taxa de dissipação não fotoquímica (DI_o/ABS). As linhas pontilhadas, simples e verticais indicam as médias, medianas e desvio padrão, respectivamente.

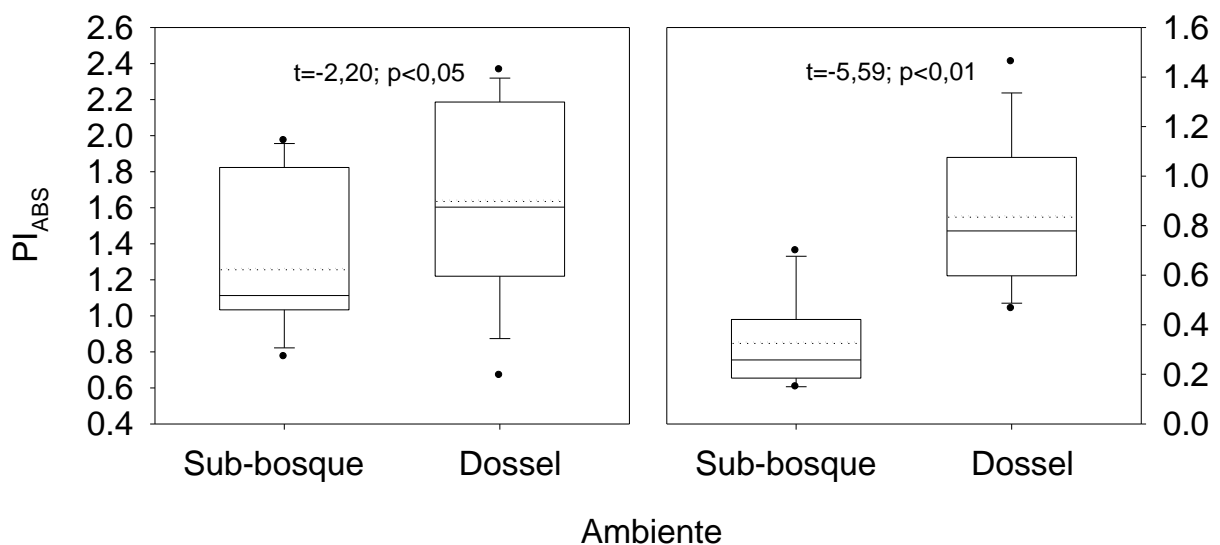


Figura 6. Índices de desempenho fotossintético. Da esquerda para direita: PI_{ABS} e PI_{total} em espécies arbóreas localizadas em ambientes de sub-bosque e dossel florestal. A) Índice de desempenho nas etapas iniciais da cadeia transportadora de elétrons; B) Índice de desempenho nas etapas finais da cadeia transportadora de elétrons. As linhas pontilhadas, simples e verticais indicam as médias, medianas e desvio padrão, respectivamente.

Geralmente são encontrados valores superiores de F_v/F_m em espécies sob ambientes sombreados e maior taxa de dissipação não fotoquímica (DI_o/ABS) em espécies sob pleno sol, devido ao estresse causado pela forte incidência de luz e pelo excesso de energia disponível, respectivamente (SOUZA et al., 2009). A falta de diferença significativa desses parâmetros neste trabalho pode estar relacionada à época de coleta dos dados (período de alta

precipitação com alta incidência de nuvens) ou ainda à alta variabilidade dos resultados, em especial no dossel florestal.

Os indicadores de desempenho PI_{total} e PI_{ABS} estão relacionados à etapas intermediárias e finais da cadeia transportadora de elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese, sendo que esses parâmetros são apontados como indicadores capazes de estimar a atividade fotossintética (SCHOCK, 2012). Em plantas desenvolvidas sob alta irradiância tem sido comumente encontrada alta capacidade de transporte de elétrons além de maior fotoproteção (LICHTENTHALER et al., 2007; ROSSATO et al., 2010; SCHOCK, 2012), corroborando os resultados encontrados no presente estudo.

4.3 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

A área foliar específica (AFE) foi 56% maior em folhas do sub-bosque florestal em comparação as folhas de dossel (Figura 7). Resultados semelhantes foram verificados por NASCIMENTO (2009) analisando o efeito da luminosidade em espécies arbóreas em floresta tropical na Amazônia. É comum plantas sob baixa luminosidade apresentarem maior AFE se comparadas às plantas expostas a pleno sol (ROSSATO et al., 2010). Isso se deve a maior expansão proporcional da área em detrimento da espessura em folhas de sombra, características que permitem a potencialização no processo de captação de energia em ambientes com baixa disponibilidade de irradiância (CAMARGO, 2009; GONÇALVES et al., 2012).

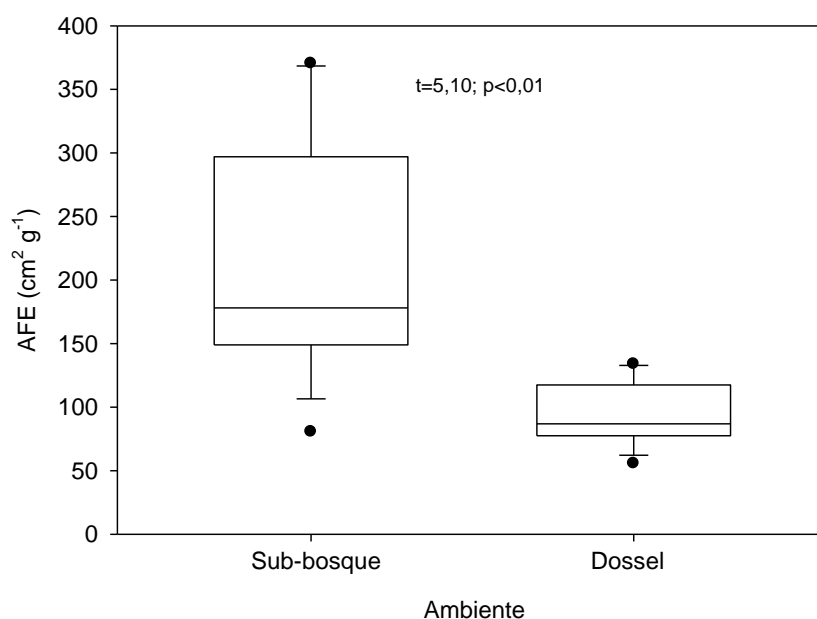


Figura 7. Área Foliar Específica (AFE) em espécies arbóreas localizadas em ambientes de sub-bosque e dossel florestal. . As linhas contínuas no interior do box indicam mediana. Área do box-plot = 50% dos dados, com barras de erro exibindo valores do 5º e 95º percentis. Círculos fechados *outliers* (n=15).

4.4 RELAÇÕES ENTRE AS VARIÁVEIS ESTUDADAS

A relação entre os teores de clorofila *a* por unidade de área ($\mu\text{mol cm}^{-2}$), bem como os teores de clorofilas totais foi positivamente significativa ($p < 0,05$) em relação aos valores obtidos pelo SPAD, considerando as trinta espécies abordadas independente do estrato florestal (Figura 8). Da mesma forma, os índices de desempenho PI_{total} e PI_{ABS} foram positivamente relacionados ao índice SPAD (Figura 9). O índice de desempenho PI_{total} também foi correlacionado positivamente com os conteúdos foliares de carotenóides e à razão $Chla/Chlb$ (Figura 10).

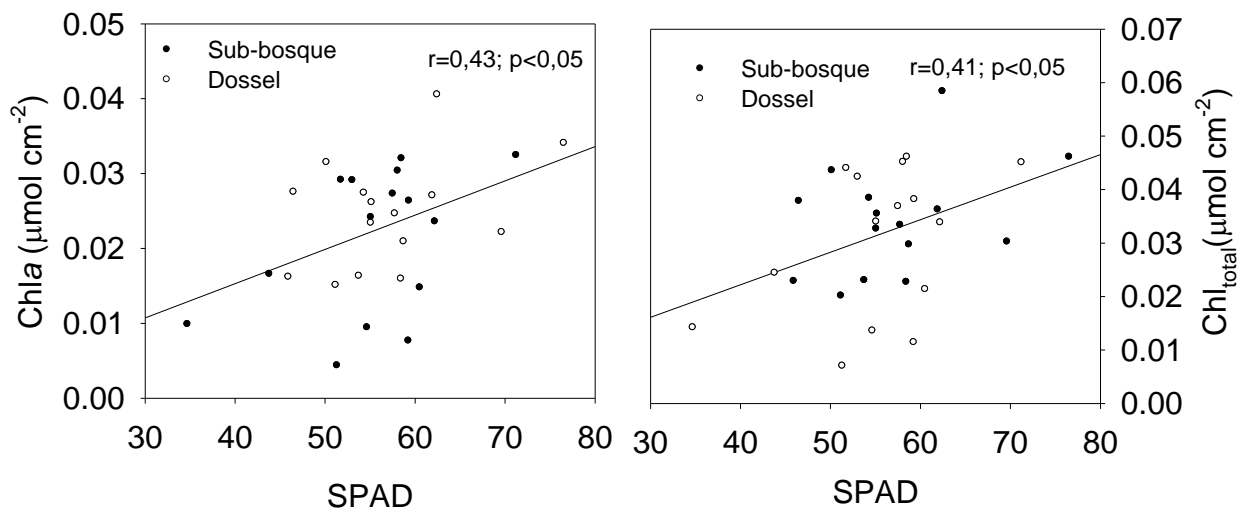


Figura 8. Relação entre o índice de clorofila registrado pelo SPAD e (da esquerda para direita) Clorofila *a* por área foliar; Clorofilas totais por área foliar. Cada ponto representa a média de uma espécie.

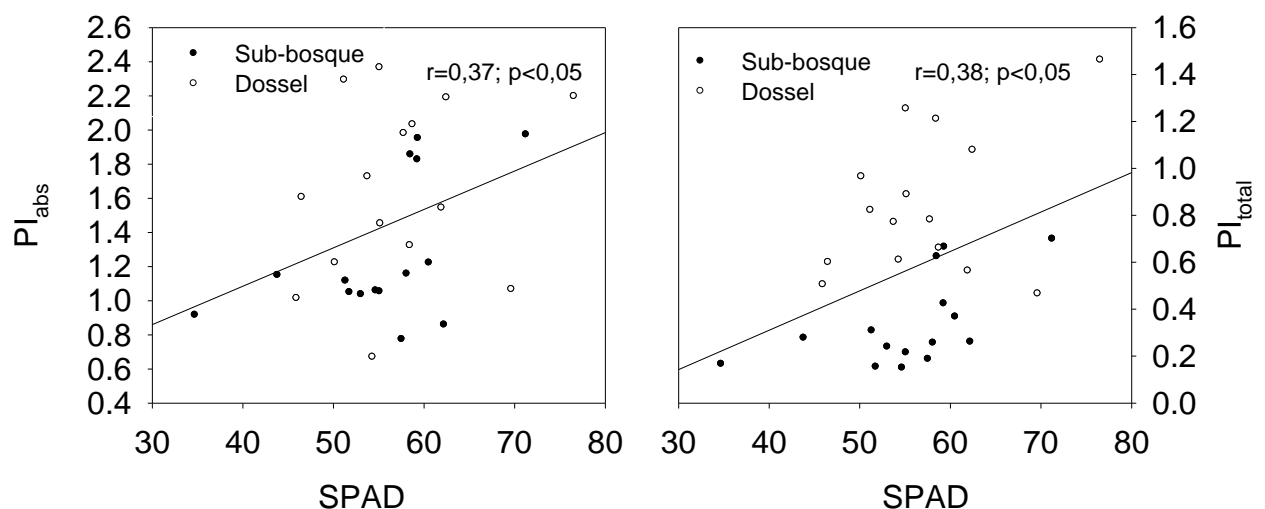


Figura 9. Relação entre o índice de clorofila registrado pelo SPAD e (da esquerda para direita) PI_{total} ; PI_{ABS} . Cada ponto representa a média de uma espécie.

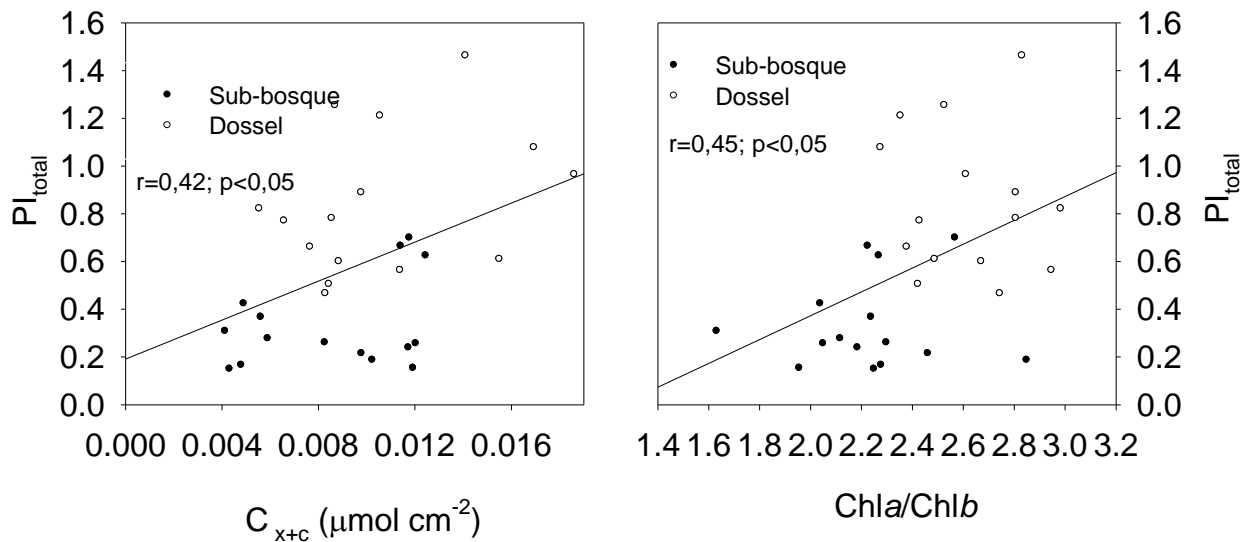


Figura 10. Relação entre índice de desempenho PI_{total} e (da esquerda para direita) Carotenóides por unidade foliar; Razão $Chla/Chlb$. Cada ponto representa a média de uma espécie.

Tendo em vista a heterogeneidade das espécies estudadas, o tamanho da amostragem experimental, além da diferença entre os ambientes no qual as árvores estão submetidas (dossel e sub-bosque), os coeficientes de correlação entre as variáveis estabelecidas, apesar de serem considerados baixos ($r=0,43$; $r=0,41$; $r=0,38$; $r=0,37$; $r=0,42$ e $r=0,45$ para as relações: $Chla/SPAD$; $Chl_{total}/SPAD$; $PI_{total}/SPAD$; $PI_{ABS}/SPAD$; PI_{total}/C_{x+c} e $PI_{total}/(Chla/Chlb)$, respectivamente), são significativos aos níveis estudados. Para se obter resultados mais precisos é sugerida a calibração do clorofilômetro para cada espécie, sendo possível o ajuste de curvas de regressão (JESUS e MARENCO, 2008). Isso porque as leituras do SPAD sofrem influência não só entre espécies, mas também de características anatômicas, como espessura da folha, ou ainda do teor de água (AMARANTE et al., 2008), embora ainda sejam necessários estudos que confirmem os motivos dessa interferência (MARENCO et al., 2009).

Os resultados quanto à relação entre os teores de clorofila *a* e totais com as leituras do SPAD corroboram os resultados obtidos por outros autores (ARGENTA et al., 2001; NEVES et al., 2005; RIGON et al., 2012). A maior afinidade $Chla/SPAD$ é explicada pelo fato de o pico de absorção da luz vermelha pela clorofila *a* (663 nm) estar próximo ao comprimento de onda emitido pelo aparelho que é de 650 nm (NEVES et al., 2005; RIGON et al., 2012). As relações positivas entre o índice de desempenho PI_{total} e o conteúdo de carotenóides, assim como a razão $Chla/Chlb$, podem ser explicados pela maior proteção ao aparato fotossintético e

concentração dos centros de reação (HALLIK et al., 2012; LICHTENTHALER et al., 2007). Tais relações não foram distintas entre os ambientes de dossel e sub-bosque.

5. CONCLUSÃO

1. O sub-bosque florestal possui espécies com maior investimento em área foliar e pigmentos cloroplastídicos quando comparadas as espécies de dossel;
2. Espécies do dossel exibem maiores valores da razão entre clorofila *a* e clorofila *b*, além de maior eficiência nas etapas intermediárias e finais da cadeia transportadora de elétrons;
3. Além das implicações ecológicas, as correlações significativas entre as características funcionais, a exemplo dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* e dos índices SPAD sugerem o potencial uso desses índices a fim de se estimar a eficiência fotossintética em espécies crescendo sob condições contrastantes de irradiância.

6. REFERÊNCIAS

AMARANTE CVT; BISOGNIN DA; STEFFENS CA; ZANARDI OZ; ALVES EO. 2008. Quantificação não destrutiva de clorofilas em folhas através de método colorimétrico. **Horticultura Brasileira**, 26:471-475.

ARAÚJO, AC; NOBRE, AD; KRUIJT, B; ELBERS, JA; DALLAROSA, R; STEFANI, P; RANDOW, C; MANZI, AO; CULF, AD; GASH, JHC; VALENTINI, R; KABAT, P. 2002. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. **Journal of Geophysical Research**, 107:80-90.

ARGENTA, G; SILVA, PRF; BERTOLINI, CG; FORSTHOFER, EL; STRIEDER, ML. 2001. Relação da leitura do clorofilômetro com os teores de clorofila extraível e de Nitrogênio na folha de milho. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 13(2):158-167.

CAMARGO, MAB. 2009. Características estomáticas em espécies arbóreas da Amazônia Central. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia; Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Amazonas. 55 p.

CAO, B; DANG, Q; ZHANG, S. 2007. Relationship between photosynthesis and leaf nitrogen concentration in ambient and elevated [CO₂] in white birch seedlings. **Tree Physiology**, 27:891-899.

CARNEIRO, VMC. 2004. Composição florística e análise estrutural da floresta primária de terra firme na bacia do rio Cuieiras, Manaus-AM. Dissertação – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Amazonas. 67 p.

CAMPOSTRINI, E. 1997. Fluorescência da clorofila *a*: considerações teóricas e aplicações práticas. Disponível em: www.researchgate.net/publication/237693594

CHAMBERS, JQ; TRIBUZY, ES; TOLEDO, LC; CRISPIM, BF; HIGUCHI, N; SANTOS, JD; ARAÚJO, AC; KRUIJT, B; NOBRE, AD; TRUMBORE, SE. 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Applications**, 14:72-88.

CHAPPELLE, EW; KIM, MS. 1992. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): na algorithm for a remote estimation of th concentrations of clorophyll *a*, clorophyll *b*, and carotenoids in soybean leaves. **Remote sensing of environment**, 39:239-247,

DEWAR, RC; MEDLYN, BE; MCMURTRIE, RE. 1998. A mechanistic analysis of light and carbon use efficiencies. **Plant, Cell & Environment**, 21:573-588.

DIAS, DP; MARENCO, RA. 2007. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 42(3):305-311.

EVANS, JR; POOTER, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell & Environment**, 24(8):755-767.

FERREIRA, MJ. 2013. Características ecofisiológicas de clones de *Bertholletia excelsa* H. & B. em plantios de produção na Amazônia central. Tese de Doutorado – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, Amazonas. 94 p.

FRANCO, AMS; DILLENBURG, LR. 2007. Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento, **Hoehnea**, 34(2):135-144.

GONÇALVES, JFC; SANTOS JUNIOR, UM; NINA JUNIOR, AR; CHEVREUIL, LR. 2007. Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 19: 171-184.

GONÇALVES, JFC; SILVA, CEM; JUSTINO, GC; NINA JUNIOR, ADR. 2012. Efeito do ambiente de luz no crescimento de plantas jovens de mogno (*Swietenia macrophylla* King). **Scientia Forestalis**, 40:337-344.

GUO, XR; CAO, KF; XU, ZF. 2006. Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest *Garcinia* species after simulated gap formation. **Photosynthetica**, 44:193-201.

GYIMAH, R; NAKAO, T. 2007. Early growth and photosynthetic responses to light in seedlings of three tropical species differing in successional strategies. **New Forests**, 33:217-236.

HALLIK, L; NIINEMETS, Ü; KULL, O. 2012. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. **Plant Biol**, 14:88-99.

HENDRY, GAF; PRICE, AH. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, GAF; Grime, JP. (Ed.). **Methods in Comparative Plant Ecology**, Chapman e Hall, p. 148-152.

JESUS, SV; MARENCO, RA. 2008. O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. **Acta Amazônia.**, 38(4):815-818.

KENZO, T; ICHIE, T; WATANABE, Y; YONEDA, R; VINOMIYA, I; KOIKE, T. 2006. Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest. **Tree Physiology**, 26:865-873.

KERBAUY, GB. 2004. Fisiologia vegetal, 2ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 472 p.

KULL, O. 2001. Acclimation of photosynthesis in canopies: models and limitations. **Oecologia**, 133:267-279.

LARCHER, W. 1986. *Ecofisiologia vegetal*, 1ª ed. São Paulo: Pedagógica e Universitária Ltda, 319 p.

LICHTENTHALER, HK; WELLBURN, AR. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Societ Transactions**, 591-603.

LICHTENTHALER, HK; AC, A; MAREK, MV; KALINA, J; URBAN, O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. **Science Direct**, 45:577-588.

LUIZÃO, RCC; LUIZÃO, FJ; PAIVA, RQ; MONTEIRO, TF; SOUSA, LS; KRUIJT, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. **Global Change Biology**, 10:592-600.

LÜTTGER, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Berlin: Springer.

MAGALHÃES, NS; MARENCO, RA; MENDES, KR. 2009. Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiância. **Pesq. Agropec. Bras.**, 44(7):687-694.

MARENCO, RA; NEVES, TS; CAMARGO, MAB; DIAS, DP; COSTA GF; RODRIGUES, JC. 2007. Fotoinibição dinâmica da fotossíntese em árvores de dossel da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Biociências**, 5(2):152-157.

MARENCO, RA, ANTEZANA-VERA, SA, & NASCIMENTO, HCS. 2009. Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. **Photosynthetica**, 47(2), 184-190.

MOLAN, LK. 2004. *Estrutura do dossel, interceptação luminosa e acúmulo de forragem em pastos de capim-marandu submetidos a diferentes alturas de pastejo por meio de lotação contínua*. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo. Piracicaba, São Paulo. 180 p.

MOLLES, MC. 2008. Ecology: Concepts and Applications, 4^a ed. New York, NY: **McGraw-Hill Higher Education**, p. 135–136.

MONTGOMERY, RA; CHAZDON, RL. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. **Ecology**, 82:2707-2718.

MORAES NETO, SP; GONÇALVES, JIM. 2001. Efeitos da luminosidade sobre o estado nutricional de mudas de seis espécies arbóreas que ocorrem na Mata Atlântica. **R. Arvore**, 25(1):29-38.

NASCIMENTO, HCS. 2009. Influência da luminosidade do sub-bosque no crescimento e características foliares de espécies arbóreas da Amazônia na fase juvenil. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Amazonas. 85 p.

NEVES, OSC; CARVALHO, JG; MARTINS, FAD; PÁDUA, TRP; PINHO, PJ. 2005. Uso do SPAD-502 na avaliação dos teores foliares de clorofila, nitrogênio, enxôfre, ferro e manganês do algodoeiro herbáceo. **Pesq. Agropec. Bras.**, 40(5):517-521.

NICOTRA, AB; CHAZDON, RL; IRIARTE, SVB. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, 80:1908-1926.

NUMATA, S; YASUDA, M; OKUDA, T; KACHI, N; SUPARDI, MNN. 2006. Canopy gap dynamics of two different forest stands in a malaysian lowland rain forest. **Journal of Tropical Forest Science**, 18:109-116.

PILLAR, VD. 1995. Clima e vegetação. UFRGS, Departamento de Botânica. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.

RIGON, JPG; BELTRÃO, NEM; CAPUANI, S; BRITO NETO, JF; SILVA, FVF. 2012. Análise não destrutiva de pigmentos fotossintéticos em folhas de gergelim. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 16(3):258-261.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J; REICH, PB; ROSENQVIST, E; PARDOS, JA; CANO, FJ; ARANDA, I. 2008. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. **Tree Physiology**, 28:761–771.

ROSSATO, DR; TAKAHASHI, FSC; SILVA, LCR; FRANCO, AC. 2010. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Bot. Bras.**, 24(3):640-647.

SCHOCK, AA. 2012. Características fisiológicas e anatômicas de pinhão manso conduzidos em diferentes condições de luminosidade. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Universidade Federal de Pelotas. Pelotas, Rio Grande do Sul. 59 p.

SOUZA, GM; BALMANT, BD; VITOLO, HF; GOMES, KBP; FLORENTINO, TM; CATUCHI, TA; VIEIRA, WL. 2009. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântula de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. **Acta Bot. Bras.**, 23(2):474-485.

SOUZA, GM; RIBEIRO, RV. 2008. Respostas fisiológicas às variações ambientais de espécies tropicais arbóreas de diferentes classes sucessionais: alterações na fluorescência da clorofila, trocas gasosas e dissipação térmica. **Fisiologia Vegetal: Práticas em Relações Hídricas, Fotossíntese e Nutrição Mineral**, Barueri: Manole.

STRASSER, RJ; SRIVASTAVA, A. 1995. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. **Photochemistrie and Photobiology**, 61: 32-42.

TAIZ, L; ZEIGER, E. 2013 Fisiologia vegetal, 5ª ed. Porto Alegre: Artmed, 918 p.

TANG, Y; KACHI, N; FURUKAWA, A; AWANG, MB. 1999. Heterogeneity of light availability and its effects on simulated carbon gain of tree leaves in a small gap and the understory in a tropical rain forest. **Biotropica**, 31:268-278.

VIEIRA, S; CAMARGO, PB; SELHORST, D; SILVA, R; HUTYRA, L; CHAMBERS, JQ; BROWN, IF; HIGUCHI, N; SANTOS, J; WOFYSY, SC; TRUMBORE, SE; MARTINELLI, LA. 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. **Oecologia**, 140:468-479.

VIEIRA, TO; LAGE-PINTO, F; RIBEIRO, DR; ALENCAR, TS; VITÓRIA, AP. 2011. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythydaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades de luz. **Vértices**, 13(3):129-142.

ZANELLA, F; SONCELA, R; LIMA, ALS. 2006. Formação de mudas de maracujá “amarelo” sob níveis de sombreamento em Ji-Paraná/RO. **Ciênc. Agrotec**, 30(5):880-884.

ZHANG, S; HU, H; XU, K; LI, Z; YANG, Y. 2007. Flexible and reversible responses to different irradiance levels during photosynthetic acclimation of *Cypripedium guttatum*. **Journal of Plant Physiology**, 164:611-62.

7. CRONOGRAMA DE ATIVIDADES

| Nº | Descrição | Ago 2014 | Set | Out | Nov | Dez | Jan 2015 | Fev | Mar | Abr | Mai | Jun | Jul |
|----|--|-------------|-----|-----|-----|-----|-------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 1 | Revisão de literatura | X | X | X | X | X | X | | | | | | |
| 2 | Auxílio em experimentos no laboratório de silvicultura | X | X | X | X | X | X | X | | | | | |
| 3 | Coleta das amostras em campo | | | | | | | | X | X | X | | |
| 4 | Análises laboratoriais | | | | | | | | | X | X | | |
| 5 | Tabulação de resultados | | | | | | | | | X | X | X | |
| 6 | Análises estatísticas dos resultados | | | | | | | | | | | X | |
| 7 | Elaboração do relatório parcial | | | | | | X | | | | | | |
| 8 | Elaboração do resumo e relatório final | | | | | | | | | | | X | X |
| 9 | Preparação da Apresentação Final para o Congresso | | | | | | | | | | | | X |