

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA - PPG-BOT

**Características foliares, fluorescência da clorofila e alocação de biomassa em
Ceiba pentandra em resposta ao sombreamento**

VALDIR CARVALHO RIBEIRO

Manaus, Amazonas
Abril, 2021

VALDIR CARVALHO RIBEIRO

**Características foliares, fluorescência da clorofila e alocação de biomassa em
Ceiba pentandra em resposta ao sombreamento**

Orientador– Dr. Ricardo Antonio Marengo.
Coorientador – Dr. Saul Alfredo Antezana Vera.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

Manaus, Amazonas
Abril, 2021



DIVISÃO DO CURSO
DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BOTÂNICA

MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA
E INOVAÇÕES



PÁTRIA AMADA
BRASIL
GOVERNO FEDERAL

ATA DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO
DE MESTRADO DO PROGRAMA DE PÓS-
GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BOTÂNICA) DO INSTITUTO NACIONAL DE
PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos treze dias do mês de abril de 2021 às 09:00 horas, de forma síncrona remota, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dr. Luiz Antonio Candido, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dra. Maria Astrid Rocha Liberato, da Universidade do Estado do Amazonas (UEA), e Dra. Daniela Pereira Dias, da Universidade Federal de Goiás (UFG), tendo como suplentes: Dr. Jair Max Furtunato Maia, da Universidade do Estado do Amazonas (UEA) e Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo, da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**, intitulada: **“Características foliares, fluorescência da clorofila e alocação de biomassa em *Ceiba pentandra* em resposta ao sombreamento”** discente: **Valdir Carvalho Ribeiro**, sob orientação: Dr. Ricardo Antonio Marengo Mendoza e coorientação: Dr. Saul Alfredo Antezana Vera. Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final: **Aprovado**.

| EXAMINADORES | PARECER | ASSINATURA |
|-----------------------------|----------------------------|------------|
| DANIELA PEREIRA DIAS | (X) APROVADO () REPROVADO | |
| MARIA ASTRID ROCHA LIBERATO | (X) APROVADO () REPROVADO | |
| LUIZ ANTONIO CANDIDO | (X) APROVADO () REPROVADO | |
| JAIR MAX FURTUNATO MAIA | () APROVADO () REPROVADO | _____ |
| PAULO ARAQUÉM RAMOS CAIRO | () APROVADO () REPROVADO | _____ |

Manaus (AM), 13 de abril de 2021.

OBS: _____

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

R484c Ribeiro, Valdir Carvalho

Características foliares, fluorescência da clorofila e alocação de biomassa em *Ceiba pentandra* em resposta ao sombreamento / Valdir Carvalho Ribeiro ; orientador Ricardo Antonio Marengo; coorientador Saul Alfredo Antezana-Vera. -- Manaus:[s.l], 2021.
64 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Botânica) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2021.

1. Sumaúma . 2. gradiente luminoso. 3. permanência foliar. 4. fotoinativação do fotossistema II. I. Marengo, Ricardo Antonio , orient. II. Antezana-Vera, Saul Alfredo , coorient. III. Título.

CDD: 580

Sinopse:

Estudaram-se as características foliares, fluorescência da clorofila e alocação de biomassa em mudas de *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Malvaceae) submetidas a um gradiente com três níveis de sombreamento, nos quais foram avaliados o ganho de biomassa, potencial hídrico, densidade estomática, o teor de carboidratos solúveis e de clorofila total da folha. A permanência foliar foi inversamente proporcional ao nível de sombreamento, sendo maior no T_{Ctrl} (332±199 dias), o qual foi seguido pelo T1 (318,3±109 dias), T2 (200,5±154 dias) e T3 (149,5±127 dias), de menor valor. Os níveis menores de irradiância tiveram menor acúmulo de biomassa, menor densidade estomática, menor potencial hídrico foliar, menor área foliar, menor teor total de carboidratos solúveis e maior variação entre o potencial hídrico foliar.

Palavras-chave: sumaúma, gradiente luminoso, permanência foliar, fotoinativação do fotossistema II.

DEDICATÓRIA

À minha amada esposa, Ruth Santos Sousa, e à minha filha, Zoe, que ainda nem nasceu, mas que já enche o meu coração de alegria e amor só em pensar em segurá-la no colo;

Aos meus queridos sobrinhos, Hygor e Laura, por trazerem mais alegria e vivacidade às nossas vidas;

Ao meu querido avô, João José Ribeiro (*in memoriam*), pela sua espiritualidade alegre e brincalhona que marcou a todos que tiveram a sorte e o prazer de conhecê-lo; pelos valorosos conselhos; pelas conversas prazerosas e inteligentes das tardes de domingo; e por me ensinar a olhar para a natureza com a curiosidade e maravilhamento que ela realmente merece.

AGRADECIMENTOS

À Deus, pela graça da vida e pela força concedida ao longo de minha caminhada;

Aos meus pais, Adélia Pereira Carvalho e José Freitas Ribeiro, pelo seu exemplo de vida, de superação e de pais amorosos que são; pelo constante apoio em todas as minhas escolhas e projetos;

À minha amada esposa, Ruth Santos Sousa, pelo auxílio na digitalização dos dados; pela mulher amorosa e carinhosa que é; por ser minha “célula companheira”, fonte da minha energia e alegria de viver;

Aos meus irmãos, Jurandir e Valter, pelo companheirismo e apoio em todos os momentos da minha vida;

Ao meu estimado amigo, Antônio Almeida (Tõezim), por todo o apoio concedido no decorrer da minha trajetória acadêmica;

Ao meu primo e amigo, Iran Freitas Ribeiro, pelo companheirismo e apoio na resolução de problemas tecnológicos;

Aos meus orientadores, Dr. Ricardo A. Marengo e Dr. Saul Antezana Vera, pelo acolhimento, confiança depositada e orientação do mestrado;

Aos meus amigos e colegas de laboratório, Adriana, Alan, Alexandra, Juliana, Marcilia, Mikael e Tales, pelo companheirismo e auxílios prestados no decorrer da minha pesquisa;

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGBot), pela oportunidade de cursar o mestrado;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de pós-graduação, processo n.º 131231/2019-7;

Ao Laboratório de Ecofisiologia e Fitossanidade de Árvores/INPA, pela cessão de espaço físico, reagentes e equipamentos necessários à execução deste trabalho;

Ao Laboratório de Fitopatologia/INPA, pela cessão do espaço necessário à execução de parte das análises químicas;

A todos vocês, meus mais sinceros agradecimentos!

“O avanço e difusão do conhecimento é o único guardião da verdadeira liberdade”.
(James Madison, 1825)

Ribeiro, V.C. 2021. *Características foliares, fluorescência da clorofila e alocação de biomassa em Ceiba pentandra em resposta ao sombreamento*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 64pp.

RESUMO

A *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Malvaceae) – conhecida como sumaúma – é uma espécie de árvore pantropical que apresenta grande porte e crescimento rápido, podendo chegar a 60 metros de altura. Possui hábito caducifólio, perdendo todas as suas folhas na estação seca. No Brasil, *C. pentandra* distribui-se naturalmente por toda a bacia do Rio Amazonas, ocupando principalmente as várzeas de áreas alagáveis, mas também encontrada em áreas de terra firme. Assim, o presente trabalho teve como objetivo avaliar as características foliares, fluorescência da clorofila e alocação de biomassa em *C. pentandra* (L.) Gaertn. em resposta aos três níveis sombreamento. O experimento foi conduzido em casa de vegetação no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus-AM. Foram utilizados um tratamento controle (T_{Ctrl}) a pleno sol e um gradiente com três níveis de sombreamento: o T_{Ctrl} -1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), sendo estes compostos de 10 mudas cada. O experimento foi iniciado com mudas de idade aproximada de um ano e duração de 580 dias. Foram avaliados os parâmetros de fotoinibição, teor de clorofila foliar, ganho de biomassa, potencial hídrico, densidade estomática e teor de carboidratos solúveis para cada tratamento. A permanência foliar foi diretamente proporcional ao nível de irradiância, sendo maior no T_{Ctrl} ($332,1 \pm 199$ dias), o qual foi seguido pelo T1 ($318,3 \pm 109$ dias), T2 ($200,5 \pm 154$ dias) e T3 ($149,5 \pm 127$ dias), de menor valor. Não foram observados indícios de fotoinibição para o T_{Ctrl} ($F_v/F_m = 0,76 \pm 0,04$), T1 ($F_v/F_m = 0,76 \pm 0,03$) e T2 ($F_v/F_m = 0,76 \pm 0,03$). O T3, no entanto, apresentou redução no F_v/F_m ficando abaixo de 0,75 durante todo o período experimental ($F_v/F_m = 0,69 \pm 0,09$). Os níveis baixos de irradiância influenciaram no menor acúmulo de biomassa, densidade estomática, potencial hídrico foliar, área foliar e teor total de carboidratos solúveis. Conclui-se que as mudas de *C. pentandra* apresentara baixa tolerância ao sombreamento, com redução drástica no crescimento sob baixa luminosidade. O tempo de permanência foliar foi diretamente proporcional ao nível de irradiância. A fotoinibição nas mudas do sombreamento máximo e a ausência de fotoinibição sob altas concentrações de RFA demonstra a aptidão da espécie para o crescimento em áreas abertas.

Palavras-chave: sumaúma, gradiente luminoso, permanência foliar, fotoinativação do fotossistema II.

Ribeiro, V.C. 2021. *Leaf characteristics, chlorophyll fluorescence and biomass allocation in Ceiba pentandra in response to shading*. Masters Dissertation, National Institute for Research in Amazonia, Manaus, Amazonas. 64pp.

ABSTRACT

Ceiba pentandra (L.) Gaertn. (Malvaceae) – known as sumaúma – is a species of pantropical tree that displays a large size and fast growth, reaching up to 60 meters in height. It has a deciduous habit, losing all its leaves in the dry season. In Brazil, *C. pentandra* is naturally distributed throughout the Amazon River basin, occupying mainly the floodplains of flooded areas, but also found in terra firme areas. Thus, this study aimed at evaluating the leaf characteristics, chlorophyll fluorescence and biomass allocation in *C. pentandra* (L.) Gaertn. in response to the three levels of shading. The experiment was conducted next to the greenhouse of the National Institute for Research in Amazonia (INPA), Manaus-AM. Four different PAR conditions were used (T_{Ctrl}-1500 at full-sun, T1-800, T2- 200 and T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), which were obtained through the construction of PVC pipe tents covered with different layers of shade cloth. The experiment was started with seedlings of approximately one-year-old and lasted for 580 days. The parameters of photoinhibition, leaf chlorophyll content, biomass gain, water potential, stomatal density and soluble carbohydrate content were assessed for each treatment. Leaf lifespan was directly proportional to the level of irradiance, being higher in T_{Ctrl} (332,1 \pm 199 days), which was followed by T1 (318,3 \pm 109 days), T2 (200,5 \pm 154 days) and T3 (149,5 \pm 127 days), with a lower value. No signs of photoinhibition were observed for T_{Ctrl} (F_v/F_m= 0,76 \pm 0,04), T1 (F_v/F_m= 0,76 \pm 0,03) and T2 (F_v/F_m= 0,76 \pm 0,03). T3, however, showed low F_v/F_m means, remaining below 0,75 throughout the entire experimental period (F_v/F_m= 0,69 \pm 0,09). The lower levels of irradiance had less biomass accumulation, less stomatal density, less leaf water potential, smaller leaf area and lower total soluble carbohydrate. It was concluded that *C. pentandra* seedlings showed weak tolerance to shading, with a drastically low growth under low irradiance. Leaf lifespan was directly proportional to the level of irradiance, increasing with the increase in the level of PAR. The presence of photoinhibition in the seedlings of the maximum shading and its absence under high PAR concentrations demonstrates the species aptitude for growth in open areas.

Keywords: kapok tree, light gradient, leaf lifespan, photoinactivation of photosystem II.

SUMÁRIO

| | |
|---|------------|
| LISTA DE TABELAS | X |
| LISTA DE FIGURAS..... | XII |
| LISTA DE ABREVIACOES E SIGLAS | XIV |
| 2. INTRODUO..... | 16 |
| 3. OBJETIVOS | 19 |
| 3.1 Geral | 19 |
| 3.2 Especficos..... | 19 |
| 4. MATERIAL E MTODOS | 20 |
| 4.1 Local do experimento | 20 |
| 4.2 Material vegetal e conduo dos tratamentos..... | 20 |
| 4.3 Irradincia e temperatura | 21 |
| 4.4 Determinao do teor relativo de clorofila (SPAD) | 21 |
| 4.5 Determinao do teor absoluto de clorofila..... | 22 |
| 4.6 Fluorescncia do fotossistema II (FSII)..... | 24 |
| 4.7 Determinao da permanncia foliar | 24 |
| 4.8 Determinao dos carboidratos totais..... | 25 |
| 4.9 Determinao da densidade estomtica e espessura foliar | 25 |
| 4.10 rea foliar especfica e determinao de alocao de massa seca na planta..... | 26 |
| 4.11 Alometria, taxas de crescimento absoluto e acmulo em massa seca | 26 |
| 4.12 Potencial hdrico foliar e contedo de gua da planta | 27 |
| 4.13 Delineamento experimental e anlises estatsticas | 27 |
| 5. RESULTADOS | 28 |
| 5.1 Condies microclimticas..... | 28 |

| | | |
|-----------|---|-----------|
| 5.2 | Permanência foliar | 30 |
| 5.3 | Potencial hídrico da folha (Ψ_f) e conteúdo de água da planta (CA) | 33 |
| 5.4 | Pigmentos cloroplastídicos | 34 |
| 5.5 | Teor relativo de clorofila (SPAD) | 35 |
| 5.6 | Eficiência quântica máxima do FSII (Fv/Fm) | 38 |
| 5.7 | Parâmetros foliares | 39 |
| 5.8 | Crescimento da planta..... | 41 |
| 5.9 | Incremento em biomassa | 42 |
| 5.10 | Densidade estomática (DE) | 45 |
| 5.11 | Teor total de carboidratos solúveis da folha | 46 |
| 6. | DISCUSSÃO | 47 |
| 6.1 | Permanência foliar | 47 |
| 6.2 | Densidade estomática, potencial hídrico foliar e conteúdo de água da planta | 47 |
| 6.3 | SPAD e pigmentos cloroplastídicos | 49 |
| 6.4 | Fluorescência da Clorofila <i>a</i> | 51 |
| 6.5 | Parâmetros foliares | 51 |
| 6.6 | Parâmetros de crescimento e de incremento em biomassa seca | 52 |
| 6.7 | Teor total de carboidratos solúveis da folha | 54 |
| 7. | CONCLUSÃO | 55 |
| | REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 56 |

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Médias mensais de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) do ano de 2020 para quatro condições de RFA distintas (T_{Ctrl} , T1, T2 e T3).....28
- Tabela 2.** Médias mensais de temperatura ($^{\circ}C$) e umidade relativa (%) para o ano de 2020. Os tratamentos consistiram em quatro condições distintas de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), o T_{Ctrl} , T1, T2 e T3.29
- Tabela 3.** Número de folhas emitidas, número de folhas perdidas e o tempo de permanência foliar (em dias) para os tratamentos (T_{Ctrl} -1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Cada valor representa a média (\pm = desvio padrão, $n= 10$).....31
- Tabela 4.** Disposição comparativa do potencial hídrico foliar medido pela manhã e ao meio-dia (Ψ_f), do índice de estabilidade da clorofila (IEC) e do conteúdo de água do caule (CAC), da raiz (CAR), da folha (CAF) e total da planta (CAT) para quatro condições distintas de radiação fotossinteticamente ativa (T_{Ctrl} -1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).34
- Tabela 5.** Concentrações de clorofila-*a* (*Chl-a*), clorofila-*b* (*Chl-b*), clorofila total (*Chl-a+b*), carotenoides (*Car*), e as relações clorofila *a/b* (*Chl-a/b*) e *Chl-a+b/Car* por área foliar ($\mu\text{mol m}^{-2}$) dos tratamentos sob quatro diferentes condições de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (T_{Ctrl} - 1500, T1-800, T2-200, T3-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Cada valor representa a média (\pm = desvio padrão, $n \geq 5,0$).....37
- Tabela 6.** Médias da área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE), massa foliar específica (MFE), espessura da folha fresca (EFF), espessura da folha seca (EFS), número de folíolos (NFol), número de folhas (NF), tamanho médio foliolar (TMFol), taxa de crescimento absoluto em altura (TCA-a), taxa de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-d), taxa de crescimento relativo em altura (TCR-a), taxa de crescimento relativo em diâmetro (TCR-d), taxa de crescimento relativo em biomassa (TCR), diâmetro (a 6 cm do coleto) e altura da planta para quatro condições de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), o T_{Ctrl} -1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Unidades de medida utilizadas (AFT: m^2 , AFE: $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$, MFE: g m^{-2} , EFF: mm, EFS: mm, TMFol: cm^2 , TCA-a: mm d^{-1} , TCA-d: mm d^{-1} , TCR-a: $\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$, TCR-d: $\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$, TCR: $\text{g kg}^{-1} \text{d}^{-1}$, Altura: cm, Diâmetro: mm, DE: mm^{-2}).40
- Tabela 7.** Médias da massa seca foliar (MSF, em g), caulinar (MSC, em g), radicular (MSR,

em g), total (MST, em g), razão parte aérea/raiz da massa seca (PA/R, em g), incremento em massa seca foliar (Δ MSTF, em g), caulinar (Δ MSTC, em g), radicular (Δ MSTR, em g), total (Δ MST, em g), razão parte aérea/raiz do incremento em massa seca (Δ PA/R, em g), alocação da biomassa seca para biomassa foliar (AMF, em %), caulinar (AMC, em %), radicular (AMR, em %), alocação de biomassa incrementada para a biomassa foliar (Δ AMF, em %), caulinar (Δ AMC, em %) e radicular (Δ AMR, em %) em quatro condições distintas de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), o T_{Ctrl}-1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 44

Tabela 8. Teor de açúcares solúveis em quatro regimes distintos de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), T_{Ctrl}-1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Valores de açúcar e amido estão expressos em (g m^{-2}) e (mg g^{-1} de massa foliar). T_{Ctrl} -T3 estão representados em ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de radiação fotossinteticamente ativa. 46

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Quatro condições distintas de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). A- Tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, à pleno sol); B-Tratamento T1- ($800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); C- Tratamento T2- ($200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); D- Tratamento T3- ($25 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); Foto: Valdir Ribeiro.21
- Figura 2.** Aferição do teor relativo de clorofila utilizando-se de um medidor de clorofila portátil (SPAD). Foto: Valdir Ribeiro..... 22
- Figura 3.** Aferição dos dados de fluorescência do fotossistema II utilizando-se de um fluorômetro digital (FSII) portátil (FluorPen FP100) e clips de aclimação ao escuro. Foto: Valdir Ribeiro..... 24
- Figura 4.** Variação das médias de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no decorrer do dia para os tratamentos T_{Ctrl} ao T3, com intervalos de 15 min. Simbologia: círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)..... 29
- Figura 5.** Representação da quantidade de folhas e folíolos dos tratamentos T_{Ctrl} ao T3 no decorrer do período experimental de 580 dias, com intervalos de 15 dias. O dia zero representa a data em que as mudas foram submetidas aos tratamentos de sombreamento. A- Número médio de folhas por tratamento. B- Número médio de folíolos por tratamento. Simbologia: círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). 30
- Figura 6.** Tempo transcorrido para a queda foliar em função do número de folhas perdidas a partir do início da mensuração (24/04/2019). Simbologia: A- círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), B- círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C- triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), D- os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)..... 32

Figura 7. Idade foliar (dias) em função do tempo transcorrido para a queda foliar (em dias) a partir do início da mensuração (24/04/2019). Simbologia: A- círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), B- círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C- triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), D- os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).....33

Figura 8. Médias semanais de SPAD para os quatro tratamentos distintos de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).35

Figura 9. Painel das médias semanais de F_v/F_m por tempo transcorrido (dias) de (2019 a 2020) para as quatro condições de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Simbologia: círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).38

Figura 10. Altura e diâmetro da planta para os tratamentos T_{Ctrl} a T3 no decorrer do período experimental de 580 dias, com intervalos de 15 dias. A- Altura da planta. B- Diâmetro do coleto a 6 cm do solo. Círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), o espaço sem dados (linha pontilhada) corresponde aos dias em que estavam sendo executadas as análises laboratoriais finais.....42

Figura 11. Foto da folha de *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. sob quatro regimes distintos de irradiância. A- Tratamento T_{Ctrl} - ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); B-Tratamento T1- ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); C-Tratamento T2-($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); D- Tratamento T3- ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Objetiva: 40x; Foto: Valdir C. Ribeiro.....45

Figura 12. Correlação entre a densidade estomática (DE) e o ganho em massa das plantas do T_{Ctrl} , T1, T2 e T3. A- relação entre a DE e a massa seca total (MST). B- relação entre a TCR ($\text{g kg}^{-1} \text{d}^{-1}$) e a DE.....45

LISTA DE ABREVIACÕES E SIGLAS

| | |
|-------------------|--|
| A _{Ctrl} | absorbância no comprimento de onda de 660 nm da amostra controle. |
| AFE | área foliar específica (m ² kg ⁻¹). |
| AFT | área foliar total (m ²). |
| AMC | alocação de massa caulinar (%). |
| AMF | alocação de massa foliar (%). |
| AMR | alocação de massa radicular (%). |
| ATP | trifosfato de adenosina, do inglês “ <i>adenosine triphosphate</i> ”. |
| A _{56°C} | absorbância no comprimento de onda de 660 nm da amostra preaquecida. |
| C | carbono. |
| CA | conteúdo de água, massa fresca menos massa seca em porcentagem (%). |
| CAC | conteúdo de água do caule, MFC menos MSC expressa em porcentagem (%). |
| CAF | conteúdo de água da folha, MFF menos MSF expressa em porcentagem (%). |
| Car | carotenoides. |
| CAR | conteúdo de água Da raiz, MFR menos MSR expressa em porcentagem (%). |
| CAT | conteúdo de água total, MFT menos MST expressa em porcentagem (%). |
| CC | capacidade de campo do solo. |
| <i>Chl-a</i> | clorofila- <i>a</i> (μmol m ²). |
| <i>Chl-a/b</i> | razão entre a clorofila- <i>a</i> e a clorofila- <i>b</i> (μmol m ⁻²). |
| <i>Chl-a+b</i> | clorofila total (μmol m ⁻²). |
| <i>Chl-b</i> | clorofila- <i>b</i> (μmol m ⁻²). |
| <i>Car</i> | carotenoides (μmol m ⁻²). |
| d | dia. |
| DE | densidade estomática (mm ⁻²). |
| DN | data de nascimento da folha. |
| DS | data de senescência da folha. |
| EFF | espessura da folha fresca (mm). |
| EFS | espessura da folha seca (mm). |
| ex. | exemplo. |
| FSII | fotossistema II. |
| Fv/Fm | relação entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima do FSII. |
| Gt | giga tonelada (1 Gt = 1.000.000.000 t) |
| IEC | índice de estabilidade da clorofila. |
| INPA | instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. |
| lat. S | latitude Sul. |
| PF | Permanência foliar (dias). |
| long. W | longitude Oeste. |
| MCTI | ministério da Ciência, Tecnologia e Inovações. |
| MFE | massa foliar específica (g m ⁻²). |
| MPa | mega Pascal. |
| MSC | massa seca caulinar (g). |
| MSF | massa seca foliar (g). |
| MSR | massa seca radicular (g). |
| MST | massa seca total (g). |
| nDP | número de folhas que perdidas. |
| NF | número de folhas. |
| NFol | número de folíolos |
| PAR | radiação fotossinteticamente ativa, do inglês “ <i>photosynthetically active</i> ” |

radiation".

| | |
|---------------------|---|
| PA/R | razão da parte aérea pela raiz. |
| Perma. | permanência. |
| PVC | cloreto de polivinila, do inglês " <i>Polyvinyl chloride</i> ". |
| RFA | radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$). |
| SPAD | teor relativo de clorofila. |
| T _{Ctrl} | tratamento controle, regime de RFA de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. |
| T1 | tratamento 1, regime de RFA de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. |
| T2 | tratamento 2, regime de RFA de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. |
| T3 | tratamento 3, regime de RFA de $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. |
| TCA-a | taxa de crescimento absoluto em altura (mm d^{-1}). |
| TCA-d | taxa de crescimento absoluto em diâmetro (mm d^{-1}). |
| TCR | taxa de crescimento relativo ($\text{g kg}^{-1} \text{d}^{-1}$). |
| TCR-a | taxa de crescimento relativo em altura ($\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$). |
| TCR-d | taxa de crescimento relativo em diâmetro ($\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$). |
| T-Ctrl | tratamento controle para o IEC (Murthy e Majumdar 1962). |
| TMFol | tamanho médio foliolar (cm^2). |
| ΔAMC | alocação de massa caulinar (%). |
| ΔAMF | alocação de massa foliar (%). |
| ΔAMR | alocação de massa radicular (%). |
| ΔMSC | incremento em massa seca caulinar (g). |
| ΔMSF | incremento em massa seca foliar (g). |
| ΔMSR | incremento em massa seca radicular (g). |
| ΔMST | incremento em massa seca total (g). |
| $\Delta\text{PA/R}$ | razão da parte aérea pela raiz do incremento em biomassa(g). |
| Ψ_f | potencial hídrico foliar (MPa). |

1. INTRODUÇÃO

A luz constitui um dos fatores de maior importância para o crescimento vegetal, sendo que a sua variação em quantidade e qualidade é determinante na moldagem de aspectos anatômicos, morfológicos, fisiológicos e bioquímicos das plantas, além de influenciar no período de floração e na produtividade vegetal (Almeida *et al.*, 2005; Dai *et al.*, 2009; Deng *et al.*, 2012). O denso dossel das florestas tropicais condiciona as camadas mais inferiores a um ambiente com baixa incidência solar (Chazdon e Fetcher, 1984; Valladares *et al.*, 2016), o que pode restringir o estabelecimento e crescimento de novas plantas, além de estar diretamente relacionado com variações microclimáticas de temperatura e umidade (Osunkoya *et al.*, 1994; Valladares *et al.*, 2016).

Assim, a porcentagem de irradiância que chega às plantas do sub-dossel da floresta é, dentre muitos outros fatores, dependente do período do dia, das estações do ano, do vento, da senescência foliar e da abertura de clareiras (Osunkoya e Ash, 1991; Bianchini *et al.*, 2001). Para as plantas das camadas mais inferiores do sub-dossel, o desempenho fotossintético sob condições de baixa luminosidade é, sem dúvida, o fator mais determinante para a assimilação de carbono, estando este refletido na respiração, no rendimento quântico e na habilidade dessas plantas de explorar os eventos breves de alta luminosidade (do inglês “*sunflecks*”) ocorridos no decorrer do dia (Sage e Pearcy, 2000).

Pequenas variações na densidade de fluxo de fótons fotossintéticos podem surtir grande efeito na assimilação de carbono em espécies de sub-dossel quando comparadas com espécies do dossel da floresta, onde a fotossíntese pode ocorrer em seu nível máximo de saturação, ou bem próximo dele (Chazdon e Fetcher, 1984). Além disso, espécies tropicais são adaptadas a temperaturas com estreitos limites de variação (Green *et al.*, 2020), o que ressalta a importância de novos estudos que relacionem a influência dos diferentes níveis de irradiância presentes nas florestas tropicais com o estabelecimento e crescimento de suas árvores.

A floresta amazônica desempenha um papel crucial na ciclagem do carbono, armazenando de 86-140 Gigatoneladas (Gt) de carbono (Saatchi *et al.*, 2007), o qual é intrinsecamente dependente da intensidade das chuvas. Evidências sugerem que reduções na precipitação se tornarão cada vez mais comuns com o aumento do aquecimento global (Li *et al.*, 2006). Tal cenário acarretaria no aumento da senescência foliar (Borchert *et al.*, 2002; Valdez-Hernández *et al.*, 2010), e, conseqüentemente, na redução da produtividade primária e assimilação de carbono atmosférico.

A *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Malvaceae) é uma árvore de grande porte e

crescimento rápido, podendo chegar a 60 metros de altura. Essa espécie possui hábito caducifólio, perdendo todas as suas folhas na estação seca. Possui distribuição pantropical, ocorrendo desde o Trópico de Câncer, no México, e distribuindo-se em direção ao Sul da América Central até a Colômbia, Venezuela, Brasil e Equador, além de também ocorrerem na África Ocidental, Península Malaia (Chudnoff, 1984; Lim, 2012), Antilhas e Peru (Gribel *et al.*, 1999). No Brasil, *C. pentandra* é comumente conhecida como “árvore-da-lã”, “árvore-da-seda”, “sumaúma-da-várzea”, “sumaúma” e “samaúma” (Lim, 2012). Distribui-se naturalmente por toda a bacia do Rio Amazonas, ocupando principalmente as várzeas de áreas alagáveis, mas também é encontrada em áreas de terra firme (Gribel *et al.*, 1999).

A *C. pentandra* possui diversas aplicabilidades, abrangendo desde os setores alimentício e madeireiro, até a produção de combustíveis renováveis e fitoterápicos para o tratamento de diversas doenças (Neves *et al.*, 2003; De Souza *et al.*, 2010; Lim, 2012; Abou-Elela *et al.*, 2015). No setor farmacêutico, o potencial fitoterápico e antimicrobiano da sumaúma é amplamente conhecido (Sule *et al.*, 2009; Kishore *et al.*, 2011; Lim, 2012), com quase todas as partes da planta apresentando potencial farmacognóstico para múltiplas doenças (Abou-Elela *et al.*, 2015). No setor automobilístico, a sumaúma destaca-se pelo potencial de utilização das fibras de sua casca na elaboração de compostos para o revestimento de painéis e portas (Subhakanta *et al.*, 2020), além da produção de biodiesel a partir do óleo que é extraído de suas sementes (Sivakumar *et al.*, 2013). O farelo (Ramana *et al.*, 2012) e o carvão (Rao *et al.*, 2006) oriundos da casca, mostraram-se promissores na remoção de níquel, cobre e cádmium presentes em águas residuais, podendo ser utilizados no tratamento de esgoto (Rao *et al.*, 2006; Ramana *et al.*, 2012). Na agricultura, a sumaúma mostrou bom desempenho no plantio agroflorestal durante cultivo consorciado com plantações de trigo na Índia (Gawali *et al.*, 2015).

Seu vasto potencial para matéria prima, principalmente no setor madeireiro, faz com que a sumaúma seja extensivamente explorada, o que causa a erosão genética pela retirada seletiva dos indivíduos mais vigorosos (Da Silva *et al.*, 1987; De Souza *et al.*, 2010). Além disso, seu processo natural de recuperação é dificultado por sua alta demanda por luz durante seu ciclo de vida e pela característica recalcitrante de suas sementes (Dos Santos, 2002). Estudos divulgados por Kyereh *et al.* (1999) para uma floresta do Oeste da África, constataram que plantas jovens de *Ceiba pentandra* são incapazes de se estabelecer sob as baixas condições de luminosidade apresentadas no sub-dossel da floresta (Kyereh *et al.*, 1999), o que torna cada vez mais necessária a obtenção de novos conhecimentos sobre o comportamento da espécie em relação às situações adversas de estresse que esta pode suportar, sobretudo o estresse luminoso.

A folha constitui o órgão de maior plasticidade de uma planta e sua morfologia e

fisiologia são mais adaptáveis às condições do meio quando comparada aos demais órgãos (Craven *et al.*, 2011), o que lhes confere características adaptativas de folhas de sol e de sombra (Zhang *et al.*, 2012). Espécies crescendo em ambientes sombreados chegam a receber até $\pm 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), enquanto que plantas à pleno sol recebem até $\pm 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de RFA, o que leva a planta requerer uma série de adaptações que lhe permitam um ótimo desenvolvimento, como maior teor de clorofila total, maior razão clorofila a/b e maior cadeia transportadora de elétrons (Larcher, 2006). Folhas de sol apresentam parênquima paliçádico espesso e maior massa foliar, lhes conferindo maior capacidade fotossintética e dissipação de energia (Givnish, 1988; Zhang *et al.*, 2012; Taiz *et al.*, 2017). Além de apresentarem maior densidade estomática (Givnish, 1988; Moreira *et al.*, 2013) e menor tamanho dos estômatos quando comparado às folhas de sombra (Boardman, 1977).

Estudos têm atribuído a diminuição da área foliar à redução na disponibilidade de água no solo (Borchert *et al.*, 2002; Valdez-Hernández *et al.*, 2010). Entretanto, outros estudos fornecem indícios de que o aumento da irradiância solar pode reduzir o tempo de permanência da folha na planta (Vincent, 2006; Marengo *et al.*, 2019) o que a torna uma justificativa plausível para plantas de regiões tropicais de alta umidade, pois estas experimentam maiores taxas de atividade fotossintética que levam ao esgotamento mais acelerado das estruturas fotossintetizantes.

A taxa de fotoinibição pode ser estimada pela diminuição do rendimento quântico do fotossistema II (FSII). Este, por sua vez, pode ser determinado a partir da fluorescência da clorofila *a*, a qual é dada pela relação F_v/F_m , onde F_m corresponde a fluorescência máxima e F_v corresponde à diferença entre F_m e a fluorescência inicial (F_o) (Maxwell e Johnson, 2000). A depender do tempo que a planta leva para se recuperar, a fotoinibição pode ser classificada como dinâmica ou crônica, podendo ser agravada pelo estresse térmico ou hídrico. Na fotoinibição dinâmica, a planta inicia sua recuperação no início da tarde ou durante a noite, enquanto que, na fotoinibição crônica, a planta pode levar mais de 12 horas para se recuperar totalmente (Dias e Marengo, 2006).

Assim, por meio da avaliação de diferentes níveis de sombreamento em mudas de *C. pentandra* (L.) Gaertn., o presente trabalho propõe fornecer subsídios para uma melhor compreensão dos efeitos da variação da irradiância solar sobre plantas jovens de *C. pentandra*, pois, apesar dos muitos estudos envolvendo fotoinibição, pouco se sabe sobre o grau de influência dos mecanismos de estresse (luz) sobre a fotoinibição e, conseqüentemente, a assimilação de carbono desta espécie.

2. OBJETIVOS

2.1 Geral

Avaliar as características foliares, fluorescência da clorofila e alocação de biomassa em *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. em resposta aos três níveis de sombreamento.

2.2 Específicos

Determinar a influência dos níveis de sombreamento:

- nas características foliares de massa, área, espessura, teor de clorofila e de açúcares solúveis totais;
- na fluorescência da clorofila *a*;
- na alocação de biomassa das mudas de *C. pentandra*.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local do experimento

O experimento foi conduzido no Laboratório de Ecofisiologia de Árvores, localizado no Campus III (V8) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI – INPA), Manaus-AM (lat. 03° 05' 30" S; long. 59° 59' 35" O). O município de Manaus está localizado às Margens do Rio Negro e do Rio Amazonas e apresenta um clima do tipo equatorial quente úmido, de médias anuais de 27°C, podendo variar sazonalmente de 26,3 a 28°C (INMET, 2021).

3.2 Material vegetal e condução dos tratamentos

Foram utilizadas sementes de *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Malvaceae) coletadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, localizada na periferia de Manaus-AM (situada entre 02°55' e 03°01' lat. S e entre 59°53' e 59°59' long. W). As sementes foram prontamente germinadas em vermiculita expandida. Logo após a germinação, as mudas foram transplantadas para sacos de plantio com capacidade de 1,0 kg de solo e mantidas em casa de vegetação por nove meses até serem transplantadas para vasos plásticos com capacidade de 5,0 kg de solo. Cada planta transplantada foi adubada com 4 g de fertilizante NPK (10% N, 10% P₂O₅ e 10% K₂O) a cada 6 meses, regada regularmente e mantida em casa de vegetação a pleno sol até completarem 14 meses.

Os tratamentos a níveis distintos de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foram alcançados por meio da construção de tendas de cano PVC, as quais foram cobertas por diferentes camadas de sombrite (condições de sombreamento: T_{Ctrl}-1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, T1-800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, T2-200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e T3-25 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), ao longo de 18 meses (Figura 1). O T_{Ctrl} foi estabelecido como tratamento controle e posicionado de forma a receber luminosidade solar direta (à pleno sol). Os demais tratamentos foram estabelecidos considerando-se diferentes números de camadas de sombrite, de forma que o nível de luminosidade fosse reduzido. O T1 foi coberto com duas camadas de sombrite, o que equivaleu a uma luminosidade de 800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. O tratamento T2 foi coberto com quatro camadas de sombrite, o que equivaleu a 200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e o T3, com 6 camadas de sombrite, equivaleu a uma luminosidade de 25 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. O período experimental teve duração de 580 dias entre o mês de abril de 2019 a setembro de 2020.

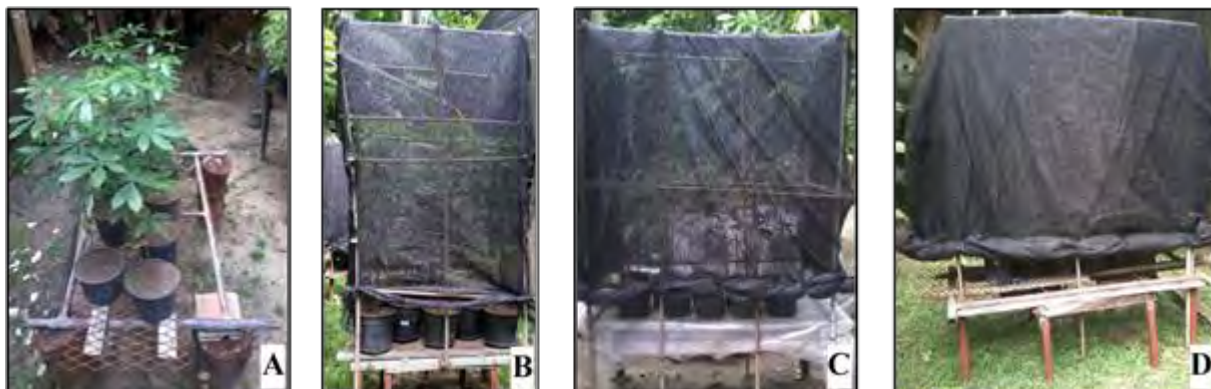


Figura 1. Quatro condições distintas de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). A- Tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, à pleno sol); B-Tratamento T1- ($800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); C-Tratamento T2- ($200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); D- Tratamento T3- ($25 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); Foto: Valdir Ribeiro.

Para se evitar que o espaço físico e a quantidade de solo limitassem o crescimento das plantas, as mudas foram novamente transplantadas para vasos maiores, com capacidade para 8 kg de solo. Em todo decorrer do experimento, o substrato onde as plantas estavam estabelecidas foi mantido em sua capacidade de campo (CC) a fim de se evitar a interferência da disponibilidade hídrica do substrato sobre as variáveis fisiológicas avaliadas no experimento.

3.3 Irradiância e temperatura

Os dados de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foram coletados utilizando-se sensores quânticos (Li-190SA, Li-Cor, NE, USA) acoplados a um *datalogger* (Li-1400, Li-Cor, NE, EUA), o qual foi programado para coletar os dados a cada 15 min, das 5:30 h da manhã às 18:30 h da tarde. O gradiente de irradiância foi obtido por meio da média entre 9 valores coletados ao meio dia de três dias ensolarados. Os dados de temperatura foram coletados utilizando-se um sensor de temperatura conectado a um outro *datalogger* (TR-52S, T&D Co., Matsumoto, Nagano, Japão) programado para registrar os dados de temperatura a cada 30 min, sendo calculadas as médias de RFA e de temperatura para cada tratamento.

3.4 Determinação do teor relativo de clorofila (SPAD)

Para obtenção do teor relativo de clorofila (SPAD), foram escolhidas duas folhas totalmente expandidas por planta, sendo estas nascidas após o início do experimento. As folhas selecionadas foram acompanhadas quinzenalmente mediante o uso de um medidor portátil de clorofila SPAD (SPAD-502, Minolta Camera Co., Osaka, Japão). Para a determinação do SPAD foliar, fez-se a média da leitura de dez pontos por folha, e para a determinação do SPAD fez-se a média de dez leituras por folha em duas folhas por planta. As aferições foram executadas no início da manhã, entre as 07:30h e 9h (Figura 2).



Figura 2. Aferição do teor relativo de clorofila utilizando-se de um medidor de clorofila portátil (SPAD). Foto: Valdir Ribeiro.

3.5 Determinação do teor absoluto de clorofila

A determinação do teor absoluto de clorofila foi realizada ao final do experimento, e para isso foram removidos 30 discos foliares (de 6 mm de diâmetro) de duas folhas por planta (folhas nascidas após o início do tratamento). Na remoção dos discos foliares, procurou-se sempre evitar as áreas contendo nervuras principais. Os discos foram então pesados, envoltos em papel alumínio, etiquetados e congelados a -5°C , onde permaneceram armazenados até ser finalizada a coleta de todas as amostras.

Após finalizada a coleta dos discos de todas as amostras, foi iniciado o processo de maceração dos discos foliares, que ocorreu em ambiente semiescuro para a máxima preservação dos pigmentos cloroplastídicos. A maceração foi realizada em um cadinho contendo um (1) ml de acetona 80%, quartzo com $\pm 0,5$ mg (mineral que auxilia na maceração da amostra) e $\pm 0,5$ mg de carbonato de magnésio (auxilia no controle do pH da amostra). Após finalizado o processo de maceração, foi adicionado mais 9 ml de acetona 80% ao macerado obtido, sendo este prontamente filtrado em papel filtro N^o1 e funil de separação e armazenado em balões volumétricos de 10 ml (os quais foram cobertos com papel alumínio), modificado de Wellburn (1994). Os balões contendo extrato foram agitados e as amostras foram conduzidas ao

espectrofotômetro (SP-2000 UV, Shangai Spectrum, Shangai, China) para a leitura de suas absorvâncias. Desse modo, as concentrações de clorofila *a* (*Chl-a*) e clorofila *b* (*Chl-b*) foram calculadas de acordo com as equações descritas por Lichtenthaler e Wellburn (1983) e os carotenoides foram calculados de acordo com Hendry e Price (1993). Os valores de clorofila foram convertidos de miligrama (mg) para micromol (μmol), tendo-se como base a massa molecular desses compostos; isto é, multiplicando por 1,119 (*Chl-a*) e 1,102 (*Chl-b*). Os valores de clorofila total (*Chl-a+b*) foram encontrados somando-se os valores estimados para *Chl-a* e *Chl-b*.

Os comprimentos de onda utilizados nas medidas de absorvância para cada pigmento foram 663, 645 e 480 nm para *Chl-a*, *Chl-b* e *Car*, respectivamente.

Equações conforme:

Lichtenthaler e Wellburn (1983):

$$\text{Chl-a } (\mu\text{mol m}^{-2}) = (12,21 \times A_{663}) - (2,81 \times A_{646}) \times 1,119 \times V / (1000 \times A_L);$$

$$\text{Chl-b } (\mu\text{mol m}^{-2}) = (20,13 \times A_{646}) - (5,03 \times A_{663}) \times 1,102 \times V / (1000 \times A_L);$$

Hendry e Price (1993):

$$\text{Carotenoides } (\mu\text{mol m}^{-2}) = (A_{480} + 0,114 \times A_{663} - 0,638 \times A_{645}) \times v \times 10^3 / (112,5 \times A_L);$$

Onde, V = volume do extrato (L), v = volume do extrato (mL) e A_L = área foliar (m^2).

O índice de estabilidade da clorofila (IEC) das folhas de *C. pentandra*, foram calculados de acordo com Murthy e Majumdar (1962):

De acordo com a equação:

$$\text{IEC} = A_{\text{Ctrl}} - A_{56^\circ\text{C}}$$

Onde, A_{Ctrl} = a absorvância no comprimento de onda de 660 nm da amostra controle; e $A_{56^\circ\text{C}}$ = a absorvância no comprimento de onda de 660 nm da amostra preaquecida.

Para obtenção do IEC, foram coletadas discos foliares extras das mesmas folhas utilizadas para a obtenção dos teores absolutos das clorofilas. Os discos foliares foram então acondicionados em tubos de ensaio rosqueáveis (dez discos foliares por tubo) contendo 10 ml de água destilada cada. Metade dos tubos contendo os discos foliares obtidos foi destinada a elaboração de uma amostra controle, que permaneceu em temperatura ambiente. Enquanto que a outra metade foi submetida a aquecimento em banho-maria à temperatura de $56^\circ\text{C} \pm 1$ por um

período de 30 min. Após findado o tempo de preaquecimento, seguiu-se para o processo de maceração das amostras, como o descrito anteriormente para extração da clorofila e leitura em espectrofotômetro. O IEC obtido foi calculado subtraindo-se o valor da absorbância (no comprimento de onda de 660 nm) da amostra preaquecida ($56^{\circ}\text{C}\pm 1$) em relação a absorbância da amostra controle (temperatura ambiente).



Figura 3. Aferição dos dados de fluorescência do fotossistema II utilizando-se de um fluorômetro digital (FSII) portátil (FluorPen FP100) e clips de aclimatação ao escuro. Foto: Valdir Ribeiro.

3.6 Fluorescência do fotossistema II (FSII)

A relação F_v/F_m ($F_v/F_m = F_m - F_0/F_m$) foi obtida com o auxílio de um fluorômetro digital portátil modelo Fluor Pen FP100 (Photon System Instruments, Brno, República Tcheca) (Figura 3). Nas medições, foram utilizadas duas folhas por planta, as quais foram marcadas e acompanhadas quinzenalmente ao longo do experimento (entre as 09:30 e 11 horas da manhã).

3.7 Determinação da permanência foliar

A permanência foliar (PF) foi mensurada por meio de observações diretas nas folhas, registro das datas de nascimento (DN) e de perda (DP) de cada folha durante o período de 580 dias entre os meses de abril de 2019 a setembro de 2020. As observações consistiram de intervalos periódicos de 15 dias, sendo também efetuada a contagem do número de folhas e folíolos presentes em cada planta. A permanência foliar média de cada tratamento foi obtida dividindo-se o somatório das diferenças entre DP e DN pelo número total de DP (nDP) observados para todas as plantas, conforme equação descrita a seguir:

$$PF = \frac{\sum(DP - DN)}{nDP}$$

Onde PF é a permanência foliar; DN é a data de nascimento da folha; DP é a data de perda da folha; e nDP é o número total de folhas perdidas em cada tratamento.

As folhas que nasceram antes do período experimental não foram incluídas no cálculo para obtenção das médias de permanência foliar, uma vez que as suas datas exatas do lançamento das folhas não são conhecidas. Além disso, são folhas que se expandiram fora das condições e períodos empregados nos tratamentos do presente estudo.

3.8 Determinação dos carboidratos totais

As proporções de carboidratos totais foram determinadas utilizando-se a metodologia clássica de Dubois *et al.* (1956), em que foram utilizadas duas folhas totalmente expandidas por planta de cada tratamento. O material coletado foi levado ao laboratório para a extração dos açúcares solúveis totais. A extração foi feita em etanol 80% a 60°C e, sendo, em seguida, centrifugada por 15 min a 4000 rpm. Após o a centrifugação, o precipitado foi então submetido à purificação, por meio de uma solução aquosa de clorofórmio na proporção de 1:1 (v/v), com auxílio de um funil, até o completo isolamento das fases. Para extração dos açúcares solúveis totais foi utilizado o precipitado e, para a extração do amido, o sobrenadante foi ressuspense em solução de 0,5N de NaOH. Por fim, para a extração de ambos, foi utilizado o fenol em solução de 5% de ácido sulfúrico, sendo as absorbâncias lidas em espectrofotômetro (SP-2000 UV, Shanghai Spectrum, Shanghai, China) no comprimento de onda de 490 nm, usando-se como padrão a glicose (Sigma Chemical), de acordo com Passos (1996).

3.9 Determinação da densidade estomática e espessura foliar-

Ao final do experimento, foram estimadas as densidades estomáticas (DE) de cada indivíduo. Para tanto, obteve-se impressões da superfície foliar da região mediana, próximo à nervura central, em duas folhas por planta e duas impressões por folha. As impressões foram obtidas com o auxílio de esmalte de unha incolor e analisadas em microscópio óptico em aumento de 400x (Leica DM500, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). As amostras foram então fotografadas e a contagem das impressões estomáticas foram feitas com o auxílio do software ImageJ (v.1.53g, 2020). As estimativas de DE foram realizadas por meio da divisão do número de estômatos observados pela área do campo de visão na objetiva de 40x do microscópio (Leica DM500, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) que equivale à área de

0,1886 mm². Também foram medidas as espessuras de todas as folhas do tratamento utilizando-se um paquímetro digital com resolução de 0,01 mm (Mitutoyo, Sul Americana, São Paulo, Brasil).

3.10 Área foliar específica e determinação de alocação de massa seca na planta

Ao final do experimento, foram determinadas a massa seca foliar (MSF), massa seca caulinar (MSC), massa seca radicular (MSR), massa seca total (MST), a área foliar (AF), a área foliar específica (AFE) e a alocação de massa seca para as partes individuais da planta (alocação de massa foliar: AMF; alocação de massa caulinar: AMC; alocação de massa radicular: AMR), razão parte aérea/raiz (PA/R) e incremento em massa seca total (Δ MST).

As medições de área foliar (AF) foram realizadas utilizando-se um medidor de área foliar (LI-3050, Li-Cor, NE, EUA). A área foliar específica foi estipulada utilizando-se a razão AF/MSF, a massa foliar específica (MFE) pela razão MSF/AF e o tamanho médio foliolar (TMFol) foi estipulado como AF dividida pelo número de folíolos (NFol). O TMFol foi calculado apenas nos folíolos nascidos durante o período experimental.

3.11 Alometria, taxas de crescimento absoluto e acúmulo em massa seca

A altura da planta, comprimento e largura do folíolo médio, e o diâmetro do caule foram mensurados quinzenalmente e ao longo do experimento. Os três primeiros foram mensurados com o auxílio de régua milimétrica, enquanto que o diâmetro do caule foi medido com o auxílio de um paquímetro digital com resolução de 0,01 mm (Mitutoyo, Sul Americana, São Paulo, Brasil), à altura de 6 cm a partir do coleto.

As taxas de crescimento absoluto em altura (TCA-a), as taxas de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-d), as taxas de crescimento relativo em altura (TCR-a) e as taxas de crescimento relativo em diâmetro (TCR-d) foram calculadas conforme Hunt (1982):

$$TCA = \frac{Y_2 - Y_1}{t_2 - t_1} \quad e \quad TCR = \frac{\ln Y_2 - \ln Y_1}{t_2 - t_1}$$

Onde Y_2 é a mensuração final (altura ou diâmetro); Y_1 a mensuração inicial (altura ou diâmetro); t_1 é o tempo inicial do experimento e t_2 o tempo final, \ln o logaritmo natural.

O acréscimo em massa seca foi estipulado como a diferença entre MST2- MST1. Onde

MST1 se constituiu da massa seca no período inicial do experimento e MST2 da massa seca ao final do experimento. A MST foi obtida somando-se as massas MSF, MSC e MSR após secagem em estufa a 80°C para as folhas e 100°C para os caules e as raízes, os quais foram, em seguida, pesados em uma balança semianalítica (BL 32004, Shimadzu, Kyoto, Japão). A AMF, AMC, AMR e a razão parte aérea/raiz (PA/R) foram calculadas com base na MST obtida.

3.12 Potencial hídrico foliar e conteúdo de água da planta

O potencial hídrico da folha (Ψ_f) foi mensurado com o auxílio de uma Bomba de Scholander modelo Pump-Up Chamber (PMS Instrument Co., UTAH, USA). Foram removidas duas folhas do terço superior da copa de cada muda, as quais foram prontamente levadas à bomba de Scholander para a aferição do Ψ_f . Para critério de comparação entre os Ψ_f máximo e mínimo da folha, este processo foi medido nos horários de 05: 00h (antes do amanhecer), máximo de turgescência foliar, e ao meio dia (12: 00h), mínimo de turgescência foliar.

O conteúdo de água da planta (CA) foi obtido pela diferença entre as massas frescas e as massas secas de cada planta/órgão vegetal, sendo representada como porcentagem do peso fresco da planta/órgão em questão. Assim, o conteúdo de água do caule (CAC) foi obtido subtraindo-se a massa seca caulinar (MSC) da massa fresca caulinar (MFC) e a diferença foi expressa como porcentagem da MFC. O conteúdo de água foliar (CAF) foi obtido subtraindo-se a MSF da MFF e a diferença foi expressa como porcentagem da MFF. O conteúdo de água da raiz (CAR) foi obtido subtraindo-se a MSR da MFR e a diferença foi expressa como porcentagem da MFR. O conteúdo de água total (CAT) foi obtido subtraindo-se a MST da MFT e a diferença foi expressa como porcentagem da MFT.

3.13 Delineamento experimental e análises estatísticas

O experimento foi inteiramente casualizado, sendo dividido em um tratamento controle, a pleno sol, e três tratamentos (T_{Ctrl} -1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T1-800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T2-200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e T3-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), compostos por 10 repetições cada. Os dados obtidos foram testados utilizando-se análise de variância de um fator (One-way ANOVA) e, quando houve diferença entre os tratamentos, um teste de Tukey foi aplicado para a separação das médias. Para observar se houve relação entre os parâmetros avaliados, foi utilizado a correlação de Pearson. As análises estatísticas foram realizadas utilizando pacotes estatísticos Statistica 7.0 (Statsoft, Inc.

2004). Para a confecção dos gráficos utilizou-se Sigma plot 11.0 (Systat Software, Inc. 2008).

4. RESULTADOS

4.1 Condições microclimáticas

As médias gerais de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) observadas para cada tratamento no período experimental foram de $15,65 \pm 7,90 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para o tratamento T_{Ctrl} ($1500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a céu aberto, média máxima $2037 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), $5,59 \pm 3,69 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para o tratamento T1 ($800 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, média máxima $1166 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), $1,29 \pm 0,68 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para o tratamento T2 ($200 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, média máxima $375 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e $0,14 \pm 0,36 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para o tratamento T3 ($25 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, média máxima $43 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), conforme pode ser observado na Tabela 1. As temperaturas médias gerais registradas foram de $28,0 \pm 2,7 \text{ } ^\circ\text{C}$ para o T_{Ctrl} , $26,8 \text{ } ^\circ\text{C} \pm 2,7$ para o T1, $27,2 \pm 2,8$ para o T2 e $26,4 \pm 2,4 \text{ } ^\circ\text{C}$ para o T3. Mais detalhes sobre as condições de umidade relativa do ar (UR), RFA e temperatura dos tratamentos estão sumarizados nas Tabelas 1 e 2, respectivamente. Na figura 4 são observadas as variações das médias de RFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ao longo do dia, por meio das coletas em intervalos de 15 min.

Tabela 1. Médias mensais de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) do ano de 2020 para quatro condições de RFA distintas (T_{Ctrl} , T1, T2 e T3).

| | T_{Ctrl} ($\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) | T1 ($\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) | T2 ($\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) | T3 ($\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) |
|---------------|--|---|---|---|
| Janeiro | $8,06 \pm 1,62$ | $7,50 \pm 3,50$ | $0,70 \pm 0,16$ | $0,39 \pm 1,14$ |
| Fevereiro | $9,99 \pm 3,25$ | $7,47 \pm 2,88$ | $0,89 \pm 0,33$ | $0,16 \pm 0,06$ |
| Março | $15,14 \pm 7,80$ | $7,21 \pm 3,47$ | $1,72 \pm 0,90$ | $0,16 \pm 0,08$ |
| Abril | $16,19 \pm 9,38$ | $5,07 \pm 2,79$ | $1,66 \pm 0,96$ | $0,11 \pm 0,06$ |
| Mai | $15,97 \pm 6,52$ | $1,62 \pm 0,80$ | $1,36 \pm 0,56$ | $0,10 \pm 0,05$ |
| Junho | $17,08 \pm 6,33$ | $2,21 \pm 0,63$ | $1,53 \pm 0,55$ | $0,04 \pm 0,02$ |
| Julho | $23,06 \pm 12,02$ | $3,19 \pm 0,98$ | $1,68 \pm 0,85$ | $0,05 \pm 0,02$ |
| Agosto | $23,56 \pm 7,10$ | $7,50 \pm 3,07$ | $1,57 \pm 0,61$ | $0,15 \pm 0,07$ |
| Setembro | $21,74 \pm 7,80$ | $9,42 \pm 4,87$ | $1,22 \pm 0,53$ | $0,19 \pm 0,10$ |
| Outubro | $11,36 \pm 3,53$ | $8,15 \pm 2,92$ | $1,08 \pm 0,41$ | $0,17 \pm 0,07$ |
| Novembro | $8,54 \pm 4,29$ | $6,93 \pm 4,13$ | $0,75 \pm 0,38$ | $0,15 \pm 0,08$ |
| Média de 2020 | $15,65 \pm 7,90$ | $5,59 \pm 3,69$ | $1,29 \pm 0,68$ | $0,14 \pm 0,36$ |

Médias mensais e seus respectivos desvios padrão (\pm) expressos em ($\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Valores obtidos a partir da média da soma total de RFA acumulada durante o dia para cada mês.

Tabela 2. Médias mensais de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa (%) para o ano de 2020. Os tratamentos consistiram em quatro condições distintas de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), o T_{Ctrl} , T1, T2 e T3.

| | T_{Ctrl} ($^{\circ}\text{C}$) | T1 ($^{\circ}\text{C}$) | T2 ($^{\circ}\text{C}$) | T3 ($^{\circ}\text{C}$) | INMET (UR em %) |
|---------------|--|---------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------|
| Janeiro | 27,7 \pm 2,5 | 26,6 \pm 2,5 | 26,3 \pm 1,9 | 27,2 \pm 3,0 | 74,5 \pm 13,6 |
| Fevereiro | 27,8 \pm 2,2 | 26,8 \pm 2,2 | 27,0 \pm 2,3 | 25,8 \pm 2,6 | 75,4 \pm 11,7 |
| Março | 27,9 \pm 2,8 | 26,1 \pm 2,6 | 27,2 \pm 2,7 | 25,6 \pm 1,9 | 76,4 \pm 13,2 |
| Abril | 26,9 \pm 2,4 | 26,0 \pm 2,2 | 25,8 \pm 2,0 | 26,1 \pm 2,4 | 81,0 \pm 11,3 |
| Mai | 27,0 \pm 2,2 | 26,3 \pm 1,8 | 25,9 \pm 1,9 | 26,7 \pm 2,4 | 81,5 \pm 11,2 |
| Junho | 27,6 \pm 2,5 | 26,6 \pm 2,4 | 26,9 \pm 2,6 | 26,4 \pm 1,9 | 76,2 \pm 13,4 |
| Julho | 28,7 \pm 2,6 | 27,0 \pm 2,7 | 28,2 \pm 3,2 | 27,3 \pm 2,8 | 67,7 \pm 15,7 |
| Agosto | 29,4 \pm 3,1 | 27,9 \pm 3,3 | 28,3 \pm 3,4 | 26,1 \pm 2,2 | 62,4 \pm 15,1 |
| Setembro | 29,2 \pm 3,2 | 28,0 \pm 3,2 | 28,8 \pm 3,4 | 25,9 \pm 1,8 | 65,7 \pm 15,4 |
| Outubro | 27,9 \pm 2,6 | 26,5 \pm 2,6 | 27,3 \pm 2,7 | 26,0 \pm 1,9 | 74,6 \pm 12,4 |
| Novembro | 27,5 \pm 2,6 | - | 26,8 \pm 2,4 | 27,0 \pm 2,4 | 77,7 \pm 13,1 |
| Geral p/ 2020 | 28,0 \pm 2,7 | 26,8 \pm 2,7 | 27,2 \pm 2,8 | 26,4 \pm 2,4 | 74,3 \pm 14,5 |

Médias mensais e seus desvios padrão (\pm) expressos em graus célsius ($^{\circ}\text{C}$). As médias do T_{Ctrl} são oriundas da estação climatológica do INMET para Manaus, as demais médias foram coletadas utilizando-se um sensor térmico ligado a um *datalogger* TR-52s.

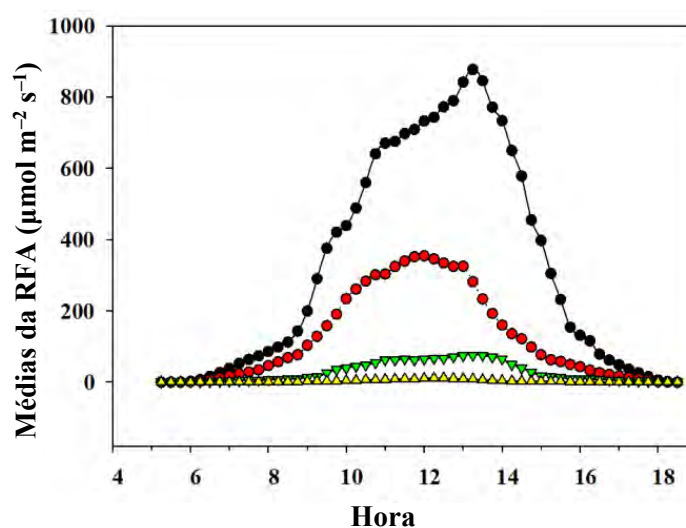


Figura 4. Variação das médias de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no decorrer do dia para os tratamentos T_{Ctrl} ao T3, com intervalos de 15 min. Simbologia: círculos pretos (\bullet) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (\bullet) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (∇) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (Δ) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

4.2 Permanência foliar

O número médio de folíolos e folhas lançados ao longo do tempo foram influenciados pela RFA (Figura 5 A, B). O tratamento T3 chegou ao final do experimento com quase ou nenhum ganho de biomassa em geral, além do número de folhas perdidas ter alcançado um valor bem próximo do número geral de folhas nascidas para este tratamento, ou seja, 56 folhas perdidas em oposição às 83 folhas nascidas (Tabela 3).

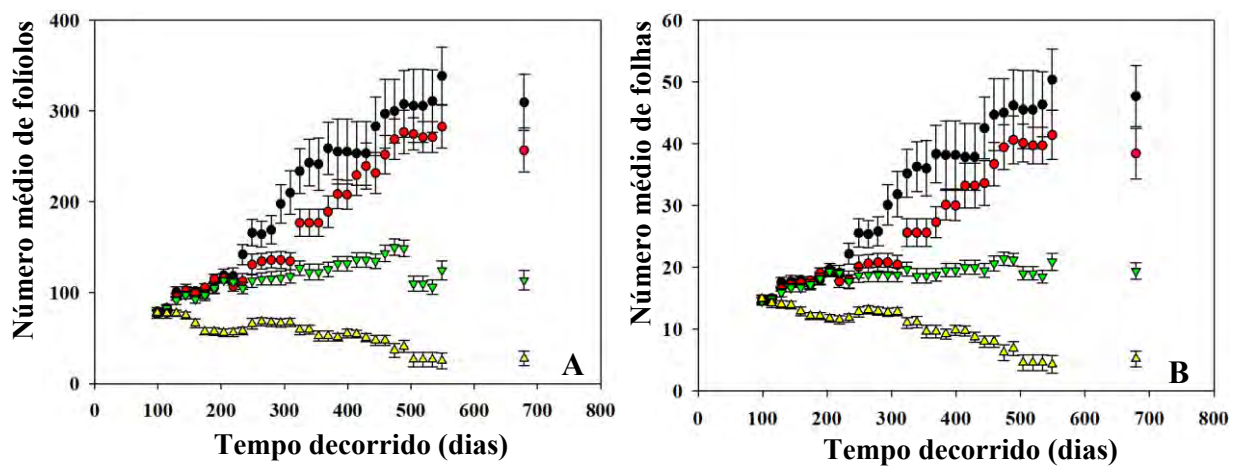


Figura 5. Representação da quantidade de folhas e folíolos dos tratamentos T_{Ctrl} ao T3 no decorrer do período experimental de 580 dias, com intervalos de 15 dias. O dia zero representa a data em que as mudas foram submetidas aos tratamentos de sombreamento. A- Número médio de folhas por tratamento. B- Número médio de folíolos por tratamento. Simbologia: círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Os tratamentos de maior RFA (T_{Ctrl} e T1) foram os que apresentaram maior número de folhas emitidas e período de permanência foliar. O aumento do sombreamento levou à redução gradual do lançamento de folhas novas e do tempo de permanência foliar. No entanto, o número de folhas perdidas apresentou respostas irregulares, ou seja, não foram gradualmente proporcionais ao aumento do sombreamento, sendo maiores no T_{Ctrl} e T2 (Tabela 3).

Tabela 3. Número de folhas emitidas, número de folhas perdidas e o tempo de permanência foliar (em dias) para os tratamentos (T_{Ctrl}-1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Cada valor representa a média (\pm = desvio padrão, n= 10)

| | T _{Ctrl} | T1 | T2 | T3 |
|--------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|
| PF | 332,1 \pm 199a | 318,3 \pm 109a | 200,5 \pm 154b | 149,5 \pm 127b |
| Ganho foliar | 543a | 450a | 189b | 83b |
| Perda foliar | 32ab | 76a | 21b | 56ab |

Nas colunas, médias seguidas por letras diferentes indicam diferença significativa segundo o teste de Tukey ao nível de $p \leq 0,05$.

A Figura 6 representa o número de folhas perdidas em função da idade foliar (em dias), enquanto que a Figura 7 apresenta o tempo para a queda foliar em associação com a idade foliar (ambos em dias). Comparando os dados aqui discutidos com os dos gráficos da Figura 6, nota-se que o T1 foi o tratamento que perdeu mais folhas, mesmo tendo nascido menos folhas que o tratamento T_{Ctrl}, perdendo bastante folhas do início ao final do experimento. No entanto, proporcionalmente ao número de folhas nascidas, o T_{Ctrl} foi o que apresentou menor e o T3 o que apresentou maior perda foliar, com o T3 perdendo quase que o mesmo número de folhas nascidas (56 de 86 folhas). A ausência de representantes do T3 no gráfico de permanência foliar da figura 6D representa a baixa quantidade de folhas presentes nas suas plantas no final do experimento. Estatisticamente, não houve diferenças significativas para a permanência foliar entre o T_{Ctrl} e do T1 e nem entre o T2 e o T3, mas houve diferenças entre a dos dois últimos e os dois primeiros ($p < 0,001$).

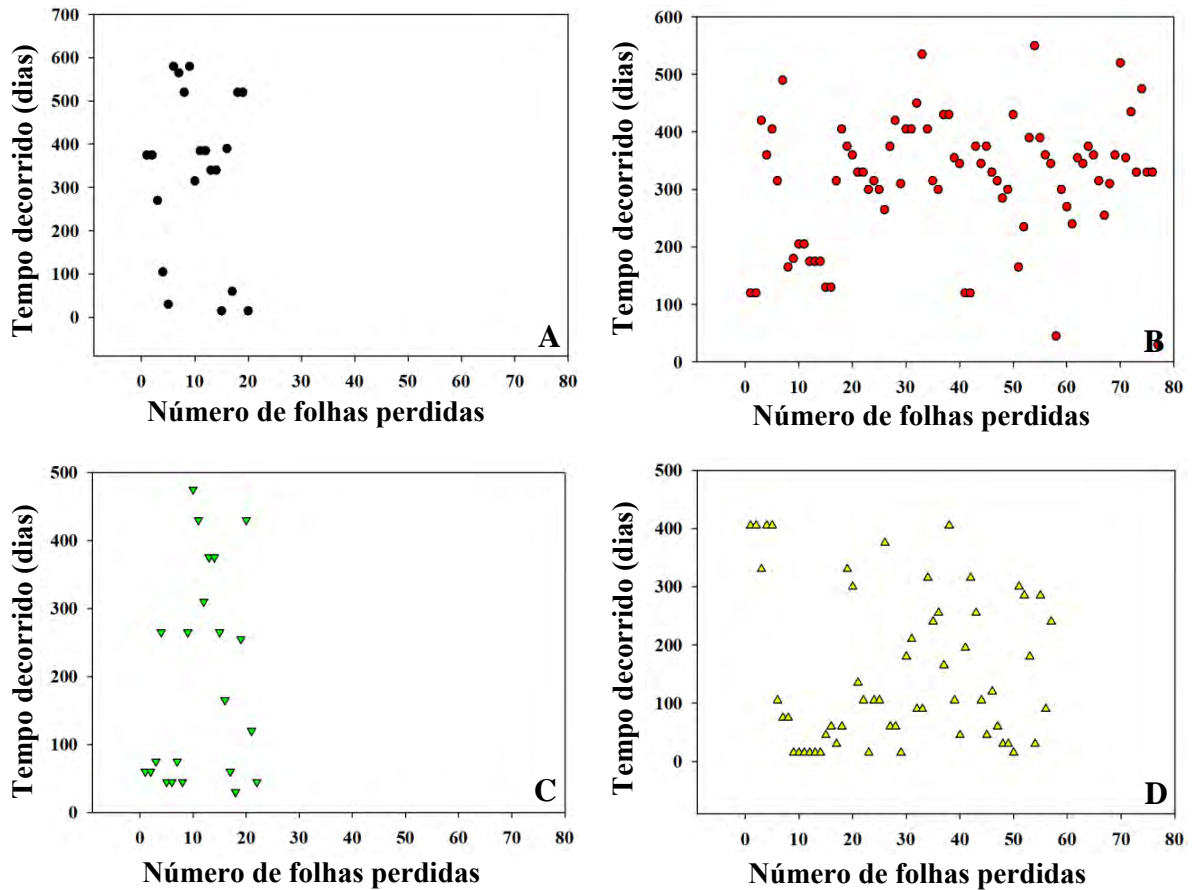


Figura 6. Tempo transcorrido para a queda foliar em função do número de folhas perdidas a partir do início da mensuração (24/04/2019). Simbologia: A- círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), B- círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C- triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), D- os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

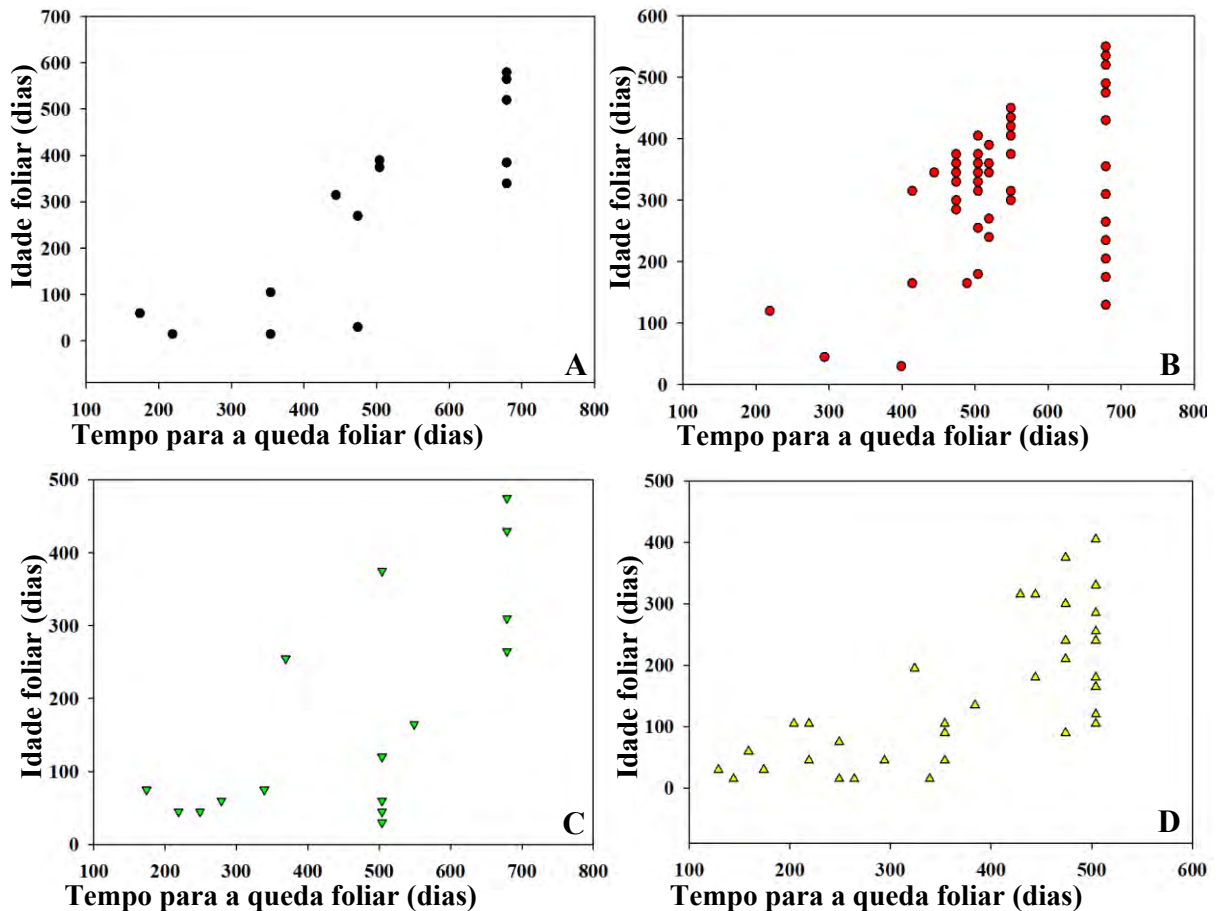


Figura 7. Idade foliar (dias) em função do tempo transcorrido para a queda foliar (em dias) a partir do início da mensuração (24/04/2019). Simbologia: A- círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), B- círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C- triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), D- os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

4.3 Potencial hídrico da folha (Ψ_f) e conteúdo de água da planta (CA)

O T3 apresentou menor potencial hídrico foliar (Ψ_f) para as aferições realizadas às 5:00h da manhã e foi significativamente ($p \leq 0,001$) diferente dos demais tratamentos (T_{Ctrl} , T1 e T2) de RFA. No entanto, para os valores mensurados ao meio dia, o Ψ_f foi progressivamente mais baixo para os tratamentos submetidos aos níveis de RFA (T1, T2 e T3), sendo que o T3 ($-0,96 \pm 0,16$) e o T_{Ctrl} ($-0,39 \pm 0,10$) foram significativamente diferentes entre si ($p < 0,001$) e entre os demais tratamentos (T1 e T2). O T3 apresentou maior variação entre o Ψ_f (05:00 h) e o Ψ_f (12:00 h), sendo que o Ψ_f (12:00 h) foi cerca de 220% menor do que o observado pela manhã (05:00 h), já o T1 e o T2 apresentaram, respectivamente, Ψ_f de 207 e 198% menores que os observados para 05:00 h e, dentre todos os tratamentos, o T_{Ctrl} foi o que apresentou menor

variação (Ψ_f $-0,20$, manhã; Ψ_f $-0,39$, meio-dia), sendo o Ψ_f (12:00 h) 93% menor do que o observado as 05:00 h (Tabela 4). Foi observado correlação positiva entre a densidade estomática (DE) e o Ψ_f observado às 12:00 h ($r= 0,681$; $p < 0,001$).

Tabela 4. Disposição comparativa do potencial hídrico foliar medido pela manhã e ao meio-dia (Ψ_f), do índice de estabilidade da clorofila (IEC) e do conteúdo de água do caule (CAC), da raiz (CAR), da folha (CAF) e total da planta (CAT) para quatro condições distintas de radiação fotossinteticamente ativa (T_{Ctrl} -1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

| | T_{Ctrl} | T1 | T2 | T3 |
|--------------------|-------------------|-------------------|-------------------|--------------------|
| Ψ_f (05: 00h) | $-0,20 \pm 0,04a$ | $-0,21 \pm 0,04a$ | $-0,23 \pm 0,04a$ | $-0,30 \pm 0,06b$ |
| Ψ_f (12: 00h) | $-0,39 \pm 0,10a$ | $-0,65 \pm 0,12b$ | $-0,70 \pm 0,23b$ | $-0,96 \pm 0,16c$ |
| IEC | $0,09 \pm 0,09a$ | $0,05 \pm 0,09^a$ | $0,05 \pm 0,12a$ | $0,03 \pm 0,08a$ |
| CAC | $65,03 \pm 3,60a$ | $65,83 \pm 0,95a$ | $68,51 \pm 0,68a$ | $32,82 \pm 9,56b$ |
| CAR | $73,25 \pm 1,48a$ | $72,75 \pm 0,98a$ | $73,31 \pm 0,71a$ | $23,18 \pm 10,59b$ |
| CAF | $67,99 \pm 1,27b$ | $70,31 \pm 2,22b$ | $74,75 \pm 1,74a$ | $76,35 \pm 6,30a$ |
| CAT | $63,87 \pm 2,20a$ | $61,76 \pm 1,42a$ | $64,16 \pm 0,87a$ | $31,33 \pm 10,12b$ |

O potencial hídrico da folha (Ψ_f) está representado em mega pascal (MPa), o conteúdo de água está expresso em porcentagem. Nas colunas, médias seguidas por letras diferentes indicam diferença significativa segundo o teste Tukey ao nível de $p \leq 0,05$.

O índice de estabilidade da clorofila (IEC) não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos (T_{Ctrl} , T1, T2 e T3) avaliados no presente estudo (Tabela 4). Já as variáveis do conteúdo de água do caule (CAC), da raiz (CAR) e total (CAT) não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos T_{Ctrl} , T1 e T2, mas foram significativamente maiores do que as apresentadas para o T3 ($p < 0,001$) (Tabela 4). As médias do conteúdo de água da folha (CAF) não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos T_{Ctrl} e T1, nem entre os tratamentos T2 e T3, estes dois últimos, no entanto, foram significativamente maiores do que os dois primeiros ($p < 0,001$) (Tabela 4).

4.4 Pigmentos cloroplastídicos

Os níveis de RFA não demonstraram nenhuma influência sobre os valores médios para a relação entre a razão clorofila $a:b$ ($Chl-a/b$), não observando diferença significativa entre os tratamentos (Tabela 5). Já em análise individual entre o teor de $Chl-a$ e $Chl-b$, o tratamento T_{Ctrl} (a pleno sol) apresentou menor teor de $Chl-a$ ($178,5 \pm 33,3$) e $Chl-b$ ($63,3 \pm 14,2$) em relação aos

tratamentos T1, T2 e T3, sendo que a *Chl-a* do T_{Ctrl} foi significativamente diferente dos tratamentos T1, T2 e T3 ($p < 0,001$) sendo 25% menor do que o valor apresentado para o tratamento T2 (*Chl-a* $236,8 \pm 34,7$) (Tabela 5). O teor relativo de clorofila (SPAD) não apresentou diferença significativa entre os tratamentos T_{Ctrl} e T3, no entanto, estes foram significativamente diferentes do T2 e do T1, sendo que esses últimos também foram diferentes entre si ($p < 0,001$) (Tabela 5).

Para a clorofila total (*Chl-a+b*) não houve diferença significativa entre os tratamentos (T1, T2 e T3), mas houve diferença ($p \leq 0,001$) ao compará-los com o tratamento controle a céu aberto (T_{Ctrl}) (Tabela 5).

4.5 Teor relativo de clorofila (SPAD)

Houve correlação entre as leituras de SPAD e os teores totais de clorofila (*Chl-a+b*), se correlacionando positivamente com as amostras da extração de clorofila ($r = 0,616$; $p < 0,001$). O T_{Ctrl} apresentou média geral de $41,7 \pm 1,97$, o T1 ficou com a média de $45,3 \pm 2,23$, e o T2 e T3 apresentaram as médias de $51,8 \pm 1,5$ e $42,8 \pm 3,66$, respectivamente. Na figura 8 são mostrados a distribuição das médias do SPAD para os quatro tratamentos do gradiente de luminosidade durante todo o período experimental. Não foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos T_{Ctrl} e T3 para os valores de SPAD, mas foram encontradas diferenças entre ambos e o (T1 e T2), sendo esses dois últimos também diferentes entre si ($p < 0,001$), Tabela 5.

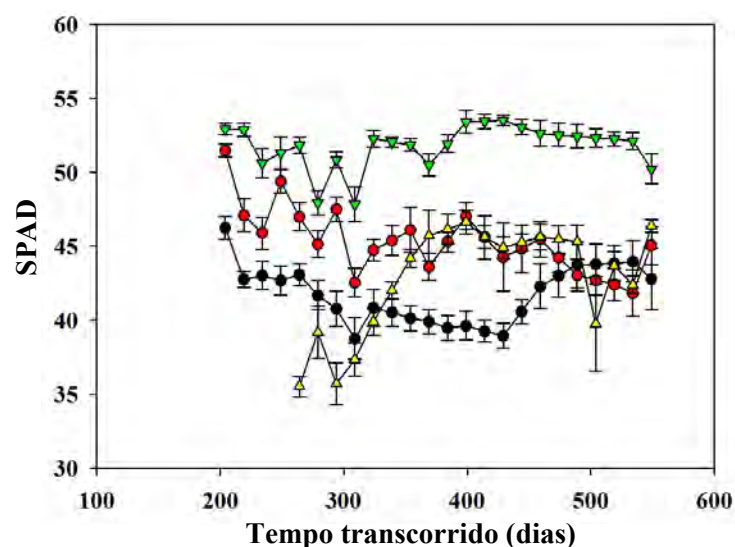


Figura 8. Médias semanais de SPAD para os quatro tratamentos distintos de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (▼)

representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (Δ) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Tabela 5. Concentrações de clorofila-*a* (*Chl-a*), clorofila-*b* (*Chl-b*), clorofila total (*Chl-a+b*), carotenoides (*Car*), e as relações clorofila a/b (*Chl-a/b*) e *Chl-a+b/Car* por área foliar ($\mu\text{mol m}^{-2}$) dos tratamentos sob quatro diferentes condições de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (T_{Ctrl} -1500, T1-800, T2-200, T3-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Cada valor representa a média (\pm = desvio padrão, $n \geq 5,0$)

| | SPAD | <i>Chl-a</i> | <i>Chl-b</i> | <i>Chl-a+b</i> | <i>Chl-a/b</i> | <i>Car</i> | <i>Chl-a+b/Car</i> |
|-------------------------|-------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|------------------------|---------------------------|-------------------------|
| <i>T_{Ctrl}</i> | 41,7 \pm 2,0 <i>b</i> | 178,5 \pm 33,3 <i>b</i> | 63,3 \pm 14,2 <i>b</i> | 241,8 \pm 46,3 <i>b</i> | 2,9 \pm 0,3 <i>a</i> | 81,3 \pm 13,7 <i>b</i> | 3,0 \pm 0,3 <i>b</i> |
| T1 | 45,3 \pm 2,2 <i>c</i> | 239,0 \pm 21,7 <i>a</i> | 80,7 \pm 12,6 <i>a</i> | 319,7 \pm 28,9 <i>a</i> | 3,0 \pm 0,5 <i>a</i> | 101,9 \pm 12,9 <i>a</i> | 3,2 \pm 0,3 <i>ab</i> |
| T2 | 51,8 \pm 1,5 <i>a</i> | 236,8 \pm 34,7 <i>a</i> | 79,5 \pm 16,9 <i>ab</i> | 316,3 \pm 50,3 <i>a</i> | 3,0 \pm 0,3 <i>a</i> | 94,1 \pm 14,4 <i>ab</i> | 3,4 \pm 0,3 <i>a</i> |
| T3 | 42,8 \pm 3,7 <i>b</i> | 254,7 \pm 17,8 <i>a</i> | 92,8 \pm 10,9 <i>a</i> | 347,5 \pm 24,9 <i>a</i> | 2,8 \pm 0,3 <i>a</i> | 104,1 \pm 5,96 <i>a</i> | 3,3 \pm 0,2 <i>ab</i> |

Nas colunas, médias seguidas por letras diferentes indicam diferença significativa segundo o teste de Tukey ao nível de $p \leq 0,05$.

4.6 Eficiência quântica máxima do FSII (Fv/Fm)

Não houve diferenças significativas entre os valores médios de eficiência quântica máxima do FSII (Fv/Fm) para os tratamentos (T_{Ctrl}, T1 e T2) de RFA, mas houve diferença significativa quando comparado com o T3 ($p < 0,001$). As médias do T3 permaneceram abaixo de 0,75 durante todo o período experimental (Figura 9), alcançando média geral de $0,69 \pm 0,09$. O T_{Ctrl}, T1 e o T2 apresentaram as respectivas médias de $0,76 \pm 0,04$, $0,76 \pm 0,03$ e $0,76 \pm 0,03$.

Ao final do experimento, todos os tratamentos apresentaram redução na relação Fv/Fm, no entanto, essa redução foi bem mais acentuada no tratamento T2 (após passado os 450 dias do início do tratamento), que teve suas médias máximas concentradas no segundo terço do período experimental, enquanto que, para os tratamentos T_{Ctrl} e T1, ficaram mais concentradas no terceiro terço do período experimental. Quanto ao T3, embora com valores de Fv/Fm menores que o T_{Ctrl}, o T1 e o T2, este apresentou suas maiores médias bem distribuídas por ambos os períodos citados para o T_{Ctrl}-T1 e para o T3 (Figura 9).

Os tratamentos T_{Ctrl}, T1 e T3 apresentaram correlação positiva entre as suas médias de SPAD e as médias de Fv/Fm para o T_{Ctrl} e T3, respectivamente ($r=0,423$; $p < 0,05$) e ($r=0,747$; $p < 0,001$), e negativa para o T1 ($r= - 0,526$, $p < 0,01$). No entanto, para o tratamento T2, não houve correlação entre essas variáveis.

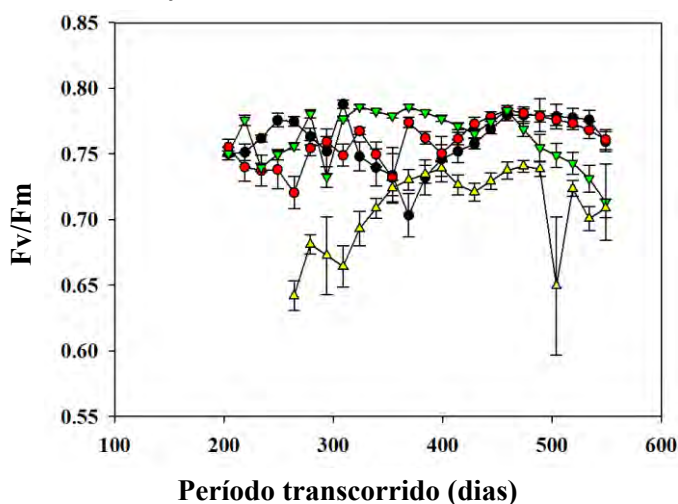


Figura 9. Painel das médias semanais de Fv/Fm por tempo transcorrido (dias) de (2019 a 2020) para as quatro condições de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Simbologia: círculos pretos (●) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (●) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (▼) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (▲) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

4.7 Parâmetros foliares

Os valores médios para a área foliar total (AFT), massa fresca foliar (MFF), massa seca foliar (MSF), massa foliar específica (MFE), espessuras das folhas frescas e secas (EFF e EFS) e número de folhas e folíolos (NF e NFol) foram maiores para os tratamentos de maior irradiância (T_{Ctrl}-1500 e T1-800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), decrescendo à medida que aumenta os níveis de sombreamento (T2- 200 e T3-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Tabela 6). Com exceção do T3, que seu ganho geral de biomassa foi restringido pela baixa quantidade de luz, apresentando queda prematura de suas folhas durante todo o terço final do experimento, o tamanho médio foliolar foi inversamente proporcional ao nível de luminosidade recebido, com o T2 alcançando cerca de 62% à mais do que o T_{Ctrl} (tratamento de menor tamanho foliolar). A área foliar específica (AFE), no entanto, foi proporcional ao nível de sombreamento utilizado, quanto maior o sombreamento utilizado, maior foi a AFE (Tabela 6).

A MFE e EFF correlacionaram-se negativamente com as leituras de SPAD, respectivamente ($r = -0,371$; $p < 0,05$) e ($r = -0,472$; $p < 0,01$), mas não foi encontrado nenhum efeito da EFS e da AFE sobre as leituras de SPAD ($p > 0,05$). Foram observadas correlações positivas entre a MFE e EFF ($r = 0,776$; $p < 0,001$) e entre a MFE e a EFS ($r = 0,847$; $p < 0,001$), A AFE correlacionou-se negativamente com a EFS e EFF ($r = -0,780$; $p < 0,001$) e ($r = -0,779$; $p < 0,001$) respectivamente.

Tabela 6. Médias da área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE), massa foliar específica (MFE), espessura da folha fresca (EFF), espessura da folha seca (EFS), número de folíolos (NFol), número de folhas (NF), tamanho médio foliolar (TMFol), taxa de crescimento absoluto em altura (TCA-a), taxa de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-d), taxa de crescimento relativo em altura (TCR-a), taxa de crescimento relativo em diâmetro (TCR-d), taxa de crescimento relativo em biomassa (TCR), diâmetro (a 6 cm do coleto) e altura da planta para quatro condições de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), o T_{Ctrl}-1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Unidades de medida utilizadas (AFT: m^2 , AFE: $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$, MFE: g m^{-2} , EFF: mm, EFS: mm, TMFol: cm^2 , TCA-a: mm d^{-1} , TCA-d: mm d^{-1} , TCR-a: $\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$, TCR-d: $\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$, TCR: $\text{g kg}^{-1} \text{d}^{-1}$, Altura: cm, Diâmetro: mm, DE: mm^{-2}).

| | T _{Ctrl} | T1 | T2 | T3 |
|----------|--------------------|-------------------|-------------------|--------------------|
| AFT | 0,406±0,148a | 0,423±0,087a | 0,264±0,068b | 0,045±0,036c |
| AFE | 5,835±0,193d | 6,4±0,184c | 6,937±0,522b | 7,665±0,704a |
| MFE | 54,90±2,37a | 46,41±3,59b | 36,47±2,19c | 31,03±8,22c |
| EFF | 0,14±0,0081a | 0,111±0,0043b | 0,104±0,0053bc | 0,097±0,0161c |
| EFS | 0,096±0,0088a | 0,0799±0,0087b | 0,0560±0,0079c | 0,0364±0,0073d |
| NFol | 260,8±98,4a | 256,8±76,8a | 113,7±33,8b | 27,6±25,5c |
| NF | 41,2±14,7a | 38,4±12,89a | 19,4±4,06b | 5,2±3,99c |
| TMFol | 15,75±1,92b | 16,77±1,98ab | 25,48±9,63a | 17,43±12,14ab |
| TCA-a | 1,1215±0,1462b | 1,33155±0,13722a | 0,41448±0,09308c | 0,13429±0,11987d |
| TCA-d | 0,025524±0,003182a | 0,01474±0,002294b | 0,007429±0,00203c | 0,000636±0,000909d |
| TCR-a | 0,012±0,00187b | 0,014±0,00127a | 0,0055±0,00099c | 0,0019±0,0019d |
| TCR-d | 0,00196±0,00025a | 0,00138±0,00017b | 0,00083±0,00019c | 0,000091±0,00013d |
| TCR | 3,72±0,75a | 2,94±0,44b | 1,53±0,38c | 0,084±0,18d |
| Altura | 127,65±9,37b | 139,45±12,63a | 88,30±10,26c | 70,99±4,47d |
| Diâmetro | 21,64±1,86a | 15,47±1,52b | 11,17±1,37c | 7,42±0,77d |
| DE | 113,2±17,45a | 85,896±13,53b | 79,799±11,069b | 75,23±14,86b |

Os valores representam as médias ($N \geq 5,0$), seguidas dos respectivos desvios padrão (\pm). Os tratamentos (T_{Ctrl} – T3) estão classificados de (a - c) pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

4.8 Crescimento da planta

O T_{Ctrl} foi o primeiro a apresentar crescimento de galhos laterais, com duas mudas crescendo galhos já na décima sexta semana após o início do experimento. O T1 apresentou o surgimento de galhos em uma de suas plantas após passadas mais duas semanas, ou seja, ao final da décima oitava semana. O T2 apresentou o surgimento de seu primeiro e único galho somente ao final do experimento (semana 62) e o T3 não chegou a crescer nenhum galho e demonstrava um forte estágio de debilitação (várias das folhas se desprendiam com facilidade e ficavam voltadas para baixo).

Os tratamentos sombreados apresentaram um crescimento em altura proporcional ao aumento dos níveis de luminosidade, no entanto, o T1 demonstrou maior taxa de crescimento absoluto em altura (TCA-a), apresentando uma altura média 9% maior do que a apresentada no tratamento T_{Ctrl}. Essa diferença foi também evidenciada na taxa de crescimento relativo em altura (TCR-a), a qual apresentou cerca de 17% à mais para o crescimento em altura do T1 quando comparado ao T_{Ctrl}. As TCA-a e TCR-a também foram significativamente diferentes entre todos os tratamentos (T_{Ctrl}, T1, T2 e T3), ($p < 0,001$) (Tabela 6).

As condições do T1 parecem ter causado um maior alongamento internodal, o qual resultou no maior tamanho em altura para o tratamento em questão (139,5 cm do T1 contra 127,7 cm do T_{Ctrl}, à pleno sol). O fato de o mesmo efeito não ter sido observado nas demais plantas sob níveis mais densos de sombreamento sugere que o nível de RFA do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) representa o valor máximo de restrição luminosa sob o qual esse efeito pode ser observado para as mudas de *C. pentandra* estudadas, ou, pelo menos, que esse limite máximo de restrição luminosa seja um valor intermediário entre o T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e o T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), sendo esse mais próximo da RFA experimentado pelo T1 do que do T2.

Na Figura 10, está representado a variação das médias de altura e diâmetro de cada tratamento no decorrer do período experimental. Note que, na Figura 10A, a altura do T2 permanece um pouco acima, mas proximamente paralela à do T3, já o T_{Ctrl} demonstra o mesmo comportamento com o T1, mas é ultrapassado por este último por volta de 350 dias após o início do experimento (Figura 10A).

O diâmetro do caule se comportou de forma mais homogênea (Figura 10B) e foi inversamente proporcional à densidade do sombreamento, sendo máximo no T_{Ctrl} (21,64 mm) e mínimo no T3 (7,42 mm). Os quatro tratamentos (T_{Ctrl}, T1, T2 e T3) apresentaram diferenças significativas para as taxas de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-d) ($p < 0,001$) e de crescimento relativo (TCR-d) ($p < 0,001$) (Tabela 6).

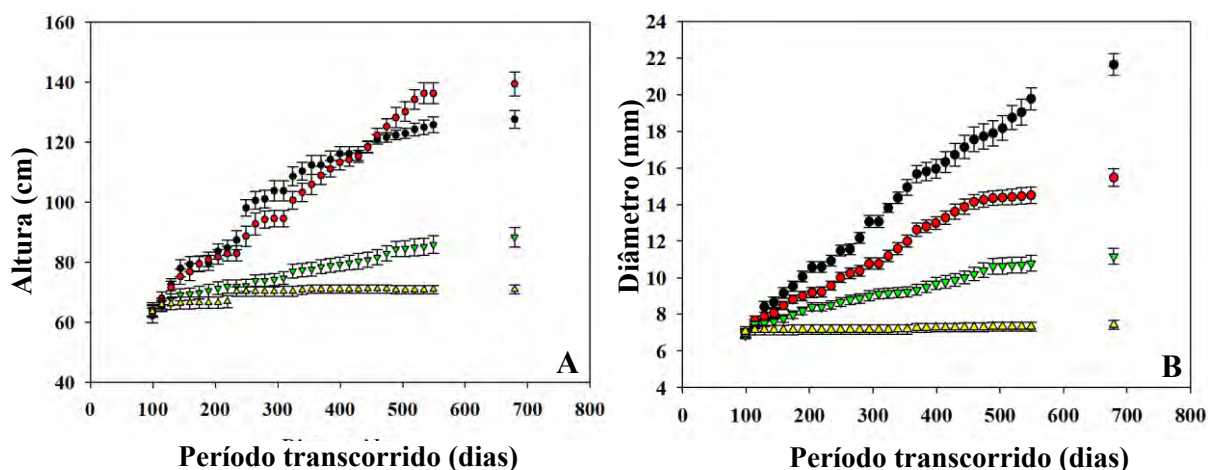


Figura 10. Altura e diâmetro da planta para os tratamentos T_{Ctrl} a T3 no decorrer do período experimental de 580 dias, com intervalos de 15 dias. A- Altura da planta. B- Diâmetro do coleto a 6 cm do solo. Círculos pretos (\bullet) denotam as médias do tratamento T_{Ctrl} ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), círculos vermelhos (\bullet) denotam as médias do T1 ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), triângulos verdes (∇) representam as médias do T2 ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e os triângulos amarelos (Δ) denotam as médias do T3 ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), o espaço sem dados (linha pontilhada) corresponde aos dias em que estavam sendo executadas as análises laboratoriais finais.

De forma similar, as taxas de crescimento relativo em massa (TCR em $\text{g kg}^{-1} \text{d}^{-1}$) também apresentaram diferenças significativas entre todos os tratamentos ($p < 0,001$). Em termos de valores médios, o T_{Ctrl} obteve a média de $3,72 \pm 0,75 \text{ mm}$, o T1 ficou com a média de $2,94 \pm 0,44 \text{ mm}$, o T2 com $1,53 \pm 0,38 \text{ mm}$ e o T3 com a média de $0,084 \pm 0,18 \text{ mm}$, (Tabela 6). A TCA-a foi de $1,12 \pm 0,15 \text{ mm}$ para o T_{Ctrl} , $1,33 \pm 0,14 \text{ mm}$ para o T1, $0,41 \pm 0,09 \text{ mm}$ para o T2 e $0,13 \pm 0,12 \text{ mm}$ para o T3, enquanto que a TCA-d foi maior para o T_{Ctrl} e regrediu na medida em que o sombreamento foi aumentado. O T_{Ctrl} apresentou $0,025 \pm 0,003 \text{ mm}$, o T1 ficou com $0,014 \pm 0,0023$, o T2 com $0,0074 \pm 0,002$ e o T3 com $0,0006 \pm 0,0009 \text{ mm}$ por dia.

A TCR-a foi de $0,012 \pm 0,0019 \text{ mm}^{-1}$ para o T_{Ctrl} , $0,014 \pm 0,0013 \text{ mm}^{-1}$ para o T1, $0,005 \pm 0,001 \text{ mm}^{-1}$ para o T2 e $0,002 \pm 0,002 \text{ mm}^{-1}$ para o T3, enquanto que a TCR-d foi maior para o T_{Ctrl} e regrediu na medida em que o sombreamento foi aumentado. Dessa forma, o T_{Ctrl} ficou $0,002 \pm 0,0002 \text{ mm}^{-1}$, o T1 ficou com $0,0014 \pm 0,0002 \text{ mm}^{-1}$, o T2 com $0,0008 \pm 0,0002 \text{ mm}^{-1}$ e o T3 com $0,00009 \pm 0,0001 \text{ mm}^{-1}$ por dia.

4.9 Incremento em biomassa

As médias do incremento da massa seca foliar (ΔMSF) e de massa seca foliar total

(MSF) do T_{Ctrl} e do T1 (tratamentos com maiores irradiâncias) foram maiores que as médias do T2 e T3, sendo ambas significativamente diferentes ($p < 0,001$) dos demais tratamentos (T2 e T3), mas estatisticamente iguais entre si (T_{Ctrl} e T1). O T3 também foi estatisticamente diferente do T2 para Δ MSF e MSF ($p < 0,001$) (Tabela 7).

O incremento em massa seca caulinar (Δ MSC), a massa seca caulinar (MSC), incremento em massa seca radicular (Δ MSR), massa seca radicular (MSR), incremento em massa seca total (Δ MST) e a massa seca total (MST) obtidas para os tratamentos T_{Ctrl}-T3 seguiram um mesmo padrão, os tratamentos T2 e T3 foram estatisticamente iguais entre si, mas significativamente diferentes do T_{Ctrl} e do T1, sendo que esses dois últimos também apresentaram diferenças significativas entre si ($p < 0,001$) (Tabela 7).

A razão parte aérea/raiz (PA/R) foi significativamente maior no T_{Ctrl} quando comparado ao T3, porém ambos apresentaram valores significativamente menores aos dos tratamentos T1 e T2 ($p < 0,001$), os quais não apresentaram diferenças significativas entre si. Em relação às médias, o T1 apresentou maior PA/R, seguido do tratamento T2, T_{Ctrl} e T3. O tratamento T_{Ctrl} apresentou PA/R superior em 33% à do tratamento T3, enquanto que o T2 teve PA/R superior em 24% ao do T_{Ctrl}. O T1, por sua vez, teve PA/R superior em 4% à mais que o T2. Enquanto que, para a Δ PA/R do T_{Ctrl} foi 108% à mais em relação ao T3, com a Δ PA/R do T1 sendo 44% maior em relação ao tratamento T_{Ctrl} e a Δ PA/R do T2 sendo 42% à mais que a do que a do T1. A alocação de massa foliar (AMF) foi maior no tratamento T2 (de sombreamento intermediário), seguido dos tratamentos T1, T_{Ctrl} e T3. Em termos de diferenças estatísticas para AMF, o T_{Ctrl} e o T3 apresentaram diferenças significativas entre si e entre os tratamentos T1 e T2 ($p < 0,001$), estes dois últimos, no entanto, não apresentaram diferenças significativas entre eles. Percentualmente analisando, o tratamento T2 foi 11% maior que o T1, o T1 44% maior que o T_{Ctrl}, e o T_{Ctrl} 123% maior que o T3 (Tabela 7).

Tabela 7. Médias da massa seca foliar (MSF, em g), caulinar (MSC, em g), radicular (MSR, em g), total (MST, em g), razão parte aérea/raiz da massa seca (PA/R, em g), incremento em massa seca foliar (Δ MSF, em g), caulinar (Δ MSC, em g), radicular (Δ MSR, em g), total (Δ MST, em g), razão parte aérea/raiz do incremento em massa seca (Δ PA/R, em g), alocação da biomassa seca para biomassa foliar (AMF, em %), caulinar (AMC, em %), radicular (AMR, em %), alocação de biomassa incrementada para a biomassa foliar (Δ AMF, em %), caulinar (Δ AMC, em %) e radicular (Δ AMR, em %) em quatro condições distintas de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), o T_{Ctrl}-1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

| | T _{Ctrl} | T1 | T2 | T3 |
|---------------|-------------------|---------------|--------------|-------------------|
| MSF | 22,3±8,04a | 19,7±4,45a | 9,7±2,77b | 1,26±1,17c |
| MSC | 68,4±17,30a | 38,6±10,18b | 15,1±4,66c | 9,80±2,42c |
| MSR | 47,12±14,47a | 23,84±7,7b | 10,26±2,576c | 7,43±1,16c |
| MST | 160,08±45,07a | 101,75±25,35b | 44,7±11,76c | 20,38±4,4c |
| PA/R | 1,96±0,25b | 2,51±0,38a | 2,42±0,34a | 1,47±0,19c |
| Δ MSF | 20,65±7,97a | 18,06±4,34a | 7,93±2,67b | - 0,39±0,997c |
| Δ MSC | 57,11±16,78a | 27,35±9,44b | 5,0±3,69c | 0,0059±0,0034c |
| Δ MSR | 39,99±14,68a | 16,59±7,61b | 3,01±2,1c | 0,014±0,002c |
| Δ MST | 142,23±45,52a | 83,58±24,82b | 26,64±10,71c | 1,004±2,286c |
| Δ PA/R | 2,04±0,36b | 2,93±0,65b | 4,16±1,21a | - 26,33±71,84c |
| AMF | 13,57±2,25b | 19,51±1,83a | 21,68±2,46a | 6,1±4,73c |
| AMC | 43,5±4,75b | 37,76±2,51c | 33,46±3,65c | 49,54±6,13a |
| AMR | 29,36±2,64b | 23,22±2,80c | 23,18±2,98c | 38,25±4,11a |
| Δ AMF | 14,14±2,33c | 22,02±2,43b | 30,81±5,08a | - 369,19±1444,47d |
| Δ AMC | 41,17±5,51a | 32,27±3,41b | 16,37±9,17 c | - 0,42±1,024d |
| Δ AMR | 27,68±3,31a | 19,28±3,73ab | 10,98±4,94ab | 8,69±28,97b |

Os valores representam as médias ($N \geq 5,0$), seguidas dos respectivos desvios padrão (\pm). Os tratamentos (T_{Ctrl} – T3) estão classificados de (a - c) pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

4.10 Densidade estomática (DE)

As densidades estomáticas (DE) foram maiores nos tratamentos de maior radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (Figura 11), sendo o valor máximo expresso pelo T_{Ctrl} (113,2 mm⁻²), a céu aberto, e regredindo com a redução da RFA incidente T1 (85,896 mm⁻²), T2 (79,799 mm⁻²) e T3 (75,23 mm⁻²) (Tabela 6). Todos os tratamentos (T1, T2 e T3) apresentaram diferenças significativas ($p < 0,001$) em relação ao T_{Ctrl}. A figura 11 ilustra as impressões estomáticas observadas para os tratamentos T_{Ctrl}, T1, T2 e T3. A DE apresentou correlação positiva com a MST ($r=0,677$; $p < 0,001$) e com TCR ($r= 0,605$; $p < 0,001$), (Figura 12A, B). De forma similar, a espessura da folha fresca (EFF), número de folhas (NF) e número de folíolos (NFol) também foram maiores nos tratamentos de maior RFA (Tabela 6).

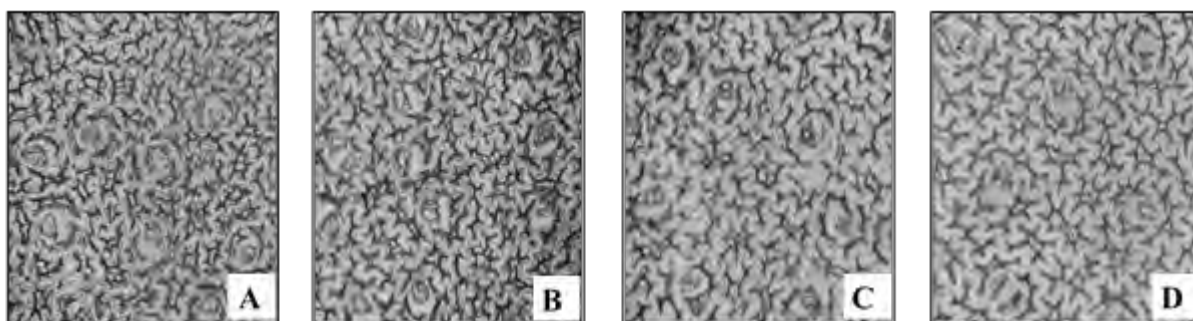


Figura 11. Foto da folha de *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. sob quatro regimes distintos de irradiância. A- Tratamento T_{Ctrl}- (1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); B-Tratamento T1- (800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); C-Tratamento T2-(200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); D- Tratamento T3- (25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Objetiva: 40x; Foto: Valdir C. Ribeiro.

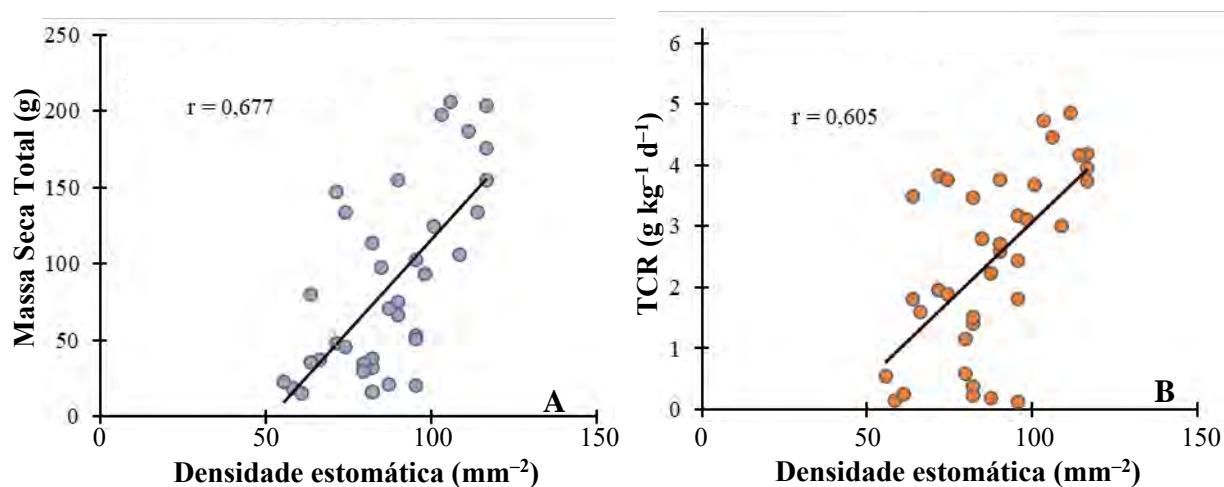


Figura 12. Correlação entre a densidade estomática (DE) e o ganho em massa das plantas do T_{Ctrl}, T1, T2 e T3. A- relação entre a DE e a massa seca total (MST). B- relação entre a TCR ($\text{g kg}^{-1} \text{d}^{-1}$) e a DE.

4.11 Teor total de carboidratos solúveis da folha

O teor de açúcares solúveis totais foi maior para o T1, ficando concentrado de forma mais abundante entre os tratamentos T_{Ctrl}, T1 e T2, os quais não apresentaram diferenças significativas entre si, mas foram significativamente distintos do tratamento T3 ($p < 0,001$) e, em termos de percentagem, o T1 foi 7% maior que o T_{Ctrl}, o T_{Ctrl} foi 4% maior que o T2 e o T2 foi 60% maior que o T3. Enquanto que os açúcares solúveis foram maiores para os dois tratamentos intermediários de sombreamento, T1 e T2, e significativamente diferentes ($p \leq 0,001$) do T_{Ctrl} e T3 (Tabela 8). Assim, percentualmente, os teores totais de açúcar solúvel do T1 foi 12% à mais que o T2, o T2 foi de 26% à mais que o T_{Ctrl} e o T_{Ctrl} foi de 31% à mais que o T3.

O amido foliar se concentrou mais nas plantas dos tratamentos de maior radiação fotossinteticamente ativa (RFA), diminuindo gradativamente de acordo com o aumento dos níveis de sombreamento, sendo que o T_{Ctrl} foi 13% maior que o T1, o T1 foi 10% maior que T2 e o T2 foi 56% maior que o T3. Não houve diferença significativa entre o T2 e os demais tratamentos (T_{Ctrl}, T1 e T3), mas houve diferenças entre o T3 e os tratamentos T_{Ctrl} e T1 ($p < 0,001$), sendo que esses dois últimos não apresentaram diferenças significativas entre si (Tabela 8).

Tabela 8. Teor de açúcares solúveis em quatro regimes distintos de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), T_{Ctrl}-1500, T1-800, T2- 200 e T3- 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Valores de açúcar e amido estão expressos em (g m^{-2}) e (mg g^{-1} de massa foliar). T_{Ctrl} -T3 estão representados em ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de radiação fotossinteticamente ativa.

| | T _{Ctrl} | T1 | T2 | T3 |
|-------------------------------------|-------------------|--------------|-------------|------------|
| Açúcar (g m^{-2}) | 2,2±0,2b | 3,2±0,5a | 2,8±0,5a | 1,7±0,1b |
| Açúcar (mg g^{-1}) | 30,4±2,7b | 48,6±7,3 a | 49,9±14,9a | 30,8±3,0b |
| Amido (g m^{-2}) | 4,4±0,8a | 3,9±0,9a | 3,6±0,8ab | 2,3±0,6b |
| Amido (mg g^{-1}) | 59,8±9,5a | 59,6±11,4 a | 61,8±14,9ab | 41,2±10,9b |
| Açúcar Total (g m^{-2}) | 6,7±0,9a | 7,1±1,2a | 6,4±1,0a | 4,0±0,5b |
| Açúcar Total (mg g^{-1}) | 90,2±9,5a | 108,2±15,3 a | 111,7±25,9a | 72,0±9,4b |

Os valores estão representados em médias ($n \geq 5,0$), seguidas pelos seus respectivos desvios padrão (\pm). Os tratamentos (T_{Ctrl}- T3) estão classificados de (a - c) pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

5. DISCUSSÃO

5.1 Permanência foliar

O fato de o T1 ter apresentado maior perda de folhas e menor tempo de permanência foliar em relação ao T_{Ctrl}, mesmo apresentando uma taxa de nascimento foliar consideravelmente menor que este último, juntamente com o crescimento significativamente maior em altura em relação aos tratamentos T_{Ctrl}, T2 e T3, permite inferir que a senescência foliar, pelo menos para este tratamento em particular, está relacionada a fatores alheios ao acúmulo fótico, o que seria contrário ao sugerido por Marengo *et al.* (2019) para *Pseudobombax munguba*, ou idade foliar (Noodén, 1988; Taiz *et al.*, 2017). Por outro lado, alguns trabalhos têm sugerido o auto-sombreamento causado por folhas em níveis superiores da planta como sendo um agente que desempenha um papel importante na senescência foliar (Ackerly, 1999; Kikuzawa e Lechowicz, 2011), o que seria mais plausível para o T1, que apresentou crescimento vertical ausente de galhos para quase todas suas mudas. De forma similar, estudos abordando predições de alocação otimizada de nitrogênio, baseados em princípios de economia de carbono, assumem que folhas mais velhas são dispensadas quando sombreadas pelas folhas de níveis superiores porque isso aumenta a produtividade geral do dossel (Hikosaka, 2003).

A alta perda de área foliar e o ganho expressivamente menor em MST do T3 (RFA de 0,14 mol m⁻² d⁻¹), juntamente com a sua concentração significativamente menor de açúcares totais, sugerem que as plantas desse tratamento apresentaram forte inanição de carbono em decorrência das condições de baixa RFA que lhes foram impostas, limitando o metabolismo das mudas de *Ceiba pentandra* aqui estudadas. Segundo Marengo e Lopes (2009), folhas de sombra apresentam taxas de respiração maiores em decorrência de suas menores taxas fotossintéticas, ao mesmo tempo em que as taxas respiratórias são também limitadas pela disponibilidade do substrato fonte de carbono (açúcares e amido), o que faz com que plantas em estado de inanição tenham sua respiração reduzida e apresentem menor concentração de açúcares totais (Marengo e Lopes, 2009). Outros trabalhos também citam a inanição de carbono (do inglês “*carbon starvation*”) como sendo o provável responsável pela ausência do enlogamento internodal em plantas de ambientes altamente sombreados, em oposição àquelas que crescem sob sombreamentos mais brandos (Poorter *et al.*, 2019).

5.2 Densidade estomática, potencial hídrico foliar e conteúdo de água da planta

As densidades estomáticas (DE) do presente trabalho (75, 79, 85 e 113 mm⁻² para o T3, T2, T1 e T_{Ctrl}, respectivamente) estão de acordo com os resultados encontrados na literatura, 5 a 1000 mm⁻² (Hetherington e Woodward, 2003). Além de corroborarem com outros estudos que relacionaram o aumento da densidade estomática ao aumento da RFA (Wild e Wolf, 1980; Voleníková e Tichá, 2001), com folhas de alta RFA podendo alcançar mais que o dobro das densidades estomáticas alcançadas por folhas crescidas em baixas luminosidades (Wild e Wolf, 1980). As correlações positivas entre a DE e a TCR ($r=0,605$; $p < 0,001$) e a DE e a MST ($r=0,677$; $p < 0,001$) encontradas no presente trabalho corroboram com as encontradas em outros estudos para a DE e o acúmulo de biomassa (Al Afas, 2006; Sakoda *et al.*, 2020) e demonstram a importância do aumento da DE como mecanismo de adaptação e assimilação de carbono em ambientes de alta RFA em mudas *Ceiba pentandra*. Como observado por Rossatto *et al.* (2010), a regulação estomática se constitui no principal fator limitante à assimilação de carbono em folhas de sombra e de sol (Rossatto *et al.*, 2010).

Além destas correlações e da maior manutenção da turgescência foliar do T_{Ctrl} (evidenciada pela menor diferença entre Ψ_f das 12:00 h e o Ψ_f das 05:00h da manhã), a correlação positiva entre DE e a variação do Ψ_f ($r=0,356$; $p < 0,05$) sugerem que maiores densidades estomáticas podem influenciar positivamente no acúmulo de biomassa (Al Afas, 2006; Sakoda *et al.*, 2020), provavelmente pela sua maior eficiência no uso da água, a qual acredita-se ser proporcionada pelo menor tamanho de seus estômatos, além das demais características envolvidas na melhoria da sinalização química e do transporte de íons entre as células guarda e as demais células (Gerardin *et al.*, 2018; Lawson e Vialet-Chabrand, 2019).

Da mesma forma, as reduções no Ψ_f para os tratamentos submetidos a níveis mais elevados de sombreamento (T1-800, T2- 200, T3-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), juntamente com suas menores densidades estomáticas para esses tratamentos, sugerem uma menor capacidade de regulação da condutância estomática (g_s), possivelmente devido seu maior atraso no fechamento estomático em resposta à variação da RFA observada às 12:00 h em relação à observada 05:00 h (Gerardin *et al.*, 2018).

O fato de o índice de estabilidade da clorofila (IEC) não ter apresentado diferenças significativas entre os tratamentos sugere que não houve ocorrência de estresse hídrico entre os tratamentos do presente estudo. Este método constitui um importante parâmetro para se avaliar o estado fitossanitário e as características físicas do substrato onde a planta está estabelecida, uma vez que essa técnica permite simular, *in vitro*, os processos que levam à degradação desses compostos, como temperaturas elevadas e o déficit hídrico do solo, além de se correlacionar

negativamente com a resistência ao estresse hídrico da planta (Koleyoreas, 1958).

A pouca variabilidade nos parâmetros conteúdo de água total da planta (CAT), conteúdo de água caulinar (CAC) e conteúdo de água radicular (CAR) (Tabela 4) pode ser atribuído ao fato do caule ter maior contribuição para a massa geral da planta (Xue *et al.*, 2016). O baixo CAC do T3 em relação aos tratamentos T_{Ctrl} ao T2 pode ser explicado pela dificuldade de absorção de água pelas raízes, a qual, muito provavelmente, foi agravada pelo baixo déficit de pressão de vapor dos ambientes sombreados utilizados (Marenco e Lopes, 2009) e pela redução precoce da área foliar observada para o tratamento.

Segundo sugerido por Pastur *et al.* (2007), a sobrevivência de plantas suprimidas pela copa pode perdurar até o CAC alcançar o seu nível crítico (algo entre 67 e 77 %), ocorrendo a consequente morte da planta para níveis de CAC abaixo desse limiar (Pastur *et al.* 2007). O T2 apresentou CAC (68%) dentro da faixa estipulada, o T3, porém, apresentou CAC (33%) inferior à metade do limite mínimo (67%), o que indica que o T3 não suportaria as condições de seu tratamento caso fosse dada continuidade ao experimento.

Embora os tratamentos T_{Ctrl} e T1 (respectivamente 65 e 66% de CAC) tenham apresentado CAC inferior ao mínimo (67%) sugerido por Pastur *et al.* (2007), o mesmo não se aplica a esses tratamentos, uma vez que o T_{Ctrl} estava posicionado a pleno sol e as altas taxas de crescimento e acúmulo de biomassa observados para o T1 indicam ausência da supressão de ganho de biomassa de qualquer natureza.

O menor percentual de conteúdo de água foliar (CAF) apresentado para os tratamentos de maiores RFA são, muito provavelmente, resultantes de um processo conjunto de múltiplos fatores, dentre eles está a maior concentração de compostos lignificados e cerosos nas paredes celulares do tecido foliar (biomassa inerte), a exemplo do aumento do tecido xilemático e do espessamento cuticular, os quais são responsáveis por melhorar o suprimento hídrico foliar e permitir o uso mais eficiente da água em condições mais xeromórficas (Marenco e Lopes, 2009). A maior proporção de biomassa inerte na folha é também corroborada pela MFE observada no presente estudo, a qual demonstra maior quantidade de MSF por unidade de área.

5.3 SPAD e pigmentos cloroplastídicos

Apesar de já ser bem estabelecido que aumentos na RFA são frequentemente acompanhados por aumentos na relação clorofila *a:b* (*Chl-a/b*) (Givnish, 1988; Poorter *et al.*, 2019), os níveis de sombreamento aqui observados não obtiveram diferenças significativas

entre os tratamentos (T_{Ctrl} -T3). Além disso, os valores médios para *Chl-a/b* não demonstraram aumento proporcional ao aumento do nível de RFA, pois este efeito somente foi observado quando comparamos os tratamentos dos dois extremos (T_{Ctrl} e T3), máximo e mínimo de RFA, respectivamente. Enquanto que os tratamentos intermediários (T1 e T2) foram os que detiveram o maior aumento para a relação *Chl-a/b*, o que demonstra que a intensidade da RFA pode ser mais determinante no aumento da relação *Chl-a/b* para *C. pentandra* do que a simples presença ou ausência de sombra, uma vez que as respostas de aumento da relação *Chl-a/b* não foram maiores para as plantas do tratamento à pleno sol (T_{Ctrl}).

As diferenças encontradas para *Chl-a+b* entre o T1 e os tratamentos T1-T3 ($p < 0,001$) e a manutenção da proporção de *Chl-a* em relação a *Chl-b* entre todos tratamentos (T_{Ctrl} , T1, T2 e T3), evidenciada pela ausência de diferença significativa para a variável *Chl-a/b* ($P > 0,05$), e o maior acúmulo de biomassa para o tratamento de maior RFA (T_{Ctrl}), demonstram a maior atividade fotossintética por unidade de clorofila apresentada pelas plantas de sol como mecanismo compensatório à menor quantidade de clorofila em relação às plantas de sombra.

Como descrito na literatura, a clorofila-*a* (*Chl-a*) apresentou proporções entre duas a três vezes maiores em relação à clorofila-*b* (*Chl-b*) (Kramer e Kozlowski, 1979). As médias de *Chl-a* e *Chl-b* foram menores para as plantas do T_{Ctrl} (pleno sol), havendo diferenças significativas entre o T_{Ctrl} e os tratamentos (T1, T2 e T3) para a *Chl-a* ($p=0,001$). O T_{Ctrl} apresentou 25% menos *Chl-a* do que o T2 (tratamento de menor teor de *Chl-a*). Para *Chl-b*, houve diferença significativas entre o T_{Ctrl} e os tratamentos (T1, T3) ($p < 0,01$), no entanto, não houve diferença entre (T_{Ctrl} , T1 e T3) e o T2 ($p > 0,05$), os resultados desproporcionais obtidos para *Chl-a* e *Chl-b* ocorrem pelo fato de as clorofilas responderem em proporções diferentes às situações estresse (Kramer e Kozlowski, 1979).

Os resultados aqui encontrados para *Chl-a+b* estão de acordo com os de Quevedo-Rojas *et al.* (2018), para mudas de floresta tropical, e com os de Poorter *et al.* (2019), para plantas lenhosas, onde foi observado que o conteúdo total de clorofila é maior nos ambientes mais sombreados, quando comparados com ambientes de maior RFA. No entanto, o fato de o T1 (com maior RFA) apresentar um índice mais alto de *Chl-a+b* em relação ao T2 (com menor RFA), demonstra que essa resposta depende também de outras variáveis além da quantidade de irradiância recebida pela folha. As correlações lineares positivas entre as leituras de SPAD e de *Chl-a+b* estão de acordo com o reportado para outros estudos (Kumagai *et al.*, 2009; Marengo *et al.*, 2009).

As diferenças entre o tratamento T_{Ctrl} e os tratamentos (T1 e T2) observadas para *Chl-a+b* ($p < 0,001$) também são corroboradas pelas leituras de SPAD ($p < 0,001$), porém, as

leituras de *Chl-a+b* para o T1 e o T2 ($P > 0,05$) não dão suporte às diferenças encontradas entre eles para as leituras de SPAD ($p < 0,001$), nem às semelhanças das leituras de SPAD encontradas entre os T_{Ctrl} e o T3 para *Chl-a+b* ($P > 0,05$). O fato de o T_{Ctrl} (menor teor de clorofila total) ter sido classificado como igual ao T3 (tratamento de maior teor de clorofila total) pelo teste de Tukey para as leituras SPAD, sugere a ocorrência de uma subestimação das leituras de SPAD, a qual pode ser influenciada pela distribuição não uniforme da clorofila no mesofilo foliar (Jesus e Marengo, 2008) e pelas variações no conteúdo de água e espessura da folha (Marengo *et al.*, 2009).

5.4 Fluorescência da Clorofila *a*

Similarmente ao observado por Mendes *et al.* (2019) para ambientes de sol e de sombra, os resultados médios aqui encontrados para a eficiência quântica máxima do FSII ($F_v/F_m = 0,76$) dos tratamentos T_{Ctrl}- (pleno sol), T1- (sombreamento brando) e T2- (sombreamento intermediário) também não apresentaram diferenças significativas entre si, além de estarem dentro dos limites médios (0,75 a 0,85) padronizados para folhas não estressadas (Björkman e Demmig, 1987; Seon *et al.*, 2000). Isso demonstra a ausência de fotoinibição para as plantas dos tratamentos (T_{Ctrl}, T1 e T2). O fato do T3 apresentar os menores valores da relação F_v/F_m (Figura 9) pode parecer contraditório haja vista que esse tratamento recebeu os menores níveis de luminosidade. Por outro lado, em comparação ao T_{Ctrl}, T1 e T2, no T3 a queda foliar ocorreu em tempo menor, o que mostra que as folhas desse tratamento estavam sob maior estresse o que pode ter contribuído para o menor desempenho fotoquímico observado no T3.

Similarmente, Wyka *et al.* (2007) encontraram que a aclimação a ambientes de baixa RFA aumenta o grau de vulnerabilidade a fotoinibição, embora isto não tenha sido testado neste experimento. A variação brusca nas médias de F_v/F_m registrada para o dia 500 na Figura 9 (ponto com alto desvio padrão) ocorreu, muito provavelmente, devido às frequentes variações no número de folhas e folíolos (4 folhas, 26 folíolos) desse tratamento, os quais, devido sua lenta maturação (lento desenvolvimento foliar), frequentemente não estavam em condições fisiológicas (folhas muito novas em comparação aquelas dos outros tratamentos) para serem mensurados.

5.5 Parâmetros foliares

Como observado por McConnaughay e Coleman (1999), a AFE tende a diminuir e a AMR tende a aumentar à medida em que aumenta o nível de RFA. Com exceção da AFE e da EFS, que não tiveram relação com as leituras de SPAD, os resultados aqui encontrados corroboram com aqueles encontrados por Marengo *et al.* (2009), em que a MFE, EFF tiveram efeito nos valores de SPAD. No presente estudo, porém, esse efeito foi negativo. A relação negativa apresentada entre o SPAD e a MFE e EFS, corroboram com os demais dados, pois as folhas mais espessas e de maior MFE estão concentradas no tratamento de maior RFA, o mesmo que apresentou menor quantidade de *Chl-a+b* e, proporcionalmente aos demais pigmentos cloroplastídicos, maior quantidade de carotenoides.

O aumento dos valores médios de área foliar total (AFT), massa foliar específica (MFE), espessuras das folhas frescas e secas (EFF e EFS) e número de folhas e folíolos (NF e NFol) para os níveis mais altos de RFA se deve, dentre outros fatores, ao espessamento do mesofilo (Ashton e Berlyn, 1992) e ao aumento do número de galhos laterais (Poorter *et al.*, 2019), o que traz consigo um maior número de folhas para as plantas que crescem sob ambientes mais ensolarados.

5.6 Parâmetros de crescimento e de incremento em biomassa seca

O maior crescimento em altura apresentado pelo T1 (RFA de $5,59 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) em detrimento do T_{Ctrl} (RFA de $15,65 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, pleno sol), do T2 (RFA de $1,29 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) e do T3 (RFA de $0,14 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), corrobora com o observado por Poorter *et al.* (2019) para os níveis de RFA entre 2 e $50 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, ou seja, plantas crescendo nesses limites de RFA apresentam menor crescimento internodal quando se aumenta o nível de RFA insidente, no entanto, esse crescimento também é menor quando esse regime luminoso é reduzido para menos que $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, o que explica o fato de os tratamentos T2 e T3 também não apresentarem o mesmo aumento em seu crescimento em proporção consecutiva à apresentada pelo T1, quando comparado ao T_{Ctrl} (Poorter *et al.*, 2019). Não obstante, Poorter *et al.* (2019) apontam que o mesmo efeito também ocorre para área foliar individual, o que, no entanto, não foi observado no presente trabalho, pois, apesar de o T1 ter apresentado maior TMFol ($16,77 \text{ cm}^2$) em relação ao T_{Ctrl} ($15,75 \text{ cm}^2$), o T2 (que pertence ao tratamento de RFA abaixo de $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) apresentou TMFol ($25,48 \text{ cm}^2$) ainda maior que o T1, sendo este último ultrapassado em área do TMFol até mesmo pelo T3 ($17,43 \text{ cm}^2$), tratamento de menor RFA ($0,14 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Estes resultados, no entanto, não se opõem aos apresentados por Poorter *et al.* (2019), uma vez que o

presente estudo não apresenta um tratamento de RFA igual a $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (valor onde o crescimento internodal e o tamanho individual da folha seria máximo) para que esse efeito pudesse ser observado em sua maior proporção e pudesse ser comparado com os tratamentos de baixa RFA (T2 e T3) deste trabalho.

O crescimento mais frequente e precoce de galhos laterais para os indivíduos dos tratamentos de maior irradiância observados no presente estudo é explicado pela redução da dominância da gema apical em ambientes de maior RFA, a qual suprime e/ou retarda o surgimento de galhos em plantas crescidas em ambientes sombreados em relação às crescidas à pleno sol (Poorter *et al.*, 2019). Por outro lado, o maior crescimento internodal sob menores condições de RFA, comum em plantas moderadamente tolerantes e intolerantes à sombra (Henry e Aarssen, 1997), juntamente com a produção de folhas maiores, aqui observados para o T1 em relação ao T_{Ctrl} , vem sendo associadas a uma melhor interceptação da luz quando estas crescem de forma adensada com plantas vizinhas que apresentam mais ou menos a mesma altura (Henry e Aarssen, 1997; Poorter *et al.*, 2019). No entanto, se o crescimento internodal não resultar em uma pronta e maior interceptação da luz, essa estratégia logo torna-se inadequada, pois o direcionamento da alocação de biomassa para o alongamento de galhos implica em menores recursos para a produção de folhas novas (Valladares, 2016).

O incremento em diâmetro, embora ocorrido em taxas muito próximas de zero para o tratamento de menor RFA (T3- $0,14 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de RFA), demonstrou ser condizente com o observado em outros estudos, os quais demonstraram balanço positivo de carbono para mudas jovens sob condições luminosas iguais ou inferiores a $1 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (McCree e Troughton, 1966; Baltzer e Thomas, 2005; Pons e Poorter, 2014), sobretudo ao levarmos em consideração o incremento considerável em diâmetro apresentado pelo tratamento T2, o qual obteve ganho de biomassa sob $1,29 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de RFA. Não obstante, a maior assimilação de carbono por unidade de área foliar apresentada para as plantas crescendo sob níveis mais elevados de RFA em detrimento das crescendo em ambientes mais sombreados, e evidenciada aqui pelo maior acúmulo de biomassa seca, corrobora com os resultados de Rossatto *et al.* (2010) para folhas de sombra e de sol e podem estar relacionados ao maior rendimento quântico do FS (II) apresentado por folhas de sol em relação às folhas de sombra (Rossatto *et al.*, 2010).

As taxas negativas de incremento e alocação em biomassa apresentadas para algumas variáveis do tratamento T3 (Tabela 7) são consistentes com os resultados encontrados por Kyereh *et al.* (1997), os quais concluíram que a *C. pentandra* apresenta taxas de crescimento negativas (e.g. maior perda que produção de folhas) quando crescidas sob condições luminosas iguais ou inferiores a 2% da luminosidade recebida a pleno sol (Kyereh *et al.*, 1997).

5.7 Teor total de carboidratos solúveis da folha

Os dados para carboidratos totais apresentados no presente estudo corroboram com a ocorrência de baixos valores da relação F_v/F_m e baixo acúmulo de biomassa para o tratamento T3, demonstrando que as mudas de *Ceiba pentandra* não apresentam uma boa assimilação de carbono para as condições de RFA desse tratamento (luminosidade muito baixa). Segundo Shao *et al.* (2014), baixas condições luminosas acarretam na produção insuficiente de ATP, impactando negativamente a fixação de carbono e a produção de carboidratos.

Sabe-se que em luminosidades muito baixas (menos de $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a proporção máxima de fótons absorvidos é destinada à fixação de carbono na fotossíntese e ao metabolismo de produtos na fotorrespiração (Sage e Pearcy, 2000) e que já é bem consagrado que o aumento da síntese de carboidratos nos órgãos fonte ou o aumento da restrição da capacidade dos órgãos dreno levam ao acúmulo desses fotoassimilados no mesófilo e nas nervuras foliares (Koroleva *et al.*, 1998). No entanto, os processos que envolvem a regulação do deslocamento desses fotoassimilados entre os órgãos fonte-dreno e dreno-fonte ainda não são bem resolvidos. Estudos desenvolvidos por Brunkard e Zambryski (2019), levaram à conclusão de que o transporte via plasmodesmos é positivamente regulado pela luz durante dia, sendo controlado pela ação conjunta do ciclo circadiano e da presença de luz, com pico máximo nas primeiras horas do dia. Esses estudos demonstram que a restrição fotossintética pela baixa quantidade de luz vai além da falta de energia (ATP) para fixação de carbono, podendo também interferir em mecanismos regulatórios secundários à fotossíntese *per se*.

6. CONCLUSÃO

Conclui-se que a sumaúma apresenta baixa tolerância ao sombreamento intenso ($0,14 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, ou um máximo de $43 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), o qual reduz progressivamente o número de folhas e, por consequência, o crescimento em diâmetro. Já mudas mantidas em luminosidade de $1,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ apresentaram um leve aumento na produção foliar com passar do tempo, mas o crescimento em diâmetro ainda foi baixo (taxa de crescimento relativo em diâmetro de $7.4 \text{ } \mu\text{m}$ por dia). Enquanto que as mudas do tratamento controle (mantidas à céu aberto: $15,7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) apresentaram a máxima produção foliar e as taxas máximas de crescimento em diâmetro ($25.5 \text{ } \mu\text{m}$ por dia). O tempo de permanência foliar foi diretamente proporcional ao nível de irradiância, aumentando à proporção que aumentou o nível de luminosidade. Os níveis menores de irradiância tiveram menor acúmulo de biomassa, menor densidade estomática e menor área foliar. Assim, foi concluído que a sumaúma é uma espécie com baixa tolerância ao sombreamento, sendo que quando a muda é mantida a níveis abaixo de $1,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, o seu crescimento é severamente reduzido, ocorrendo simultaneamente à perda foliar.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abou-Elela, M.E.; Orabi M.A.; Abdelkader M.S.; Darwish, F. M. 2015. Phytochemical screening and HPTLC studies of *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. variety pentandra cultivated in Egypt. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* 4: 10–17.

Ackerly, D. 1999. Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. *Oecologia* 119: 300–310.

Al Afas, N.; Marron, N.; Ceulemans, R. 2006. Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (*Populus*) clones in a short rotation coppice culture. *Environmental and Experimental Botany* 58: 279–286.

Almeida, S.M.Z.; Soares, A.M.; Castro, E.M.D.; Vieira, C.V.; Gajego, E.B. 2005. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. *Ciência Rural* 35: 62–68.

Ali, M. 2013. *Climate Change Impacts on Plant Biomass Growth*. 1ra ed. Springer, Dordrecht, 2013, 114pp.

Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Moraes, G.; Leonardo, J.; Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.

Araus, J. L.; Hogan, K. P. 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. *American Journal of Botany*, 81: 726–738.

Ashton, P.M.S.; Berlyn, G.P. 1992. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. *New Phytologist* 121: 587–596.

Baltzer, J.L.; Thomas, S.C. 2005. Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. *American Journal of Botany* 92: 214–223.

Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Dos Santos, F.A.M. 2001. Spatial and temporal variation in the canopy cover in a tropical semi-deciduous forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44: 269–276.

Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual*

Review of Plant Physiology 28: 355–377.

Borchert, R.; Rivera, G.; Hagnauer, W. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34: 27–39.

Brunkard, J.O.; Zambryski, P. 2019. Plant cell-cell transport via plasmodesmata is regulated by light and the circadian clock. *Plant Physiology* 181: 1459-1467.

Carvalho, W.D.; Mustin, K.; Hilário, R.R.; Vasconcelos, I.M.; Eilers, V.; Fearnside, P.M. 2019. Deforestation control in the Brazilian Amazon: a conservation struggle being lost as agreements and regulations are subverted and bypassed. *Perspectives in Ecology and Conservation* 17: 122-130.

Chazdon, R.L.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic Light Environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553–564.

Chudnoff, M. 1984. *Tropical Timbers of the World*. No 607, United States Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC, USA. 464pp.

Cox, P.; Betts, R.; Jones, C.; Spall, S.A.; Totterdell, I.J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184–187.

Craven, D.; Dent, D.; Braden, D.; Ashton, M.; Berlyn, G.; Hall, J. 2011. Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. *Forest Ecology and Management* 261: 1643–1653.

Dai, Y.J.; Shen, Z.G.; Liu, Y.; Wang, L.L.; Hannaway, D.; Lu, H. 2009 Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and Experimental Botany* 65: 177–182.

Da Silva, J.A.; Leite, E.J.; Gripp, A. 1987. Estratégia para conservação genética de espécies florestais prioritárias na amazônia. *Acta Amazonica* 17: 535–562.

Deng, Y.; Li C.; Shao, Q.; Ye, X.; She, J. 2012. Differential responses of double petal and multi petal jasmine to shading: I. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure. *Plant Physiology and Biochemistry* 55: 93-102.

De Souza, C.R.; De Azevedo, C.P.; Lima, R.M.; Rossi, L.M.B. 2010. Comportamento de espécies florestais em plantios a pleno sol e em faixas de enriquecimento de capoeira na Amazônia. *Acta Amazonica* 40: 127–134.

Dias, D.P.; Marengo, R.A. 2006. Photoinhibition of photosynthesis in *Mimosa guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica* 44: 235–240.

Dos Santos, S.H.M. 2002. Sumaúma *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. família Bombacaceae. Belém,PA: Embrapa Amazônia Oriental, 223p.

Dubois, M.; Gilles, K.A.; Hamilton, J.K.; Rebers, P.A.; Smith F. 1956. Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. *Analytical Chemistry* 28: 350–356.

Gawali, A.; Puri, S.; Swamy, S. L. 2015. Evaluation growth and yield of wheat varieties under *Ceiba pentandra* (L) based agrisilviculture system. *Universal Journal of Agricultural Research* 3: 173-181.

Gerardin, T.; Douthe, C.; Flexas, J.; Brendel, O. 2018. Shade and drought growth conditions strongly impact dynamic responses of stomata to variations in irradiance in *Nicotiana tabacum*. *Environmental and Experimental Botany* 153:188–197.

Givnish, T. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Functional Plant Biology* 15: 63–92.

Green, J. K.; Berry, J.; Ciais, P.; Zhang, Y.; Gentine, P. 2020. Amazon rainforest photosynthesis increases in response to atmospheric dryness. *Science advances* 6: eabb7232.

Gribel, R.; Gibbs, P.E.; Queiróz, A.L. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 247–263.

Hendry G.A.F.; Price A.H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry G.A.; Grime J.P. (eds) *Methods in comparative plant ecology: a laboratory manual*. Chapman & Hall, London, p. 148–152

Henry, H.Á.; Aarssen, L.W. 1997. On the relationship between shade tolerance and

shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos* 80: 575–582.

Hetherington, A.; Woodward F. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901–908

Hikosaka, K. 2003. A model of dynamics of leaves and nitrogen in a plant canopy: an integration of canopy photosynthesis, leaf life span, and nitrogen use efficiency. *American Naturalist* 162: 149–164.

Hunt, R. 1982. Plant growth curves. *The functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold Ltd., London, UK, 248p.

Lichtenthaler, H.K.; Wellburn, A. R. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem Soc Trans* 11 (5): 591–592.

INMET. 2021. Clima. Instituto Nacional de Meteorologia, 2021. Disponível em: <<https://clima.inmet.gov.br/GraficosClimatologicos/DF/83377>>. Acesso em: 25 abril.

Jesus, S.V.D.; Marengo, R.A. 2008. O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. *Acta Amazonica* 38: 815-818

Kikuzawa, K.; Lechowicz, M.J. 2011. *Ecology of Leaf Longevity*. New York, Springer. 147 p.

Kishore, P. H.; Reddy, M.V.B.; Gunasekar, D.; Caux, C; Bodo, B. 2003. A new naphthoquinone from *Ceiba pentandra*. *Journal of Asian Natural Products Research* 5: 227-230.

Koleyoreas, A.S. 1958. A new methode of determining drought resistance. *Plant Physiology* 33: 232-233.

Koroleva, O.A.; Farrar, J.F.; Tomos, A.D.; Pollock, C.J. 1998. Carbohydrates in individual cells of epidermis, mesophyll, and bundle sheath in barley leaves with changed export or photosynthetic rate. *Plant Physiology* 118: 1525–1532

Kramer, P.J.; Kozlowski, T. 1979. *Physiology of wood plants*. Academic Press, New York, 811 p.

Kumagai, E.; Araki, A.; Kubota, F. 2009. Correlation of chlorophyll meter readings with

gas exchange and chlorophyll fluorescence in flag leaves of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Plant Production Science* 12: 50-53.

Kyereh, B.; Swaine, M.D.; Thompson, J. 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology* 87: 772–783.

Larcher, W. 2006. *Ecofisiologia Vegetal*. 3ra ed. RiMa, São Carlos, SP, Brasil. 550pp.

Lawson, T.; Vialet-Chabrand, S. 2019. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytologist* 221: 93-98.

Li, W.; Fu, R.; Dickinson, R.E. 2006. Rainfall and its seasonality over the Amazon in the 21st century as assessed by the coupled models for the IPCC AR4. *Journal of Geophysical Research* 111: D02111.

Lim, T.K. 2012. *Ceiba pentandra*. In: Lim, T.K. (Ed). *Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants*: Vol. 1, Fruits, Springer, Dordrecht, Netherlands. p.540–549.

Magalhães, N.S.; Marengo, R.A.; Mendes, K.R. 2009. Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiância. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 44:687-694.

Marengo, R.; Antezana-Vera, S.A.; Nascimento, H. 2009. Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica* 47: 184–190.

Maxwell, K.; Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659–668.

McConnaughay, K.D.M.; Coleman, J.S. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* 80: 2581-2593.

McCree, K.J.; Troughton, J.H. 1966. Prediction of growth rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration rates. *Plant Physiology* 41: 559– 566.

Mendes, K.R.; Bento, M.; Marengo, R.M. 2019. Photosynthetic traits of canopy leaves of *Dinizia excelsa* (Fabaceae). *Revista Árvore* 43: e430409.

Millard, P.; Grelet, G.A. 2010. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology* 30: 1083–1095.

Moreira, A.S.F.P.; Queiroz, A.C.L.; De Vasconcelos-Barros, F.; Goulart, M.F.; De Lemos-Filho, J.P. 2013. Do leaf traits in two Dalbergia species present differential plasticity in relation to light according to their habitat of origin? *Australian Journal of Botany* 61: 592-599.

Muhr, J.; Trumbore, S.; Higuchi, N.; Kunert, N. 2018. Living on borrowed time - Amazonian trees use decade-old storage carbon to survive for months after complete stem girdling. *New Phytologist* 220: 111–120.

Murthy, K.S.; Majumdar, S.K. 1962. Modification of the technique for determination of chlorophyll stability index in relation to studies of drought resistance in rice. *Current Science* 32: 470-471.

Neves, E. J.M.; Martins, E.G; Dos Santos, A.F. 2003. Potencialidade de *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. para plantios na Amazônia brasileira. *Embrapa Florestas-Documentos (INFOTECA-E)* p.1–26.

Noodén, L.D. 1988. The Phenomena of Senescence and Aging. In: Noodén, L.D.; Leopold, A.C. (Eds). *Senescence and Aging in Plants*. Academic Press, San Diego, CA, USA. p.1–50.

Oechel, W.C.; Strain, B.R. 1985. Native species responses to increased atmospheric carbon dioxide concentration. In: Strain, B.R.; Cure, J.D. (Eds) *Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation*. US Department of Energy, Washington, DC, p.117–154.

Osunkoya, O.; Ash, J. 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Botany* 39: 591–605.

Osunkoya, O.O.; Ash J.E.; Hopkins, M.S.; Graham, A.W. 1994. influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. *The Journal of Ecology* 1: 149–163.

Passos, L.P. 1996. *Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal*. Coronel Pacheco – EMBRAPA-CNPGL, 223p.

Pastur, G. M.; Lencinas, M. V.; Cellini, J. M.; Mundo, I. 2007. Diameter growth: can live trees decrease? *Forestry* 80: 83-88.

Pons, T.L.; Poorter, H. 2014. The effect of irradiance on the carbon balance and tissue

characteristics of five herbaceous species differing in shade-tolerance. *Frontiers in Plant Science* 5: 1–12.

Poorter, H.; Niinemets, Ü.; Ntagkas, N.; Siebenkäs, A.; Mäenpää, M.; Matsubara, S.; Pons, T. 2019. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist* 223 : 1073-1105.

Quevedo-Rojas, A.; García-Núñez, C.; Jerez-Rico, M.; Jaimez, R.; Schwarzkopf, T. 2018. Leaf acclimation strategies to contrasting light conditions in saplings of different shade tolerance in a tropical cloud forest. *Functional Plant Biology* 45: 968-982.

Ramana, D. V.; Reddy, D.H.K.; Kumar, B.N.; Harinath, Y.; Sessaiah, K. 2012. Removal of nickel from aqueous solutions by citric acid modified *Ceiba pentandra* hulls: equilibrium and kinetic studies. *The Canadian Journal of Chemical Engineering* 90: 111-119.

Rao, M.M.; Ramesh, A.; Rao, G.P.C.; Sessaiah, K. 2006. Removal of copper and cadmium from the aqueous solutions by activated carbon derived from *Ceiba pentandra* hulls. *Journal of Hazardous Materials* 129: 123-129.

Rosatto, D.R.; Takahashi, F.S.C.; Silva, L.D.C.R.; Franco, A.C. 2010. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 24: 640-647.

Saatchi, S.S.; Houghton, R.A.; Alvalá, R.C.D.S.; Soares, J.V.; Yu, Y. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* 13: 816–837.

Sage, R.F.; Pearcy, R.W. 2000. The Physiological Ecology of C₄ Photosynthesis. In: Leegood, R. C.; Sharkey, T. D.; Von Caemmerer, S (Eds). *Photosynthesis. Advances in Photosynthesis and Respiration*. Vol. 9, Springer, Dordrecht, Netherlands, p. 497–532.

Sakoda, K.; Yamori, W.; Shimada, T.; Sugano, S.S.; Hara-Nishimura, I.; Tanaka, Y. 2020. Higher stomatal density improves photosynthetic induction and biomass production in *Arabidopsis* under fluctuating light. *Frontiers in Plant Science* 11:589603.

Seon, J. H.; Cui, Y. Y.; Kozai, T.; Paek, K. Y. 2000. Influence of in vitro growth conditions on photosynthetic competence and survival rate of *Rehmannia glutinosa* plantlets during acclimatization period. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 61: 135-142.

Shao, Q.; Wang, H.; Guo, H.; Zhou, A.; Huang, Y.; Sun, Y.; Li, M. 2014. Effects of shade treatments on photosynthetic characteristics, chloroplast ultrastructure, and physiology of *Anoectochilus roxburghii*. *PloS one* 9: e85996.

Sivakumar, P.; Sindhanaiselvan, S.; Gandhi, N.N.; Devi, S.S.; Renganathan, S. 2013. Optimization and kinetic studies on biodiesel production from underutilized *Ceiba Pentandra* oil. *Fuel* 103: 693-698.

Subhakanta, N.; Sujit, K.; Saumya, M.; Jagannath, M. 2020. Investigation and fabrication of thermo-mechanical properties of *Ceiba pentandra* bark fiber/poly (vinyl) alcohol composites for automobile dash board and door panel applications. *Journal of Natural Fibers* 1-13.

Sule, M.I.; Njinga, N.S.; Musa, A.M.; Magaji, M.G.; Abdullahi, A. 2009. Phytochemical and anti-diarrhoeal studies of the stem bark of *Ceiba Pentandra* (Bombacaceae). *Nigerian Journal of Pharmaceutical Sciences* 8(1):143-148

Taiz, L.; Zeiger, E.; Møller, I.M.; Murphy, A. 2017. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. Artmed Editora.

Tichá, I. 1985. Ontogeny of leaf morphology and anatomy. In: Šesták Z. (Ed) *Photosynthesis during leaf development*. Tasks for vegetation science, Vol. 11. Springer, Dordrecht, Nederland. p.16–50

Valdez-Hernández, M.; Andrade, J.L.; Jackson, P.C.; Rebolledo-Vieyra, M. 2010. Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil* 329: 155–171.

Valladares, F.; Laanisto, L.; Niinemets, Ü.; Zavala, M.A. 2016. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology & Diversity* 9: 237–251.

Vincent, G. 2006. Leaf life span plasticity in tropical seedlings grown under contrasting light regimes. *Annals of Botany* 97: 245–255.

Voleníková, M.; Tichá, I. 2001. Insertion profiles in stomatal density and sizes in *Nicotiana tabacum* L. plantlets. *Biologia Plantarum* 44: 161–165.

Wellburn, A.R. 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total

carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144: 307–313.

Wild, A.; Wolf, G. 1980. The effect of different light intensities on the frequency and size of stomata, the size of cells, the number, size and chlorophyll content of chloroplasts in the mesophyll and the guard cells during the ontogeny of primary leaves of *Sinapis alba*. *Zeitschrift Für Pflanzenphysiologie*, 97: 325–342.

Woo, H.R.; Kim, H.J.; Nam, H.G.; Lim, P.O. 2013. Plant leaf senescence and death - regulation by multiple layers of control and implications for aging in general. *Journal of Cell Science* 126: 4823–4833.

Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 553–560.

Wyka, T.; Robakowski, P.; Zytowski, R. 2007. Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. *Tree Physiology* 27: 1293–1306.

Xue, Y.; Yang, Z.; Wang, X.; Lin, Z.; Li, D.; Su, S. 2016. Tree biomass allocation and its model additivity for *Casuarina equisetifolia* in a tropical forest of Hainan Island, China. *PloS one* 11: e0151858.

Zhang, Y.; Zheng, Q.; Tyree, M.T. 2012. Factors controlling plasticity of leaf morphology in *Robinia pseudoacacia* L. I: height-associated variation in leaf structure. *Annals of Forest Science* 69: 29–37.