



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ - UESC
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO VEGETAL - PPGPV

POLIANA SANTOS CHAVES

**A DISPONIBILIDADE DE LUZ AFETA A RESPOSTA DE DUAS ESPÉCIES DE
ÁRVORES TROPICAIS AO ESTRESSE HÍDRICO SEVERO? UMA ABORDAGEM
PARA PLANTIOS DE ENRIQUECIMENTO EM SISTEMAS AGROECOLÓGICOS**

Ilhéus - Bahia

2023

POLIANA SANTOS CHAVES

**A DISPONIBILIDADE DE LUZ AFETA A RESPOSTA DE DUAS ESPÉCIES DE
ÁRVORES TROPICAIS AO ESTRESSE HÍDRICO SEVERO? UMA ABORDAGEM
PARA PLANTIOS DE ENRIQUECIMENTO EM SISTEMAS AGROECOLÓGICOS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Produção Vegetal da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

Linha de pesquisa:
Cultivos em Ambiente Tropical Úmido

Orientador:
Prof.^o Dr. Marcelo Schramm Mielke
Co-orientadora:
Prof.^a Dra. Martielly Santana dos Santos

Ilhéus - Bahia

2023

POLIANA SANTOS CHAVES

**A DISPONIBILIDADE DE LUZ AFETA A RESPOSTA DE DUAS ESPÉCIES DE
ÁRVORES TROPICAIS AO ESTRESSE HÍDRICO SEVERO? UMA ABORDAGEM
PARA PLANTIOS DE ENRIQUECIMENTO EM SISTEMAS AGROECOLÓGICOS**

Ilhéus-BA, 15 de março de 2024.

Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke
Examinador/Orientador

Profa. Dra. Ândrea Carla Dalmolin
Examinadora

Profa. Dra. Ariana Reis Messias Fernandes de Oliveira
Examinadora

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida que me permitiu dar início e continuidade à esta pesquisa. A Universidade Estadual de Santa Cruz e o Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal – PPGPV por todo suporte e disponibilidade de materiais e infraestrutura necessária para a pesquisa acontecer. Um agradecimento especial a Caroline Tavares, secretária do PPGPV, que foi muito solícita e prestativa, assim como toda a coordenação do programa.

A todos os participantes do Grupo de Pesquisa em Ecofisiologia Vegetal pelos ensinamentos, experiências e trocas. E aos professores do programa por tudo que aprendi com vocês. Obrigada!

Ao meu orientador, Dr. Marcelo Schramm Mielke, por toda paciência, disposição e confiança. Seus conhecimentos partilhados e sua habilidade de ensinar e orientar foram fundamentais para meu desenvolvimento acadêmico e pessoal. Estou muito feliz e grata por ter tido você como orientador.

Agradeço a minha coorientadora, Dra. Martielly Santana dos Santos, que me ajudou na montagem do experimento.

Aos meus pais Elson e Jaci, que foram combustíveis para que eu pudesse trilhar esse caminho cheio de surpresas e desafios, amo vocês! Aos meus irmãos, sobrinhos e meu afilhado. Serei eternamente grata pelo amor, carinho e apoio que encontrei em vocês.

Ao meu namorado Anderson que me ajudou nos dias intensos de laboratório e coletas no viveiro. Mas também foi um grande incentivador e companheiro.

Às amigas que fiz durante o mestrado, Carol Brito, Carol Barreto, Amanda e Eliuma. E aos amigos de longas datas, Alice, Flor, Thainá, Lucas, Eron, Marcos, Diego, Eli e Tarcys. Vocês tornaram essa caminhada mais leve e prazerosa. Serei eternamente grata a vocês!

Ao viveirista Sr. Delino por cuidar tão bem das minhas mudas no viveiro. Muito obrigada!

*“...e o futuro é uma astronave que
tentamos pilotar, não tem tempo, nem
piedade, nem tem hora de chegar.
Sem pedir licença muda a nossa vida
e depois convida a rir ou chorar.
Nessa estrada não nos cabe conhecer
ou ver o que virá. O fim dela ninguém
sabe bem ao certo onde vai dar.
Vamos todos numa linda passarela de
uma aquarela que um dia enfim,
descolorirá!”*

(Toquinho)

RESUMO

O aumento da ocorrência de eventos climáticos extremos, como secas severas ocasionais, é uma das consequências das alterações climáticas globais. O plantio de enriquecimento em sistemas agroecológicos tropicais é uma estratégia para associar os retornos econômicos com a mitigação dos impactos das mudanças climáticas e a conservação da biodiversidade. Foi realizado um experimento com mudas de *Aspidosperma pyricollum* Muell Arg. (Apocynaceae) e *Goniorrhachis marginata* Taub. (Fabaceae), duas espécies arbóreas nativas das florestas úmidas do sul da Bahia, Brasil, crescendo em uma ampla faixa de luz diária integral (0,7 a 18,2 mol fótons m⁻² dia⁻¹). O objetivo geral foi investigar os efeitos da disponibilidade de luz na desidratação foliar letal, no crescimento inicial e na alocação de biomassa de duas espécies florestais nativas, visando o seu uso em sistemas agroecológicos. Diferenças significativas foram encontradas entre as espécies quanto à tolerância à desidratação letal das folhas, com *G. marginata* apresentando quedas de 10% e 50% na eficiência quântica máxima do fotossistema 2 (Fv/Fm) em valores de teor relativo de água (TRA) significativamente maiores do que *A. pyricollum*. As duas espécies apresentaram diferentes estratégias de tolerância à sombra, e podem ser recomendadas para plantações de enriquecimento florestal para aumentar a resiliência dos sistemas agroecológicos em regiões tropicais úmidas às alterações climáticas. Porém, *A. pyricollum* apresenta características que devem permitir maior capacidade de sobrevivência das mudas a secas severas ocasionais do que *G. marginata*.

Palavras-chave: *Aspidosperma pyricollum*, eventos climáticos extremos, florestas tropicais úmidas, *Goniorrhachis marginata*, mudanças globais.

ABSTRACT

The increased occurrence of extreme weather events, such as occasional severe droughts, is one of the consequences of global climate change. Enrichment planting in tropical agroecological systems is a strategy to associate economic returns with mitigating the impacts of climate change and conserving biodiversity. An experiment was carried out with *Aspidosperma pyricollum* Muell Arg seedlings. (Apocynaceae) and *Goniorrhachis marginata* Taub. (Fabaceae), two tree species native to the moist forests of southern Bahia, Brazil, growing in pots and subjected to a wide range of daily light integral (0.7 to 18.2 mol photons m⁻² day⁻¹). The main objective was to investigate the effects of light availability on lethal leaf dehydration, initial growth and biomass allocation of two native forest species, aiming for their use in agroecological systems. Significant differences were found between species regarding the tolerance to lethal leaf dehydration, with *G. marginata* showing drops of 10% and 50% in the maximum quantum efficiency of photosystem 2 (Fv/Fm) at values of relative water content (TRA) significantly higher than *A. pyricollum*. The two species showed different shade tolerance strategies, that is, *G. marginata* presents characteristics that allow maximizing net carbon gain depending on light availability, while *A. pyricollum* presents characteristics more related to the defense/storage strategy. The two species can be recommended to forest enrichment plantations to increase the resilience of agroecological systems in moist tropical regions to climate change. However, *A. pyricollum* presents characteristics that should allow greater seedling survival capacity to occasional severe droughts than *G. marginata*.

Key-words: *Aspidosperma pyricollum*, extreme climatic events, global change, *Goniorrhachis marginata*, moist tropical forests.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	9
2. OBJETIVO GERAL.....	14
3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
4. REVISÃO DE LITERATURA	14
4.1 MUDANÇAS CLIMÁTICAS E EVENTOS CLIMÁTICOS EXTREMOS.....	14
4.2 AGROECOLOGIA E SISTEMAS AGROFLORESTAIS.....	15
4.3 TOLERÂNCIA À SOMBRA EM ÁRVORES TROPICAIS	16
4.4 ESTRESSE HÍDRICO SEVERO E DESIDRATAÇÃO FOLIAR LETAL.....	18
4.5 ÁRVORES NATIVAS DO SUL DA BAHIA	19
5. MATERIAL E MÉTODOS	21
5.1 MATERIAL VEGETAL	21
5.2 AMBIENTES DE LUZ	21
5.3 DESIDRATAÇÃO FOLIAR LETAL.....	22
5.4 AVALIAÇÃO DO CRESCIMENTO E ALOCAÇÃO DE BIOMASSA	22
5.5 ANÁLISE DE DADOS	23
6. RESULTADOS	24
7. DISCUSSÃO.....	32
8. CONCLUSÕES.....	38
9. REFERÊNCIAS	38

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas globais, ocasionadas principalmente pela queima de combustíveis fósseis e mudanças no uso do solo, têm sido uma das grandes preocupações da humanidade no início do século XXI (Browne et al. 2021; Lin; Qian 2019; Rifai et al. 2019). O aumento da temperatura média na superfície da Terra já vem ocasionando uma maior ocorrência de eventos climáticos extremos, incluindo ondas de calor, secas severas e enchentes (Ceccherini et al., 2016). Eventos climáticos extremos podem ser definidos como episódios onde um período climático estatisticamente raro ou incomum altera a estrutura e a função dos ecossistemas além dos limites do que é considerado variabilidade típica ou normal (Smith, 2011). Tais eventos estão muitas vezes relacionados com as oscilações na frequência e na intensidade de fenômenos climáticos naturais, como o El Niño-Southern Oscillation (ENSO) (Rifai et al. 2019). O aumento da ocorrência de eventos climáticos extremos, como decorrência das mudanças climáticas globais, tem se tornado um novo desafio para o desenho e o manejo de sistemas produção de alimentos (Hasegawa et al., 2021) e para a conservação da biodiversidade (Maxwell et al., 2019).

Sistemas agrícolas modernos focados apenas em rendimento e produção, e que utilizam métodos convencionais de cultivo da terra, estão mais propensos a serem afetados por eventos climáticos extremos (Lin et al., 2008). Isso ocorre pois os métodos convencionais de uso da terra tendem a tornar esses sistemas pouco diversificados e com baixa resiliência ecológica, incorrendo no aumento da sua vulnerabilidade às variações climáticas (Altieri et al., 2015). A agroecologia, por outro lado, é uma ciência emergente, que estuda os agroecossistemas, integrando conceitos da agronomia, ecologia, economia e sociologia (Altieri, 1989). Se constitui como uma ciência de caráter multidisciplinar, capaz de agregar elementos biofísicos e socioeconômicos com conhecimentos acadêmicos e tradicionais, visando a implantação e o manejo de sistemas de produções de alimentos sustentáveis. Como disciplina científica, explora as interações entre os diferentes personagens do sistema. Como movimento social, gera benefícios socioeconômicos para todos os componentes envolvidos, sobretudo comunidades rurais, reforçando seus conhecimentos tradicionais e identidade cultural (Nova Gonzalez, 2022). Além disso, o manejo agroecológico incentiva a agrobiodiversidade, um aspecto fundamental para aumentar a resiliência desses ecossistemas agrícolas e, conseqüentemente, diminuir

a sua vulnerabilidade aos eventos climáticos extremos associados com as mudanças climáticas (Altieri et al., 2015).

A Mata Atlântica é considerada um dos biomas mais ricos em biodiversidade no mundo, com altos níveis de endemismo e alta ameaça à sua integridade; sendo considerado um dos três hotspots mundiais mais vulneráveis às mudanças climáticas globais (Bellard et al., 2014). Embora a atual rede de áreas protegidas na Mata Atlântica seja valiosa na proteção da sua biodiversidade, segundo estimativas de Zwiener et al. (2018), ela é insuficiente para atingir as metas de proteção e mitigação dos efeitos das mudanças climáticas. As florestas úmidas do sul da Bahia, inseridas no Corredor Central da Mata Atlântica, são conhecidas por possuírem uma grande riqueza de espécies arbóreas e pelo seu alto grau de endemismo, constituído pela presença de muitas espécies que não são encontradas fora do seu bioma natural (Sambuichi; Mielke; Pereira; 2019). A grande diversidade de plantas encontradas nessa região pode ser explicada, entre outros motivos, pela presença de uma condição climática única, caracterizada por um regime pluviométrico homogêneo ao longo do ano, com temperaturas amenas e baixa demanda evaporativa da atmosfera. No entanto, conforme o Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas (PBMC, 2013), existe a previsão da diminuição da precipitação pluviométrica em 20 a 25% para a Mata Atlântica do Nordeste do Brasil entre 2041 e 2070. Além disso, secas ocasionais severas já vem ocorrendo com maior frequência nos últimos anos, a exemplo do grande impacto no abastecimento de água para a agricultura e uso urbano no sul da Bahia ocasionado pelo ENSO 2015-16 (Gateau-Rey et al., 2018).

A incorporação de espécies de árvores nativas com importância econômica nos sistemas de produção agroecológicos, particularmente em regiões originalmente dominadas por florestas tropicais úmidas, como é o caso da Mata Atlântica, pode ser um caminho para aliar o retorno econômico, em médio e longo prazos, com a mitigação dos impactos causados pelas mudanças climáticas e a conservação da biodiversidade regional. No entanto, a utilização dessas espécies tem sido limitada aos projetos de restauração florestal (Zanini et al., 2021; Romanelli et al., 2022), uma vez que ainda existe uma alta predominância do uso espécies exóticas para a indústria madeireira (Rolim; Piotto, 2018). Assim, a inserção de espécies de árvores nativas em sistemas de produção ainda depende do desenvolvimento de mais pesquisas sobre o seu manejo silvicultural, tanto em plantios puros, consorciados, ou no enriquecimento de sistemas de produção previamente estabelecidos. Além disso, no contexto das

alterações climáticas atuais, a escolha de espécies arbóreas nativas e das suas estratégias de manejo para uso nos sistemas agroecológicos localizados em regiões de clima tropical úmido, requer ainda o desenvolvimento de metodologias e pesquisas que visem selecionar espécies mais tolerantes a ocorrência de secas ocasionais, de forma a contribuir para o aumento da resiliência desses sistemas de produção.

Em florestas naturais as árvores tendem a competir entre si pelos recursos do ambiente, como luz, água, nutrientes e espaço, e por esta razão elas também precisam otimizar esses recursos para seu melhor aproveitamento (Zivcak, et al, 2014). A permanência e distribuição de espécies em suas respectivas categorias de sucessão ecológica dentro da floresta dependem principalmente dos gradientes de luz. Espécies pioneiras tendem a ter características típicas de plantas de sol, enquanto que aquelas que crescem em ambientes de estágios sucessionais mais avançados apresentam características de tolerância à sombra (Givnish, 1988; Kitajima, 1994). O estresse causado pela escassez de luz é um forte limitante para o crescimento e desenvolvimento de espécies arbóreas no interior da floresta (Cifuentes e Moreno, 2022), bem como para a incorporação de espécies arbóreas nativas por meio de plantios de enriquecimento em sistemas agroflorestais e agroecológicos.

Nesse sentido conduzimos um experimento com duas espécies florestais nativas, testando a hipótese de que a disponibilidade de luz pode influenciar a desidratação foliar letal (um indicador da resiliência das espécies à ocorrência de secas severas no pós-plantio), além do crescimento inicial e a alocação de biomassa (indicadores da tolerância à sombra) dessas espécies. As espécies utilizadas no estudo foram *Aspidosperma pyricollum* Muell. Arg. (Apocynaceae), conhecida popularmente como peroba-vermelha e *Goniorrhachis marginata* Taub. (Fabaceae), conhecida como itapicuru ou guarabu. Os resultados obtidos deverão contribuir para o aumento do conhecimento científico sobre as respostas ecofisiológicas dessas espécies florestais nativas em relação a disponibilidade de luz, promovendo uma melhor compreensão de suas características funcionais para o seu manejo silvicultural em sistemas agroecológicos, num contexto de mudanças climáticas.

2. Objetivo geral

Investigar os efeitos da disponibilidade de luz na desidratação foliar letal, no crescimento inicial e na alocação de biomassa de duas espécies florestais nativas, visando o seu uso em sistemas agroecológicos.

3. Objetivos específicos

- Avaliar os efeitos da disponibilidade de luz nas respostas fisiológicas de duas espécies lenhosas tropicais submetidas ao estresse por desidratação foliar severa.
- Avaliar os efeitos da disponibilidade de luz no crescimento inicial e na alocação de biomassa de duas espécies lenhosas tropicais.

4. REVISÃO DE LITERATURA

4.1 Mudanças climáticas e eventos climáticos extremos

As mudanças climáticas são alterações significativas e persistentes nos padrões climáticos globais ao longo do tempo. Essas mudanças são atribuídas, no geral, a atividades antrópicas que incluem emissão de gases como o CO₂, metano e óxidos de nitrogênio, resultando na intensificação do efeito estufa. As projeções climáticas futuras incluem temperaturas médias mais altas, aumento do déficit hídrico e eventos mais intensos do El Niño (Rifai et al. 2019). Podemos definir eventos climáticos extremos como todo acontecimento meteorológico e climatológico que ocorre em maiores proporções, considerado fora dos padrões normais, causados por fortes ondas de calor, enchentes e secas, intensificado pelas mudanças climáticas (Gateau-Rey, et al. 2018). As previsões apontam que os eventos climáticos extremos, como foi o caso do El Niño 2015-2016, se tornarão mais frequentes nesse século, além da degradação e colapso das florestas tropicais e até uma provável perda da biodiversidade (Browne, et al. 2021; Jentsch, et al. 2008).

Existem inúmeras razões pelas quais o estudo sobre espécies tolerantes a eventos climáticos extremos tem aumentado e isso tem sido tema de bastante discussão entre os estudiosos da área. Entre estas estão a perda de biodiversidade em quase todos os ecossistemas terrestres e aquáticos (IPBES 2019), além do

aumento da vulnerabilidade climática de sistemas de produção de alimentos.

4.2 Agroecologia e sistemas agroflorestais

A questão agroecológica atual surgiu a partir da necessidade de uma agricultura de base sustentável e integradora, que reconhecesse o papel dos povos originários na construção do saber tradicional, de povos da floresta e atuais comunidades quilombolas, bem como, dos demais personagens sociais que constituíram e facilitaram o processo de desenvolvimento rural sustentável (Caporal, 2002). A agroecologia como ciência busca agregar esses conhecimentos construídos pelos povos tradicionais, pescadores e pequenos agricultores, com diferentes enfoques científicos e ajuda na introdução desses povos tradicionais dentro dos debates acerca de novas tecnologias sustentáveis e propostas para novos sistemas produtivos. Um sistema agroecológico é naturalmente mais biodiverso e mais complexo do que sistemas convencionais de produção. Isso se deve ao fato de que nos sistemas agroecológicos são utilizadas diversas espécies vegetais que permitem a construção de um ambiente mais equilibrado; além de possibilitar a utilização de espécies nativas em sua produção através dos sistemas agroflorestais. O debate sobre as ameaças da agricultura predominante atual busca aliar a produção de alimentos com avanços sociais, econômicos e ambientais sem agredir a natureza (Altieri, 1998).

Por estas razões é necessária a incorporação de uma nova forma de agricultura, capaz de harmonizar processos biológicos, físicos e geoquímicos com metodologias produtivas capazes de promover a participação de componentes sociais, políticos e econômicos e que também leve a compreensão de que a natureza não é um reservatório inacabável de recursos (Altieri, 1998). Uma das estratégias que pode auxiliar na mitigação dos efeitos nocivos das mudanças climáticas é a implantação e manejo de sistemas agroflorestais, os quais tem como objetivo principal a inserção de árvores nos modelos de produção e a associação de culturas agrícolas com espécies vegetais nativas. A incorporação dessas espécies vegetais em cultivos agrícolas é uma prática bastante conhecida na história da agricultura, especialmente nos trópicos, e se caracteriza como um potencial para restauração de áreas e ecossistemas degradados, de acordo com Amador (2003), através da silvicultura de espécies nativas para uso econômico.

Florestas compostas por espécies nativas trazem um papel importante na manutenção de paisagens sustentáveis tropicais (Piotto; Rolim, 2018). O plantio de árvores nativas traz inúmeros benefícios para a biodiversidade local, além de favorecer serviços ecossistêmicos, promover melhorias nas condições do solo, fornecer alimento para a fauna e combater efeitos das mudanças climáticas. A demanda por espécies nativas para fins comerciais aumentou nas últimas décadas, enquanto sua oferta diminuiu, predominando o uso de espécies exóticas para projetos de reflorestamento (Piotto; Rolim, 2018). O reflorestamento com árvores nativas pode ocorrer de diferentes formas, desde a implantação de plantios puros ou mistos em pleno sol (Guimarães et al., 2022) até os plantios de enriquecimento, os quais podem ocorrer em locais onde ocorreu o corte seletivo de espécies de madeira com elevado valor econômico (dos Santos & Ferreira, 2020; Widiyatno et al., 2020), ou na manutenção e valoração econômica de áreas de produção compostos por sistemas agroflorestais (Rappaport & Montagnini, 2014). Enquanto a tolerância ao excesso de luz e a escassez hídrica são os principais entraves para a implementação de plantios puros no pleno sol (Kenzo et al. 2021), a tolerância à sombra é fator determinante para a escolha das espécies mais apropriadas para a sua incorporação em sistemas produtivos via plantios de enriquecimento (Tian et al., 2015; Fagundes et al., 2021).

4.3 Tolerância à sombra em árvores tropicais

A luz é um fator do ambiente físico que influencia diretamente o crescimento e a sobrevivência de espécies vegetais dentro de uma comunidade florestal e suas respectivas interações. A sua escassez ou excesso podem comprometer o desempenho da espécie no seu ambiente de crescimento (Valladares; Niinemets, 2008). Para lidar com variações de luz e sua manutenção no ambiente as plantas desempenham ajustes morfológicos, anatômicos e fisiológicos (Cerqueira et al., 2018; Valladares et al., 2016; Valladares; Niinemets, 2008) associados a plasticidade fenotípica de cada espécie, que é a capacidade de expressar genótipos diferentes como resposta a condições ambientais distintas (Cerqueira et al., 2018). Os padrões de comportamento e distribuição de espécies exercem um papel fundamental nos estudos da ecofisiologia vegetal e permitem a compreensão de como os aspectos morfológicos e fisiológicos de uma planta podem contribuir para sua sobrevivência e sucesso em ambientes específicos e competitivos. Assim, duas hipóteses foram

propostas sobre uma série de características responsáveis pela tolerância a sombra em espécies vegetais.

A estratégia de ganho líquido de carbono propõe que espécies tolerantes a sombra desenvolvam mecanismos que possibilitam aumentar a eficiência do uso da luz para seu crescimento (Givnish, 1988). Para Givnish (1988), em ambientes mais sombreados as plantas tendem a ajustar a atividade da enzima Ribulose 1,5 Bisfosfato Carboxilase/Oxigenase (Rubisco) e otimizar a taxa de assimilação de CO₂ em função da disponibilidade de luz. Assim, o ganho líquido de carbono em escala de folhas, associado com maiores taxas de crescimento relativo (TCR) na sombra, são duas estratégias evolutivas para sobrevivência no sub-bosque da floresta, sendo que as espécies tolerantes a sombra tem uma relação raiz/parte aérea baixa, menores valores de massa foliar específica (MFE) e maior razão de área foliar (RAF) do que espécies intolerantes (Givnish, 1988).

Por outro lado, quando a sobrevivência da espécie é prioridade, os indivíduos jovens no sub-bosque florestal devem alocar mais reserva para a defesa contra herbívoros, patógenos ou perda acidental de tecido; isto é, para o armazenamento de reserva na recuperação desses tecidos em detrimento do seu crescimento (Kitajima, 1994). De acordo com a estratégia de defesa e armazenamento, as plantas em ambientes mais sombreados tendem a desenvolver estratégias de defesas químicas contra herbivoria e patógenos, além de aumentarem a capacidade de armazenamento de substâncias de reserva. Portanto, as plantas jovens das espécies que apresentam essa estratégia tendem a apresentar menores TCR, uma vez que investem mais carbono na formação de folhas mais resistentes, com cutículas espessas e alta MFE, além de alta densidade de madeira, com caules lenhosos duráveis e altos teores de lignina. Tais características protegem as plantas contra agentes prejudiciais no sub-bosque (Kitajima, 1994).

4.4 Estresse hídrico severo e desidratação foliar letal

O déficit hídrico é um dos principais fatores do ambiente limitantes ao estabelecimento e o crescimento de árvores, e existem diversas abordagens para estudos sobre os efeitos do estresse hídrico em árvores, as quais podem variar em função da idade das plantas, das metodologias e das hipóteses das pesquisas. É amplamente reconhecido que a mortalidade das árvores em função do déficit hídrico

ocorre em função de dois mecanismos principais, conhecidos como falha hidráulica e “fome” ou déficit de carbono (*carbon starvation*, em inglês) (McDowel et al. 2008). A falha hidráulica está relacionada com a falta de capacidade da árvore em manter o fluxo constante de água no sistema solo-planta-atmosfera. Assim, quando o gradiente de potencial hídrico entre o solo e a atmosfera excede a capacidade da árvore de transportar água do solo para as folhas a copa vai sofrer uma condição irreversível de escassez hídrica, levando a planta a morte. O déficit de carbono, por outro lado, está relacionado com a troca de gases (dióxido de carbono e vapor de água) que ocorre por meio dos estômatos localizados na epiderme das folhas. Uma vez que o controle da absorção do dióxido de carbono da atmosfera e a perda de água pela transpiração ocorrem através dos poros estomáticos, condições de déficit hídrico levam ao fechamento desses poros, limitando assim a absorção e assimilação do dióxido de carbono da atmosfera. Assim, em caso de períodos de déficit hídrico muito prolongados, o fechamento estomático pode levar a um esgotamento das reservas de carbono, causando alterações negativas no metabolismo e, por fim, a morte da árvore.

Em comparação com os indivíduos adultos, que podem atingir grande porte, os indivíduos jovens são muito mais vulneráveis a ocorrência de secas severas ocasionais, uma vez que o tempo de duração de um período de déficit hídrico deve ser muito mais prolongado para causar danos irreversíveis e a morte de árvores adultas em comparação com os indivíduos jovens. Isso ocorre, principalmente, pelo fato de que os indivíduos jovens têm menor volume de raízes e menor capacidade de competir pela água disponível no solo em condições de déficit hídrico em comparação com os adultos (Grossnickle 2005, 2012). Além disso, comparativamente com os adultos, os indivíduos jovens têm menor capacidade de armazenar reservas (O'Brien et al. 2014) e, conseqüentemente, lidar com a baixa assimilação de dióxido de carbono devido ao fechamento dos estômatos.

Pelo fato de a fase juvenil ser a mais vulnerável ao estresse ambiente, particularmente em relação ao estresse hídrico, diferentes abordagens para comparar os mecanismos fisiológicos de sobrevivência e crescimento em condições de déficit hídrico entre espécies arbóreas têm sido propostas, como, por exemplo, avaliações do controle estomático da perda de água (Gindaba et al. 2004), das concentrações de carboidratos não estruturais (O'Brien et al. 2015), além dos mecanismos bioquímicos e estruturais relacionados com o ponto de perda de turgor (Bartlett et al. 2012; Álvarez-Cansino et al. 2022). Abordagens relacionadas com a desidratação letal de folhas

destacadas têm sido utilizadas a muito tempo (Oppenheimer; Leshem 1966), como critério para comparação entre diferentes espécies dentro de um mesmo ecossistema (Weinberger et al. 1972) ou genótipos de uma mesma espécie em diferentes ecossistemas (Burghardt et al. 2008). De maneira geral, esses estudos buscam comparar os valores do teor relativo de água (TRA) a partir dos quais as folhas não conseguem mais recuperar a sua turgescência inicial após um ciclo de desidratação. Recentemente, John et al. (2018) demonstraram que as perdas na capacidade de recuperar a turgescência inicial após a desidratação está relacionada com outras abordagens utilizadas em estudos de tolerância à seca em plantas lenhosas, como o fechamento estomático, a perda de turgor e a condutância cuticular mínima. Trueba et al. (2019), por outro lado, verificaram que a perda da capacidade em recuperar a turgescência inicial está relacionada com a perda da eficiência fotoquímica, medida com base no rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m) durante ciclos de desidratação foliar. Os mesmos autores argumentam que essa metodologia pode ser útil na análise da capacidade de indivíduos jovens e adultos em sobreviverem a períodos de seca ocasional extrema, relacionados com as mudanças climáticas globais. Mais recentemente, Mielke et al. (2023), utilizando uma metodologia adaptada de Trueba et al. (2019), verificaram que a metodologia da desidratação foliar letal associada com avaliações da fluorescência da clorofila a (F_v/F_m) é uma técnica promissora para a seleção de espécies a serem utilizadas em locais propensos a ocorrência de secas severas, em plantios de restauração florestal.

4.5 Árvores nativas do sul da Bahia

A floresta tropical do sul da Bahia é marcada pela complexidade dos seus ecossistemas e sua riqueza em biodiversidade, com destaque a uma alta variabilidade biológica (Sambuichi; Mielke; Pereira, 2019). A Mata Atlântica é conhecida pela presença de inúmeras espécies vegetais e animais exclusivos adaptados ao seu bioma, com uma ampla variedade de microclimas e habitats. No entanto, esses ecossistemas estão enfrentando ameaças crescentes, como desmatamento, fragmentação, poluição e mudanças climáticas que colocam em risco a diversidade biológica que protegem as espécies animais e vegetais e os serviços ecossistêmicos que essas florestas desempenham. Portanto, cabe enfatizar a importância da conservação e da pesquisa científica para a conservação da biodiversidade, a fim de

promover estratégias para mitigação dos efeitos das mudanças climáticas e dos eventos climáticos extremos nas florestas tropicais, bem como, a manutenção da produção agrícola sustentável de subsistência dos produtores rurais. Na região do sul da Bahia os eventos climáticos extremos, principalmente períodos de seca cada vez mais frequentes, têm sido de objeto de estudos científicos devido à sua influência significativa no ecossistema local relacionados ao aumento da frequência e intensidade desses eventos. É provável que eventos climáticos que antes considerados raros, se tornem mais frequentes (Jentsch; Beierkuhnlein, 2008).

Aspidosperma pyricollum Muell. Arg., conhecida popularmente como peroba-rosa, nome que foi dado pela característica de coloração da madeira, é uma espécie endêmica da Mata Atlântica, com dispersão anemocórica, pertencente a família Apocynaceae. Esta espécie pode ocorrer nos estados da Bahia, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Rio de Janeiro, Espírito Santo e Paraná, podendo atingir até 40 m de altura e seu florescimento acontece nos meses de outubro e janeiro. Ocorre tanto no fundo dos vales, na meia encosta e topo, tolerante a baixas temperaturas, não possui exigências quanto às condições edáficas (Carvalho, 2006) . Sua madeira tem muita importância econômica devido a utilização na fabricação de móveis, com densidade que pode chegar a 0,70 a 0,90 g cm⁻³, considerada moderadamente densa (Carvalho, 2006), indicada para uso em áreas de preservação permanente.

Goniorrhachis marginata Taub. pertence a família Fabaceae, conhecida popularmente como itapicuru-amarelo, é uma espécie endêmica do Brasil, nativa da Mata Atlântica com distribuição nos estados da Bahia, Alagoas, Sergipe, Espírito Santo, Minas Gerais e em florestas tropicais sazonalmente secas ou caatingas arbóreas, ocorrendo em solos mais ricos e ao longo de rios temporários com dispersão anemocórica (Prenner; Cardoso, 2017). Seu florescimento pode acontecer em dezembro ou nos meses mais secos do ano, como janeiro/março. Planta perenifolia e heliófita, produz grande quantidade de sementes anualmente (Rolim; Piotto, 2018). A sua madeira é muito densa e de qualidade, considerada muito adequada para construção de materiais de alta durabilidade, a densidade pode chegar a 1 g cm⁻³, considerada muito dura e de textura média (Rolim; Piotto, 2018). A espécie pode atingir até 30 m de altura, possui qualidades recomendadas para arborização de parques e praças e é indicada para uso em programas de reflorestamento.

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Material vegetal

Foram utilizadas mudas de duas espécies arbóreas tropicais, *A. pyricollum* e *G. marginata* produzidas no viveiro do Programa Arboretum, localizado em Teixeira de Freitas, Bahia, Brasil (39°72'44"O; 17°56'98"S). As mudas foram transferidas para o viveiro da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), localizado em Ilhéus, Bahia, Brasil (39°13'59"O; 14°45'15"S). Depois de adquiridas, aguardou-se o período de aclimação das duas espécies ao ambiente do viveiro da UESC por um período de 15 dias. Após esse período, as mudas foram transplantadas para embalagens contendo 1,7 L de capacidade, contendo solo florestal, e distribuídas em seis ambientes de luz, foram utilizadas trinta plantas por espécie, totalizando sessenta plantas distribuídas de forma aleatória nos ambientes de luz.

5.2 Ambientes de luz

Os ambientes de luz foram obtidos a partir de casas de sombra constituídas de estruturas de madeira com 1 x 1 x 0,8 m e diferentes camadas de telas pretas do tipo sombrite, no viveiro da UESC. Foram utilizadas cinco mudas de *G. marginata* e cinco de *A. pyricollum* em cada casa de sombra, os valores da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) das casas de sombra foram monitorados utilizando sensores S-LIA-M003 acoplados a dataloggers Hobo o Station Data Logger H21-000. Os dataloggers foram programados para coletar dados de DFFF a cada 1 s armazenando as médias a cada 10 min.

Com base nos valores instantâneos de DFFF ($\text{mmol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foram calculados os valores diários totais de DFFF ($\text{mol fótons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$). A partir dos valores diários totais de DFFF (LDI) foram calculadas as médias para cada casa de sombra ao longo de todo o período experimental. O experimento teve uma duração total de 238 dias e os valores médios de LDI nas casas de sombra ao longo do período experimental foram 18,2, 9,2, 8,0, 2,9, 1,4 e 0,7 $\text{mol fótons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$.

5.3 Desidratação foliar letal

Os ensaios de desidratação foliar letal foram realizadas a partir de uma adaptação da metodologia de Trueba et al. (2019), conforme Mielke et al. (2023). Para os ensaios de desidratação foliar letal foram utilizadas todas as 30 plantas por espécie, sendo cinco plantas por ambiente de luz. No final do dia anterior de cada ensaio as plantas foram levadas para o laboratório, borrifadas com água destilada e cobertas com sacos pretos. No início da manhã do dia seguinte, uma folha por planta foi selecionada e colocados os cliques para medição da fluorescência da clorofila por meio de um fluorômetro portátil Pocket PEA (Hansatech Instruments, UK) para a obtenção da eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (Fv/Fm). Para a obtenção da fluorescência da clorofila, as folhas foram colocadas em cliques foliares pelo período de 30 min, tempo necessário para aclimação ao escuro e total oxidação do fotossistema II (PSII). Logo após, as folhas foram destacadas das plantas e pesadas em balança analítica para a obtenção da massa fresca saturada (MFs). As folhas foram então colocadas sob a bancada do laboratório e pesadas em intervalos de 1, 2, 4, 10, 24, 32, 48 e 72 horas para a obtenção da massa fresca atual durante a desidratação (MFde) em cada horário. No momento de cada pesagem foi medida simultaneamente a emissão de fluorescência da clorofila. Ao término das setenta e duas horas, as folhas foram colocadas em estufa de circulação de ar forçado a 60°C pelo período de três dias corridos para a obtenção da massa seca (MS). A partir dos valores de MFs, MFde e MS foi calculado o teor relativo de água (TRA) para cada horário de medição, por meio da fórmula $TRA = (MFde - MS) / (MFs - MS)$. As porcentagens de perda da razão Fv/Fm na desidratação ($PP_{[Fv/Fm]}$) foram calculadas de acordo com Trueba et al. (2019) e Mielke et al. (2023).

5.4 Avaliação do crescimento e alocação de biomassa

No início do experimento, antes das mudas serem distribuídas nos diferentes ambientes de luz, foram avaliadas a área foliar (AF), a massa seca de raízes (MSR), caule (MSC), folhas (MSF) e total (MST) em 10 mudas por espécie. Para a obtenção da AF por mudas, as folhas foram digitalizadas por meio de uma impressora HP Deskjet Ink Advantage 2676 e a AF foi calculada por meio do software ImageJ (Abràmoff et al. 2004, Brito-Rocha et al. 2017). Para determinação da massa seca, as

mudas foram separadas em raízes, caules e folhas e secas em estufa com circulação forçada de ar a 50°C, até obtenção de massa seca constante. Ao final do experimento foram medidos a altura da planta (ALT) e o diâmetro do caule (D). Após isso, as plantas foram separadas em raízes, caules e folhas para determinação de AF, MSR, MSC, MSF e MST. A partir dos valores de AF e massa seca foram calculadas a razão de área foliar ($RAF = AF/MST$), a taxa de assimilação líquida [$TAL = (MST_2 - MST_1/238) (\ln AF_2 - \ln AF_1 / AF_2 - AF_1)$] e a taxa de crescimento relativo [$TCR = (\ln MST_2 - \ln MST_1/238)$] de acordo com Hunt et al. (2002). Os índices 1 e 2 correspondem às avaliações realizadas no início e no final do experimento, respectivamente, e 238 dias é o tempo de duração do experimento. As razões de massa de folhas (RMF), caules (RMC) e raízes (RMR) foram calculadas dividindo as massas secas dos compartimentos das plantas (MSF, MSC e MSR, respectivamente) pela MST.

5.4 Análise de dados

A lista de todas as variáveis utilizadas, com seus respectivos símbolos e unidades é apresentada na Tabela 1. Os cálculos dos valores de TRA que representam 10% e 50% de perda na eficiência fotoquímica durante a desidratação ($TRA_{PP[FV/Fm]10}$ e $TRA_{PP[FV/Fm]50}$, respectivamente) foram determinadas pelo ajuste da relação do $PP_{[FV/Fm]}$ ao longo da diminuição do TRA, usando o melhor ajuste de três funções de formatos diferentes: linear, exponencial e sigmóide. As funções foram comparadas usando máxima verossimilhança e o melhor ajuste foi selecionado de acordo com o critério de informação de Akaike mais baixo corrigido para amostras pequenas (AICc, Berk, 2018). As relações entre TCR, RAF, TAL, RMF, RMC, RMR, ALT, D, ALT/D, $TRA_{PP[FV/Fm]10}$ e $TRA_{PP[FV/Fm]50}$ com os valores médios de DLI em cada ambiente de luz foram analisadas por meio de análise de covariância (ANCOVA), onde as variáveis relacionadas com a desidratação foliar letal, o crescimento e a alocação de biomassa foram consideradas como variáveis de resposta separadamente, as duas espécies como fator, e DLI como covariável. Antes de iniciar as análises a normalidade dos dados foi testada por meio do teste de Shapiro-Wilk e a homocedasticidade da variância foi testada por meio do teste de Bartlett. Para atender às premissas dos ajustes, quando necessário foram realizadas transformações no DLI (Logn). Também avaliamos a homogeneidade das inclinações adicionando o termo de interação na ANCOVA. Quando as inclinações não eram

homogêneas, realizamos regressões lineares para cada espécie. As análises estatísticas foram realizadas com a linguagem de programação R, versão 4.1.0 (RCoreTeam, 2021) com um nível de significância $\alpha = 0.05$.

TABELA 1: Lista de variáveis, símbolos e unidades.

Variável	Símbolo	Unidade
Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos	DFFF	$\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Luz diária integral	LDI	$\text{mol fótons m}^{-2} \text{dia}^{-1}$
Eficiência quântica máxima do fotossistema II	Fv/Fm	adimensional
Massa fresca saturada	MFs	g
Massa fresca atual durante a desidratação	Mfde	g
Massa seca	MS	g
Teor relativo de água	TRA	% MFs
Percentual de perda de Fv/Fm	PP _[Fv/Fm]	% Fv/Fm inicial
Percentual de perda de Fv/Fm de 10%	PP _{[Fv/Fm]10}	% Fv/Fm inicial
Percentual de perda de Fv/Fm de 50%	PP _{[Fv/Fm]50}	% Fv/Fm inicial
Valor de TRA em que ocorre PP _{[Fv/Fm]10}	TRA _{PP[Fv/Fm]10}	% MFs
Valor de TRA em que ocorre PP _{[Fv/Fm]50}	TRA _{PP[Fv/Fm]50}	% MFs
Área foliar	AF	cm^2
Massa seca de raízes	MSR	g
Massa seca de caules	MSC	g
Massa seca de folhas	MSF	g
Massa seca total	MST	g
Razão de área foliar	RAF	$\text{dm}^2 \text{g}^{-1}$
Taxa assimilatória líquida	TAL	$\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$
Taxa de crescimento relativo	TCR	$\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$
Razão de massa de raízes	RMR	adimensional
Razão de massa de caules	RMC	adimensional
Razão de massa de folhas	RMF	adimensional
Altura de planta	ALT	cm
Diâmetro do caule	DIAM	mm
Razão altura/diâmetro	ALT/DIAM	cm mm^{-1}

6. RESULTADOS

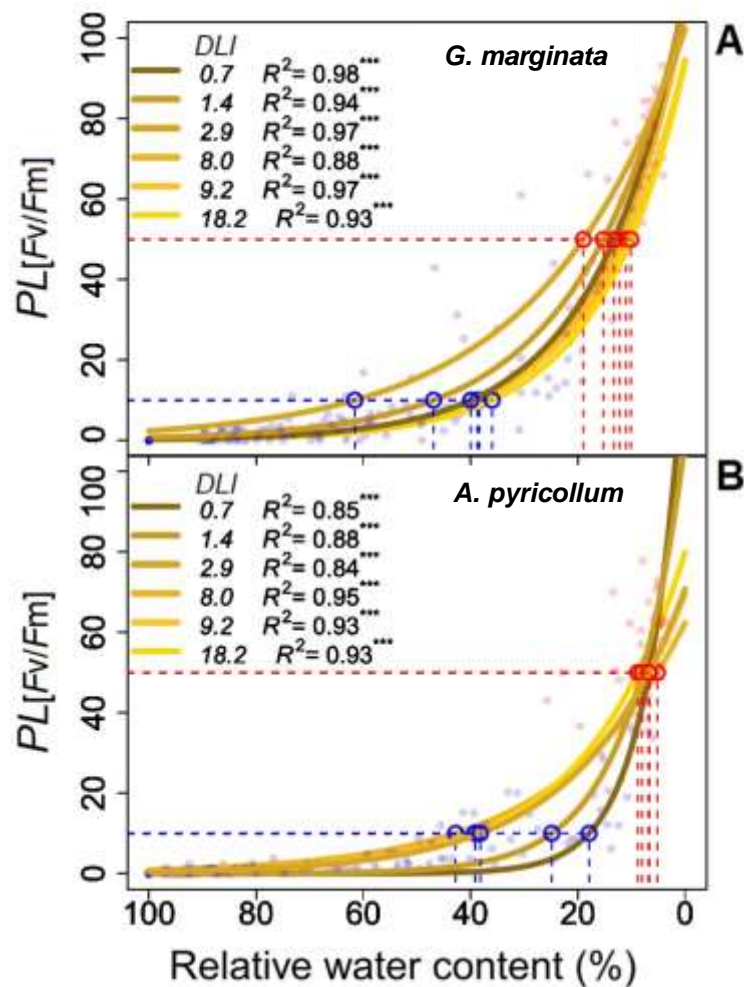
Para as duas espécies utilizadas neste estudo, considerando os diferentes níveis de LDI o melhor modelo de resposta de $PP_{[Fv/Fm]}$ para os decréscimos em TRA foi o exponencial (Tabela 2, Figura 1). Além disso, é possível observar nas Figuras 1A e 1B que os valores de TRA em que ocorrem perdas de 10% e 50% em Fv/Fm foram maiores para *G. marginata* do que para *A. pyricollum*.

TABELA 2: Modelo de melhor ajuste entre os parâmetros de perda percentual de fluorescência da clorofila a (Fv/Fm) e teor relativo de água paraos diferentes ambientes de luz (LDI) por espécie.

Espécie	LDI	Modelo	R ²	AIC _c	P _m
<i>G. marginata</i>	0,7	$62,4 \cdot e^{(-0,043 \text{ TRA})}$	0,85	224,6	***
	1,4	$69,5 \cdot e^{(-0,050 \text{ TRA})}$	0,88	251,6	***
	2,9	$79,9 \cdot e^{(-0,053 \text{ TRA})}$	0,84	286,1	***
	8,0	$132,1 \cdot e^{(-0,144 \text{ TRA})}$	0,95	222,4	***
	9,2	$107,7 \cdot e^{(-0,096 \text{ TRA})}$	0,93	278,2	***
	18,2	$70,8 \cdot e^{(-0,051 \text{ TRA})}$	0,93	187,5	***
<i>A. pyricollum</i>	0,7	$106,0 \cdot e^{(-0,062 \text{ TRA})}$	0,98	169,9	***
	1,4	$94,6 \cdot e^{(-0,058 \text{ TRA})}$	0,94	274,4	***
	2,9	$93,8 \cdot e^{(-0,062 \text{ TRA})}$	0,97	227,0	***
	8,0	$111,0 \cdot e^{(-0,060 \text{ TRA})}$	0,88	192,1	***
	9,2	$108,5 \cdot e^{(-0,051 \text{ TRA})}$	0,97	184,2	***
	18,2	$102,3 \cdot e^{(-0,038 \text{ TRA})}$	0,93	318,2	***

R²: coeficiente de determinação; AIC_c: Critério de informação de Akaike corrigido; P_m: probabilidade do modelo; ***: $P < 0,001$.

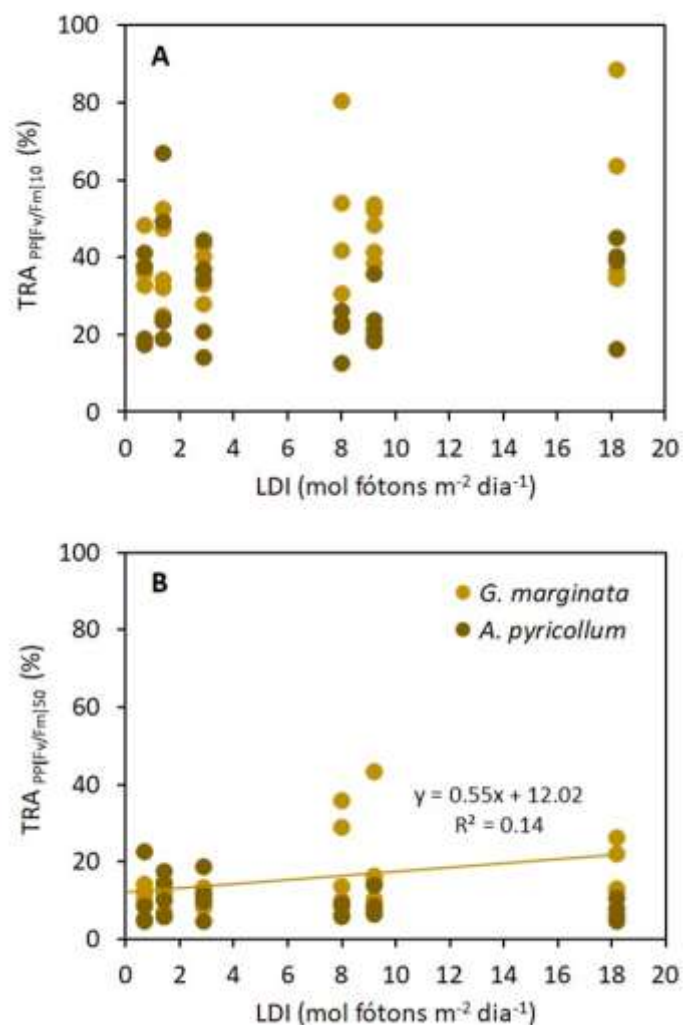
FIGURA 1: Resposta da Porcentagem de perda da razão Fv/Fm ($PP_{[Fv/Fm]}$) em relação ao decréscimo do teor relativo de água (TRA) para plantas jovens de *G. marginata* e *A. pyricollum* em função da disponibilidade de luz no ambiente de crescimento (LDI, mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$). Em cada gráfico os círculos indicam o TRA associado com 10% (azul) e 50% (vermelho) de perdas do Fv/Fm. R^2 : coeficiente de determinação; ***: $P < 0.001$.



Não foi possível verificar incrementos significativos para $TRA_{PP_{[Fv/Fm]10}}$, tanto para *G. marginata* como para *A. pyricollum*, com os incrementos em LDI (Tabela 3, Figura 2A). No entanto, corroborando com os resultados apresentados na Figura 1A, os valores de $TRA_{PP_{[Fv/Fm]10}}$ diferiram significativamente entre espécies (Tabela 3). Os valores médios de $TRA_{PP_{[Fv/Fm]10}}$ obtidos para *G. marginata* e *A. pyricollum* considerando todos os ambientes de luz ($n = 30$) foram, respectivamente, 44,1% e 29,3%. Por outro lado, incrementos significativos para $TRA_{PP_{[Fv/Fm]50}}$ com o aumento

na disponibilidade de luz foram obtidos apenas para *G. marginata* (Figura 2B). Corroborando com os resultados apresentados na Figura 1B, os valores de $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$ diferiram significativamente entre espécies. Os valores médios de $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$ para *G. marginata* em $0,7 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ e $18,2 \text{ mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ foram, respectivamente, 12,1% ($n = 5$) e 18,3% ($n = 5$), ao passo que o valor m\u00e9dio de $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$ para *A. pyricollum* para todos os ambientes de luz foi de 9,4% ($n = 30$).

FIGURA 2: Relações os valores do teor relativo de \u00e1gua (TRA) onde ocorrem perdas de 10% (A) e 50% (B) da raz\u00e3o Fv/Fm ($TRA_{PP[Fv/Fm]10}$ e $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$, respectivamente) para plantas jovens de *G. marginata* e *A. pyricollum* em fun\u00e7\u00e3o da disponibilidade de luz no ambiente de crescimento (LDI). $n = 30$



Foram encontrados efeitos significativos dos níveis de luz para TCR, RAF e TAL e diferenças significativas entre espécies foram verificadas apenas para TCR e RAF. Incrementos nos valores médios de TCR (Figura 3A) e TAL (Figura 3C), e decréscimos nos valores médios de RAF (Figura 3B) com o aumento na disponibilidade de luz foram encontrados para as duas espécies. A partir de aproximadamente $2 \text{ mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ os valores de TCR foram visivelmente maiores para *G. marginata* do que para *A. pyricollum*, chegando a aproximadamente $9 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, para *G. marginata*, e $5 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, para *A. pyricollum*, nos valores mais altos de LDI (Figura 3A). Os valores máximos de TAL encontrados para *G. marginata* e *A. pyricollum* nos níveis mais altos de LDI ($18,2 \text{ mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) que foram de aproximadamente $0,18 \text{ mg cm}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ (Figura 3C).

Foram observadas quedas significativas para RMF nas duas espécies com os incrementos em LDI, sendo que os valores obtidos para essa variável de alocação de biomassa para *G. marginata* foram significativamente maiores em relação aos valores obtidos para *A. pyricollum* (Tabela 3, Figura 4A). Por outro lado, não foram verificados efeitos significativos de LDI em RMC para as duas espécies, as quais diferiram significativamente em relação a essa variável de alocação de biomassa (Tabela 3). Os valores médios de RMC para *G. marginata* e *A. pyricollum* considerando todos os ambientes de luz foram, respectivamente, 0,3 e 0,4 ($n = 30$). Foram observados incrementos significativos de RMR com os incrementos em LDI (Tabela 3, Figura 4C), no entanto, não houve efeito significativo de espécies nos valores dessa variável de alocação de biomassa. Considerando as duas espécies ($n = 60$) os valores médios de RMR em $0,7 \text{ mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ e $18,2 \text{ mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ foram, respectivamente, 0,3 e 0,4.

FIGURA 3: Relações entre a taxa de crescimento relativo (TCR, A), a razão de área foliar (RAF, B) e a taxa assimilatória líquida (TAL, C) para plantas jovens de *G.marginata* e *A. pyricollum* em função da disponibilidade de luz no ambiente de crescimento (LDI). n = 30

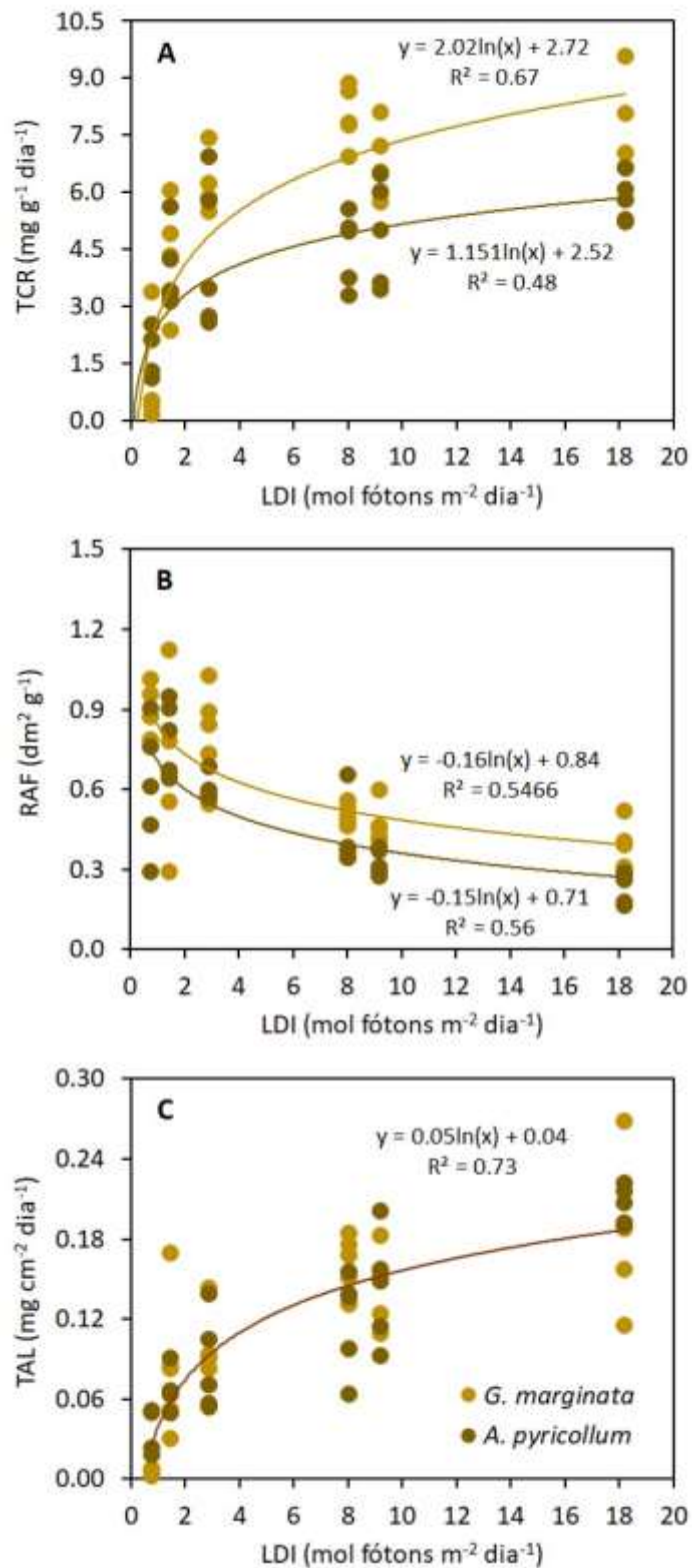
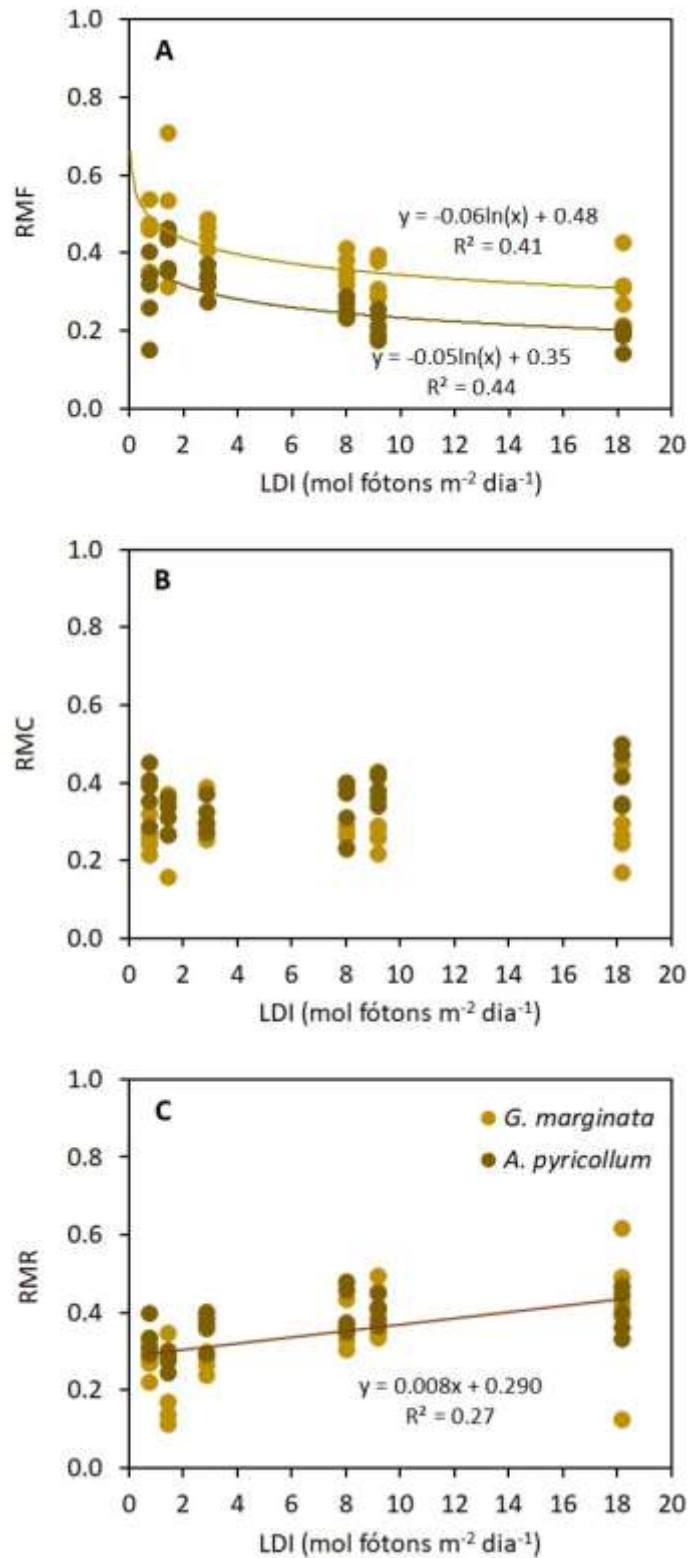
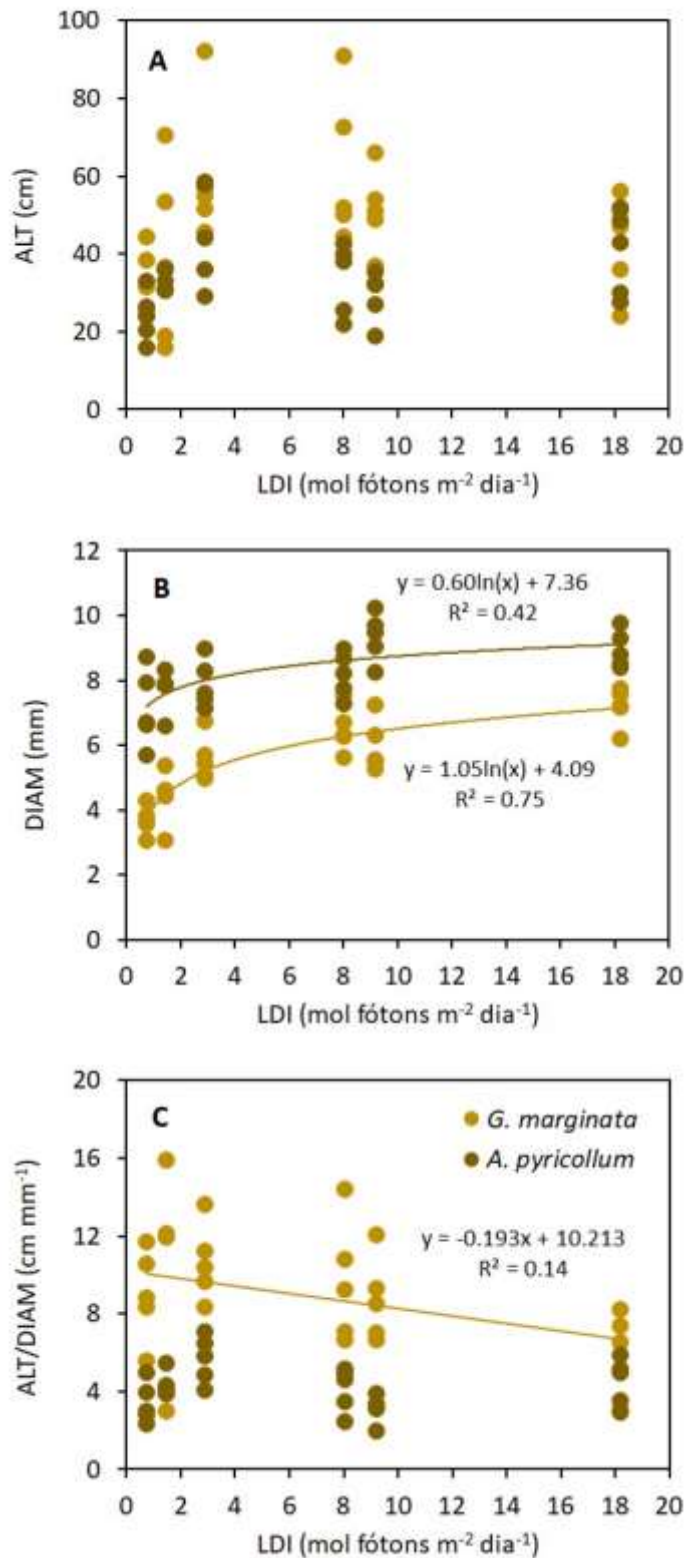


FIGURA 4: Relações entre as alocações de biomassa para folhas (RMF, A), caules (RMC, B) e raízes (RMR, C) para plantas jovens de *G. marginata* e *A. pyricollum* em função da disponibilidade de luz no ambiente de crescimento (LDI). n = 30



Não foram observados incrementos significativos nos valores de ALT com aumento de LDI para as duas espécies, as quais diferiram significativamente entre si (Tabela 3, Figura 5A). Os valores médios de ALT para *G. marginata* e *A. pyricollum*, independentemente do ambiente de luz ($n = 30$) foram, respectivamente, 48,1 cm e 34,2 cm. Foram verificados incrementos significativos para a variável DIAM com os incrementos nos níveis de luz para as duas espécies, as quais diferiram significativamente entre si (Tabela 3, Figura 5B). Os valores médios de DIAM em 0,7 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ($n = 5$) e 18,2 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ($n = 5$) para *G. marginata* foram, respectivamente, 3,7 mm e 7,2 mm. Ao passo que os valores médios de DIAM em 0,7 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ($n = 5$) e 18,2 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ($n = 5$) para *A. pyricollum* foram, respectivamente, 7,1 mm e 9,0 mm. Efeitos significativos dos níveis de luz para a razão ALT/DIAM foram verificados apenas para *G. marginata*, cujos valores decresceram com o aumento de LDI\os (Tabela 3, Figura 5C). Os valores médios da razão ALT/DIAM foram significativamente maiores para *G. marginata* em relação a *A. pyricollum* (Tabela 3, Figura 5C). Os valores médios da razão ALT/DIAM para *G. marginata* em 0,7 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ e 18,2 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ foram, respectivamente, 9,0 cm mm^{-1} ($n = 5$) e 6,1 cm mm^{-1} ($n = 5$), ao passo que o valor médio da razão ALT/DIAM para *A. pyricollum* para todos os ambientes de luz foi de 4,2 cm mm^{-1} ($n = 30$).

FIGURA 5: Relações entre o diâmetro (DIAM, A), a altura das plantas (ALT, B) e a razão ALT/DIAM (C) para plantas jovens de *G. marginata* e *A. pyricollum* em função da disponibilidade de luz no ambiente de crescimento (LDI). n = 30



7. DISCUSSÃO

A disponibilidade de luz exerce influência marcante nas características e na performance fisiológica das plantas, isto é, desempenha papel crucial como fonte primária de energia para o processo fotossintético, fundamental para o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Valladares et al. 2016). A falta ou o excesso deste recurso provoca respostas adaptativas nas plantas, levando ao desenvolvimento de características morfológicas e fisiológicas que visam otimizar os processos de captura e uso da luz (Givnish, 1988; Mathur et al., 2018). Florestas tropicais úmidas são ecossistemas complexos, onde vários fatores do ambiente físico e biológico afetam a performance ecofisiológica das espécies que regeneram no sub-bosque. De acordo com Chazdon; Fetcher (1984) e Valladares et al. (2000) em florestas tropicais úmidas os valores de DLI variam entre 0,2 e 0,6 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ no subosque, e entre 13 e 34 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ em clareiras de tamanho médio a grande. Assim, os valores de LDI aos quais as plantas foram expostas ao longo do experimento corroboram com os valores médios numa faixa que corresponde ao subosque até clareiras de tamanho médio em florestas tropicais úmidas. Além disso, considerando os valores médios de LDI de 30 a 35 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ em regiões tropicais (Poorter et al., 2019) os valores de LDI no menor e no maior ambiente de luz obtidos ao longo do experimento (0,7 e 18 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$, respectivamente) corresponderam a aproximadamente 2% e 56% do pleno sol, respectivamente. Uma vez que todas as plantas das duas espécies sobreviveram aos 238 dias de duração do experimento, pode-se considerar que mesmo em valores muito baixos de disponibilidade de luz (menos do que 1 mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ou 2% do pleno sol) os indivíduos jovens de *G. marginata* e *A. pyricollum* conseguem manter um balanço de carbono que permita a manutenção dos seu processos metabólicos básicos e a sobrevivência.

Num estudo realizado com dez espécies de angiospermas, com diferentes estratégias de tolerância a seca, Trueba et al. (2019) verificaram que o modelo exponencial foi aquele que melhor explicou as relações entre perda na eficiência fotoquímica em relação a desidratação foliar para sete espécies, enquanto que o modelo sigmoidal foi aquele que melhor explicou as perdas na eficiência fotoquímica para três espécies. Ainda no estudo de Trueba et al. (2019) as três espécies em que o modelo sigmoidal melhor explicou as relações entre a perda da eficiência

fotoquímica e a desidratação foliar foram *Comarostaphylis diversifolia* (Ericaceae), *Heteromeles arbutifolia* (Rosaceae) e *Quercus agrifolia* (Fagaceae), ambas de clima mediterrâneo da América do Norte. Além disso, para a única espécie de clima tropical no estudo de Trueba et al. (2019), *Lantana camara* (Verbenaceae) (uma espécie de clima tropical seco e ampla distribuição nas florestas pantropicais), o modelo exponencial foi aquele que melhor explicou a perda da eficiência fotoquímica em função da desidratação foliar. Além disso, assim como reportado por Mielke et al. (2023), para nove espécies de árvores nativas da Mata Atlântica, no presente estudo o modelo exponencial foi aquele que melhor explicou as respostas da perda na eficiência fotoquímica durante a desidratação foliar, independentemente do ambiente de luz. Embora ainda existam poucos estudos sobre desidratação foliar severa com base na emissão de fluorescência da clorofila reportados na literatura, a resposta exponencial para a perda da eficiência fotoquímica em relação a desidratação foliar parece ser uma característica de árvores de ocorrência natural em florestas tropicais, particularmente, em florestas tropicais úmidas.

Os valores médios de $TRA_{PP[Fv/Fm]10}$ e $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$ obtidos no presente estudo para as duas espécies se encontram dentro das faixas de valores previamente reportados por Trueba et al. (2019) e Mielke et al. (2023). Os valores médios de $TRA_{PP[Fv/Fm]10}$ e $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$ para *G. marginata* (44,1% e 15,2%, respectivamente) foram muito próximos aos valores médios reportados por Mielke et al. (2023) para *Apeiba tibourbou* (Malvaceae), *Gallesia integrifolia* (Phytolacaceae) e *Byrsonima stipulacea* (Malpighiaceae), as quais foram classificadas como espécies de árvores tropicais com tolerância intermediária do aparelho fotossintético em relação a desidratação foliar. Por outro lado, os valores médios de $TRA_{PP[Fv/Fm]10}$ e $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$ para *A. pyricollum* (29,3% e 9,4%, respectivamente) foram próximos aos valores mínimos reportados por Trueba et al. (2019), ou seja, 28,58% para *Salvia canariensis* (Lamiaceae) e 4,94% para *Cercocarpus betuloides* (Rosaceae), respectivamente, e por Mielke et al. (2023), ou seja, 28,7% e 7,5%, respectivamente, para *Trema micrantha* (Cannabaceae). Esses resultados são indicativos de que *A. pyricollum* apresenta perdas percentuais de 10% e 50% para a razão Fv/Fm em valores relativamente baixos de TRA, próximos das espécies mais tolerantes à desidratação foliar reportadas nos estudos de Trueba et al. (2019) e Mielke et al. (2023). Dessa forma, os valores médios de $TRA_{PP[Fv/Fm]10}$ e $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$ obtidos no presente estudo são indicativos de que *A. pyricollum* apresenta uma maior tolerância do aparelho

fotossintético em relação a desidratação foliar do que *G. marginata* e, conseqüentemente, uma maior capacidade de sobreviver a períodos de secas severas ocasionais.

Comparativamente com outras espécies arbóreas nativas da Mata Atlântica, os valores máximos de TCR para as duas espécies foram relativamente baixos, mas semelhantes aos valores reportados por outros autores para espécies clímax ou consideradas como tolerantes à sombra. Por exemplo, Clifton-Cardoso et al. (2008) reportaram valores de TCR de 8,57 mg g⁻¹ dia⁻¹ para plantas jovens de *Swartzia macrostachya* (Fabaceae), uma espécie com sementes recalcitrantes e considerada como tolerante à sombra, crescendo durante 112 dias em aproximadamente 50% do pleno sol. Por outro lado, Costa et al. (2019) e Mielke et al. (2023) reportaram valores médios de TCR entre 20 a 25 mg g⁻¹ dia⁻¹ para plantas jovens de *Cariniana legalis* (Lecythidaceae) crescendo nessas mesmas condições de disponibilidade de luz do presente estudo (aproximadamente 50% do pleno sol). Dessa forma, embora outros fatores, além da disponibilidade de luz, como temperatura do ar, necessidade nutricional e condições prévias de crescimento das mudas no viveiro, possam ter afetado o crescimento inicial das plantas, com base nos valores de TCR obtidos no presente estudo é possível inferir que plantas jovens das duas espécies apresentam crescimento lento durante a fase de estabelecimento, nos primeiros meses após o plantio.

A TCR é uma variável amplamente utilizada em estudos de crescimento de plantas e é dependente de um componente fisiológico (TAL) e outro morfológico (RAF) (Hunt et al., 2002). Enquanto que a TAL está relacionada com o balanço de carbono em escala de planta inteira (fotossíntese menos respiração), a RAF está relacionada com a alocação do carbono assimilado para o aumento da superfície de captura de luz. Uma vez que a TAL é dependente da fotossíntese e, conseqüentemente, da disponibilidade de luz no ambiente de crescimento, tanto a TAL como a TCR tendem a aumentar conforme aumenta a disponibilidade de luz. Por outro lado, conforme diminui a incidência de luz no ambiente de crescimento, o aumento da RAF é uma estratégia utilizada pela maioria das espécies vegetais com o objetivo de aumentar a superfície de captura de luz para a realização da fotossíntese. Esses padrões foram observados para as duas espécies no presente estudo, assim como em estudos prévios publicados com outras espécies arbóreas de ambiente tropical úmido (Costa et al., 2019; Pereira et al., 2019; Mielke et al., 2023). No presente estudo os valores

médios de TCR e RAF foram significativamente superiores para *G. marginata* em comparação com *A. pyricollum*. Por outro lado, não houve diferença significativa entre as espécies para TAL. Embora não tenham sido realizadas medições de fotossíntese e respiração, esse fato é um indicativo de que os maiores valores de TCR observados para *G. marginata* estão relacionados com a maior alocação do carbono assimilado para a captura de luz nessa espécie. Esse fato também pode ser evidenciado pelos maiores valores de RMF verificados para *G. marginata* em relação a *A. pyricollum*.

Segundo Valladares; Niinemets (2008) a tolerância à sombra em árvores que regeneram no interior da floresta pode ser decorrente de duas estratégias principais, sendo uma delas associada com o ganho líquido de carbono (Givnish, 1988) e a outra com a defesa e armazenamento (Kitajima, 1994). De acordo com a estratégia do ganho líquido de carbono, na sombra densa do sub-bosque da floresta as plantas tolerantes tendem a otimizar a eficiência do uso da luz, mantendo altos valores de fotossíntese e alocando mais carbono para a captura de luz e o crescimento (Givnish, 1988). Por outro lado, a estratégia da defesa e armazenamento considera que espécies mais tolerantes à sombra podem apresentar baixos valores de TCR, uma vez que tendem a alocar uma grande parte do carbono assimilado para o armazenamento de reservas e a defesa contra patógenos e herbívoros (Kitajima, 1994). Assim, a maior alocação de carbono para a captura de luz em *G. marginata* comparativamente com *A. pyricollum* é uma evidência de que as duas espécies apresentam estratégias distintas de tolerância à sombra. Ou seja, *G. marginata* apresenta características que permitem maximizar o ganho líquido de carbono em função da disponibilidade de luz, enquanto *A. pyricollum* apresenta características mais relacionadas com a estratégia de defesa e armazenamento.

Além das diferenças no crescimento e na alocação de biomassa, os valores médios de ALT, DIAM e da razão ALT/DIAM também são evidências de que as duas espécies apresentam diferentes estratégias de tolerância a sombra. Ou seja, os maiores valores de ALT para *G. marginata* em relação a *A. pyricollum* e o aumento da razão ALT/DIAM em relação à diminuição da disponibilidade de luz nessa espécie, além da diminuição de RMR com a diminuição da disponibilidade de luz para as duas espécies, são indicativos de que *G. marginata* apresenta uma clara tendência em investir mais no crescimento da parte aérea buscando assim maximizar a captura de luz para a fotossíntese. Por outro lado, os valores significativamente superiores do DIAM obtidos para *A. pyricollum* em relação a *G. marginata*, além dos baixos valores

da razão ALT/DIAM obtidos para essa espécie, são indicativos de que *A. pyricollum* apresenta tendência em armazenar mais reservas no caule; uma estratégia conservativa importante em situações onde a dinâmica na abertura e fechamento de clareiras no dossel da floresta pode limitar substancialmente a chegada de luz no sub-bosque e, conseqüentemente, a assimilação de carbono pela fotossíntese.

A razão ALT/DIAM é um importante indicador da qualidade de mudas utilizadas em plantios florestais (Carneiro, 1995; Avelino et al., 2021). De acordo com Haase (2008), menores valores da relação ALT/DIAM indicam mudas mais robustas e com maior resistência ao estresse ambiente, como vento e seca. Além disso, menores valores da razão ALT/DIAM podem estar relacionados com o armazenamento de reservas no caule, a qual pode ser uma importante estratégia para lidar com a fome de carbono em situações de déficit hídrico (McDowel et al., 2008; O'Brien et al., 2014). Ou seja, em situações de seca moderada ou severa ocorre o fechamento dos poros estomáticos a fim de evitar a perda excessiva de água, diminuindo assim a absorção e a assimilação do carbono da atmosfera. Assim, os menores valores da razão ALT/DIAM e de $TRA_{PP[Fv/Fm]10}$ e $TRA_{PP[Fv/Fm]50}$ obtidos para *A. pyricollum* em relação a *G. marginata*, são indicativos de que *A. pyricollum*, além de apresentar uma maior tolerância a períodos de sombra densa causadas pelo fechamento intermitente de clareiras no dossel da floresta, também apresenta características que poderão permitir a sobrevivência em períodos de secas severas, ocasionadas pelas mudanças climáticas. Tais características evidenciam claramente a necessidade do uso de diferentes estratégias de manejo para as duas espécies.

O desenvolvimento de sistemas agroecológicos em ambientes tropicais úmidos surge como uma abordagem importante e inovadora para conciliar as demandas agrícolas com relação às mudanças climáticas. A agroecologia incentiva várias estratégias para aprimorar e diversificar os sistemas agrícolas de produção, tornando-os mais complexos do que as monoculturas, capazes de se adaptar e resistir aos efeitos das mudanças climáticas. Policultivos, por exemplo, são mais estáveis e menos suscetíveis a perda de rendimento durante períodos de estresse hídrico (Scherber, 2022; Altieri, et al., 2015). Portanto, é necessária uma mudança na gestão dos agroecossistemas que possa contribuir para sustentar a produção agrícola, aliando a diversidade biológica de espécies, manejo do solo, serviços ecossistêmicos e ciclagem de nutrientes, práticas que asseguram maior resiliência às mudanças climáticas. A inserção de espécies florestais em sistemas agroecológicos otimiza o

rendimento econômico a longo prazo, levando em consideração a resiliência desses sistemas frente aos eventos climáticos extremos. No presente estudo foram observadas diferentes respostas fisiológicas de *A. pyricollum* e *G. marginata* submetidas a diferentes ambientes de luz. As duas espécies, que são de importância econômica pela qualidade da sua madeira, se mostraram indicadas para compor sistemas agroecológicos mais ricos, biodiversos e resilientes a eventos climáticos extremos. Considerando que são espécies que podem levar muitos anos para se tornarem indivíduos adultos, essas plantas deverão tolerar a ocorrência de vários eventos climáticos extremos ao longo dos seus ciclos de vida.

Padrões nos comportamentos climáticos em larga escala podem causar efeitos potenciais, tanto nos sistemas humanos, quanto naturais, pois a vulnerabilidade de um agroecossistema depende da sua incapacidade de responder aos efeitos de uma determinada variação ambiental (Altieri et al., 2015; Lin et al., 2008) e os sistemas agrícolas de modo geral, são naturalmente mais vulneráveis a perturbações ambientais. Sendo assim, a conservação das espécies nativas desempenha um papel importante na resiliência dos agroecossistemas, contribuindo para que as comunidades agrícolas se adaptem as variações climáticas, além de que, sistemas agroflorestais adotam estratégias de conservação dessas espécies e a presença das espécies nativas, por sua vez, fornece produtos comercializáveis, além de sombra e outros serviços ecossistêmicos. Devido a isso, a forma como a vegetação do sub-bosque será afetada pelas mudanças climáticas merece a atenção de estudos científicos, pois a sombra nesses ambientes pode desempenhar papel importante na mitigação dos efeitos negativos das mudanças climáticas globais (Valladares, 2016; Leaky, 2014).

A agroecologia surge como uma alternativa viável para mitigação dos efeitos negativos das mudanças climáticas globais a partir da diversificação de culturas e uso de sistemas agroflorestais que promovem resiliência, reduzindo a vulnerabilidade dos sistemas de produção a eventos climáticos extremos, como inundações ou seca severa. Ao contrários dos sistemas agrícolas atuais altamente dependentes de insumos agrícolas externos, a agroecologia promove a diversidade e a conservação da biodiversidade, fortalecendo agroecossistemas locais e protegendo espécies ameaçadas. Perturbações sejam elas bióticas ou abióticas em larga escala podem ser influenciadas pelo nível de biodiversidade presente nos sistemas agrícolas,

associados a conservação dos recursos naturais, estoques de carbono e criação de microclimas favoráveis (Altieri et al., 2015).

Com base na abordagem experimental do presente estudo, as duas espécies podem ser recomendadas para plantações de enriquecimento florestal, visando aumentar a resiliência dos agroecossistemas tropicais frente as mudanças climáticas. Porém, como demonstraram os resultados sobre desidratação letal de folhas, mudas de *A. pyricollum* apresentam características que devem permitir maior capacidade de sobrevivência e resiliência a secas severas ocasionais do que *G. marginata*.

8. CONCLUSÕES

Com base nas condições em que o experimento foi realizado foi possível concluir que: (i) foram encontradas diferenças significativas entre as espécies para a tolerância à desidratação foliar letal, sendo que *G. marginata* apresentou quedas de 10% e 50% na razão F_v/F_m em valores significativamente mais altos de TRA do que *A. pyricollum*, além de ter sido a única das duas espécies que apresentou aumento significativo nos valores de $TRA_{PP[F_v/F_m]50}$ com o aumento na disponibilidade de luz; (ii) as duas espécies avaliadas apresentaram estratégias de tolerância a sombra distintas, ou seja, *G. marginata* apresenta características que permitem maximizar o ganho líquido de carbono em função da disponibilidade de luz, enquanto *A. pyricollum* apresenta características mais relacionadas com a estratégia de defesa/armazenamento; e (iii) as duas espécies podem ser recomendadas para plantios de enriquecimento florestal em sistemas agroecológicos, no entanto, *A. pyricollum* apresenta características que deverão permitir uma maior capacidade de sobrevivência das mudas quando da ocorrência de secas severas ocasionais do que *G. marginata*.

9. REFERÊNCIAS

ALTIERI, Miguel. A. et al. Agroecology and the design of climate change-resilient farming systems. *Agronomy for Sustainable Development*, v. 35, n. 3, p. 869-890, 2015.

ALTIERI, Miguel A. *Agroecology: principles and strategies for designing sustainable*

farming systems. Agroecology in action, 2000.

ALTIERI, M. A. Agroecology: a new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, [S.l.], v. 27, p. 27-46, 1989.

ÁLVAREZ-CANSINO, L. et al. Turgor loss point predicts survival responses to experimental and natural drought in tropical tree seedlings. *Ecology*, v. 103, p. e3700, 2022.

AMADOR, D. B. Restauração de ecossistemas com sistemas agroflorestais. Restauração de ecossistemas naturais. Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais – FEPAF. São Paulo. Botucatu, 2003.

AVALOS, G. Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rain forests. *Revista de Biología Tropical*, San José, v. 67, n. 2, p. 53-77, Apr. 2019

AVELINO, N. R. et al. Alocação de biomassa e indicadores de crescimento para a avaliação da qualidade de mudas de espécies florestais nativas. *Ciência Florestal*, v. 31, p. 1733-1750, 2022.

BARTLETT, M. K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecological Letters*, v. 15, n. 5, p. 393-405, 2012.

BELLARD, C. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, v. 23, n. 12, p. 1376-1386, 2014.

BROWNE, Luke et al. Increased mortality of tropical tree seedlings during the extreme 2015–16 El Niño. *Global Change Biology*, v. 27, n. 20, p. 5043-5053, 2021.

BURGHARDT, M. et al. Ecophysiological adaptations of water relations of *Teucrium chamaedrys* L. to the hot and dry climate of xeric limestone sites in Franconia (Southern Germany). *Flora*, v. 203, p. 3-13, 2008.

CAPORAL, F. R.; COSTABEBER, J. A. Agroecologia: enfoque científico e estratégico. *Agroecologia e Desenvolvimento Rural Sustentável*, v. 3, n. 2, p. 13-16, 2002.

CARNEIRO, J. G. A. Produção e controle de qualidade de mudas florestais. Curitiba: UFPR; FUPEF; UNEF. 451 p., 1995

CARVALHO, P. E. R. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, 2006.

CECCHERINI, G. et al. Magnitude and frequency of heat and cold waves in recent decades: the case of South America. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, v. 16, n. 3, p. 821-831, 2016.

CERQUEIRA, A. F. et al. Photosynthetic plasticity of young plants of *Carpotroche brasiliensis* (Raddi) A. Gray, Achariaceae. *Trees*, v. 32, p. 191-202, 2018.

CHAZDON, R. L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, v. 72, p. 553-564, 1984.

CIFUENTES, L.; MORENO, F. Trait coordination at leaf level explains the resistance to excess light stress in shade-tolerant tropical tree species. *Tree Physiology*, v. 42, n. 7, p. 1325-1336, 2022.

CLIFTON-CARDOSO, B. C. et al. Germination and seedling growth of *Dimorphandra jorgei* MF Silva and *Swartzia macrostachya* Benth. var. *riedelii* Cowan. *New Forests*, v. 35, p. 15-31, 2008.

COSTA, G. S. et al. Physiological and growth strategies of two Cariniana species in response to contrasting light availability. *Flora*, v. 258, p. 151427, 2019.

DOS SANTOS PEREIRA, H. A. et al. Photosynthesis, growth, and biomass allocation responses of two Inga species to contrasting light. *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 41, p. 1-9, 2019.

DOS SANTOS, V. A. H. F.; FERREIRA, M. J. Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? A light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting. *Forest Ecology and Management*, v. 460, p. 117900, 2020.

FAGUNDES, M. D. C. et al. Growth and phenotypic plasticity of two tropical tree species under low light availability. *Journal of Plant Ecology*, v. 14, n. 2, p. 270-279, 2021.

FERREIRA, E. P. de B.; STONE, L. F.; MARTIN-DIDONET, C. C. G. População e atividade microbiana do solo em sistema agroecológico de produção. *Revista Ciência Agronômica*, v. 48, p. 22-31, 2017.

GATEAU-REY, L. et al. Climate change could threaten cocoa production: Effects of 2015-16 El Niño-related drought on cocoa agroforests in Bahia, Brazil. *PLoS ONE*, v. 13, n. 7, p. e0200454, 2018.

GINDABA, J.; ROZANOV, A.; NEGASH, L. Response of seedlings of two Eucalyptus and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. *Forest Ecology and Management*, v. 201, p. 119-129, 2004.

GIVNISH, T. J. Adaptation to Sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, v. 15, p. 63-92, 1988.

GROSSNICKLE, S. C. Importance of root growth in overcoming planting stress. *New Forest*, v. 30, n. 2, p. 273–294, 2005.

GUIMARÃES, Z. T. M.; DOS SANTOS, V. A. H. F.; FERREIRA, M. J. Chlorophyll a fluorescence parameters are related to the leaf economics spectrum of tropical tree species in a mixed plantation. *Trees*, v. 36, n. 2, p. 763-775, 2022.

HAASE, D. L. Understanding forest seedling quality: measurements and interpretation. *Tree Planters Notes, Athens*, v. 52, n. 2, p. 24-30, 2008.

HASEGAWA, T. et al. Extreme climate events increase risk of global food insecurity and adaptation needs. *Nature Food*, v. 2, n. 8, p. 587-595, 2021.

HUNT, R. et al. A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany*, v. 90, p. 485-488, 2002.

IPBES. Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. UN-IPBES, 2019. Disponível em: <https://ipbes.net/>.

JENTSCH, A.; BEIERKUHNLIN, C. Research frontiers in climate change: effects of extreme meteorological events on ecosystems. *Comptes Rendus Geoscience*, v. 340, n. 9-10, p. 621-628, 2008.

JOHN, G. P.; HENRY, C.; SACK, L. Leaf rehydration capacity: Associations with other indices of drought tolerance and environment. *Plant, Cell & Environment*, v. 41, p. 2638–2653, 2018.

KENZO, T. et al. Artificial shade shelters mitigate harsh microclimate conditions and enhance growth in tropical tree seedlings planted in degraded land. *Tropics*, v. 29, n. 4, p. 121-132, 2021.

KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, v. 98, p. 419-428, 1994.

LIN, B. B.; PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. Synergies between agricultural intensification and climate change could create surprising vulnerabilities for crops. *Bioscience*, v. 58, n. 9, p. 847-854, 2008.

LIN, J.; QIAN, T. A new picture of the global impacts of El Niño-Southern Oscillation. *Scientific Reports*, v. 9, n. 1, p. 17543, 2019.

MATHUR, S.; JAIN, L.; JAJOO, A. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants.

Photosynthetica, v. 56, p. 354-365, 2018.

MAXWELL, S. L. et al. Conservation implications of ecological responses to extreme weather and climate events. *Diversity and Distributions*, v. 25, n. 4, p. 613-625, 2019.

MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, v. 178, n. 4, p. 719–739, 2008.

MIELKE, M. S. et al. Does leaf net carbon gain and damage explain the minimum thresholds of light for shade tolerance in seedlings of an emergent rainforest tropical tree? *Trees*, p. 1-15, 2023.

MIELKE, M. S. et al. Photochemical efficiency and lethal leaf dehydration in seedlings of nine tropical tree species. *New Forests*, p. 1-17, 2023.

NODARI, R. O.; GUERRA, M. P. A agroecologia: estratégias de pesquisa e valores. *Estudos Avançados*, v. 29, p. 183-207, 2015.

NOVA GONZALEZ, A. Agricultura agroecológica, seguridad y soberanía alimentaria. *Estudios del Desarrollo Social*, v. 10, n. 1, e1, abr. 2022.

O'BRIEN, M. J. et al. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nature Climate Change*, v. 4, n. 8, p. 710–714, 2014.

OPPENHEIMER, H. R.; LESHEM, B. Critical thresholds of dehydration in leaves of *Nerium oleander* L. *Protoplasma*, v. 61, p. 302–321, 1966.

PBMC. Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas. Base científica das mudanças climáticas. Contribuição do Grupo de Trabalho 1 ao Primeiro Relatório de Avaliação Nacional do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas. Sumário Executivo GT1. PBMC, Rio de Janeiro, Brasil, 2013. 24 p.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; NTAGKAS, N.; SIEBENKÄS, A.; MÄENPÄÄ, M.;

MATSUBARA, S.; PONS, T. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, v. 223, p. 1073–1105, 2019.

PRENNER, G.; CARDOSO, D. Flower development of *Goniorrhachis marginata* reveals new insights into the evolution of the florally diverse detarioid legumes. *Annals of Botany*, v. 119, n. 3, p. 417–432, 2017.

RAPPAPORT, D.; MONTAGNINI, F. Tree species growth under a rubber (*Hevea brasiliensis*) plantation: native restoration via enrichment planting in southern Bahia, Brazil. *New Forest*, v. 45, p. 715–732, 2014.

RIFAI, S. W.; LI, S.; MALHI, Y. Coupling of El Niño events and long-term warming leads to pervasive climate extremes in the terrestrial tropics. *Environmental Research Letters*, v. 14, n. 10, p. 105002, 2019.

ROLIM, S. G.; PIOTTO, D. *Silvicultura e tecnologia de espécies da mata atlântica*. Rona Editora, 2018.

ROMANELLI, J. P. et al. Biodiversity responses to restoration across the Brazilian Atlantic Forest. *Science of The Total Environment*, v. 821, p. 153403, 2022.

SAMBUICHI, R. H. R.; MIELKE, M. S.; PEREIRA, C. E. (Org.). *Nossas árvores: conservação, uso e manejo de árvores nativas no sul da Bahia*. 2ª. ed. [S. l.]: Editus, 2019. 304 p. ISBN 9788574555430.

SCHERBER, Christoph. *Agroecology—Reconciling biodiversity and production in farming systems*. *Basic and Applied Ecology*, 2022.

SMITH, M. D. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *Journal of Ecology*, v. 99, n. 3, p. 656–663, 2011.

SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species

differing in successional status. *Brazilian Journal of Botany*, v. 26, n. 1, p. 35–47, 2003.

TIAN, Y. et al. Shade tolerance and suitability of tree species for planting in rubber plantations. *Southern Forests*, v. 78, p. 11–18, 2015.

TRUEBA, Santiago et al. Thresholds for leaf damage due to dehydration: declines of hydraulic function, stomatal conductance and cellular integrity precede those for photochemistry. *New Phytologist*, v. 223, n. 1, p. 134-149, 2019.

VALLADARES, F.; LAANISTO, L.; NIINEMETS, Ü.; ZAVALA, M. A. Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecology & Diversity*, v. 9, p. 237-251, 2016.

VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R. W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, v. 81, n. 7, p. 1925-1936, 2000.

VALLADARES, F. et al. Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecology & Diversity*, v. 9, n. 3, p. 237-251, 2016.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 39, p. 237-257, 2008.

WEINBERGER, P.; ROMERO, M.; OLIVA, M. Ein methodischer Beitrag zur Bestimmung des subletalen (kritischen) Wassersättigungsdefizits. *Flora*, v. 161, p. 555–561, 1972.

WIDIYATNO et al. Selection of dipterocarp species for enrichment planting in a secondary tropical rainforest. *Forest Science and Technology*, v. 16, n. 4, p. 206-215, 2020.

YEONG, K. L.; REYNOLDS, G.; HILL, J. K. Enrichment planting to improve habitat quality and conservation value of tropical rainforest fragments. *Biodivers Conserv*, v.

25, p. 957–973, 2016.

ZANINI, A. M. et al. The effect of ecological restoration methods on carbon stocks in the Brazilian Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, v. 481, p. 118734, 2021.

ZIVCAK, Marek et al. Photosynthetic responses of sun- and shade-grown barley leaves to high light: is the lower PSII connectivity in shade leaves associated with protection against excess of light? *Photosynthetic Research*, v. 119, n. 3, p. 339-354, 2014.

ZWIENER, Victor P. et al. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic Forest. *Global Ecology and Biogeography*, v. 27, n. 3, p. 298-309, 2018.