

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Atividade Fotossintética e Crescimento Inicial em espécies lenhosas do Bioma Cerrado:
Implicações para recuperação de áreas degradadas

Ludmilla Bezerra de Almeida

Uberlândia – MG

Fevereiro, 2021

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Atividade Fotossintética e Crescimento Inicial em espécies lenhosas do Bioma Cerrado:
Implicações para recuperação de áreas degradadas

Ludmilla Bezerra de Almeida

Prof. Dra. Maria Cristina Sanches

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Uberlândia
como parte dos requisitos para a
obtenção do título Mestre em
Biologia Vegetal.

Uberlândia – MG

Fevereiro, 2021

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

A447
2021 Almeida, Ludmilla Bezerra de, 1997-
Atividade Fotossintética e Crescimento Inicial em
espécies lenhosas do Bioma Cerrado: Implicações para
recuperação de áreas degradadas [recurso eletrônico] /
Ludmilla Bezerra de Almeida. - 2021.

Orientadora: Maria Cristina Sanches.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de
Uberlândia, Pós-graduação em Biologia Vegetal.
Modo de acesso: Internet.
Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2021.102>
Inclui bibliografia.
Inclui ilustrações.

1. Botânica. I. Sanches, Maria Cristina ,1968-
(Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-
graduação em Biologia Vegetal. III. Título.

CDU: 581

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:

Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
 Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal
 Rua Ceará s/n, Bloco 2D, Sala 19A - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
 Telefone: (34) 3225-8640 - www.ppgbv.ib.ufu.br - bioveg@inbio.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Biologia Vegetal				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico nº 72 / PPGBV				
Data:	vinte e cinco de fevereiro de 2021	Hora de início:	14:00	Hora de encerramento:	17:30
Matrícula do Discente:	11912BVE007				
Nome do Discente:	LUDMILLA BEZERRA DE ALMEIDA				
Título do Trabalho:	Atividade fotossintética e crescimento inicial em espécies lenhosas do Bioma Cerrado: implicações para recuperação de áreas degradadas				
Área de concentração:	Biologia Vegetal				
Linha de pesquisa:	Processos em Biologia Vegetal				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Medidas morfo-fisiológicas na seleção de espécies potenciais para uso em recomposição de área degradadas				

Reuniu-se por web conferência em sala do Google Meeting - pelo link <https://meet.google.com/pye-aitu-vxh> , a banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, assim composta: Professores Doutores: Julieta Andrea Silva de Almeida (IAC); Ailton Gonçalves Rodrigues Júnior (PNPD/PPGBV/INBIO/UFU) e Maria Cristina Sanches (INBIO/UFU), orientador(a) do(a) candidato(a).

Ressalta-se que a Dra. Julieta Andrea Silva de Almeida (IAC) estava em Campinas - SP e os demais membros da banca e o discente participaram da cidade de Uberlândia - MG.

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Maria Cristina Sanches, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato(a), agradeceu a presença do público e concedeu ao Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e

o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado(a).

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Ailton Gonçalves Rodrigues Junior, Usuário Externo**, em 25/02/2021, às 17:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Maria Cristina Sanches, Professor(a) do Magistério Superior**, em 25/02/2021, às 17:39, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Julieta Andrea Silva de Almeida, Usuário Externo**, em 25/02/2021, às 17:40, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2576266** e o código CRC **0189DB51**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por ter a oportunidade de estar em Uberlândia realizando a pós-graduação. Segundo ao apoio dos meus pais, eles foram muito importantes nesse processo, sem eles certamente eu não teria como fazer o mestrado. Depois a minha orientadora Maria Cristina Sanches e seu esposo Marco Boselli por toda a ajuda durante esses dois anos. Agradeço também aos meus amigos da pós-graduação que contribuíram para a realização do trabalho com apoio moral e presença: Jean Corrêa Fontelas, Ruan Lucas Morgini, Marco Túlio Arantes; e aos meus amigos de fora também que foram indispensáveis nesta jornada: Salmo Azambuja de Oliveira, Jhonatta Rodrigues, Marcelo Rodrigues.

Agradeço à Profa. Dra. Maria Cristina Sanches, Profa. Dra. Julieta Andrea Silva da Almeida, Dr. Ailton Gonçalves Rodrigues Júnior e a Prof Dra. Juliana Marzinek por terem aceitado compor a banca de defesa da minha dissertação.

Agradeço ao Projeto Cemig P&D GT 0602 – Projeto Fênix pelo apoio financeiro. Agradeço ao Programa de pós-graduação em Biologia Vegetal por auxílio, tanto em informações quanto financeiro em diárias. Agradeço também a professora Juliana Marzinek pela colaboração em parte dos dados.

Demais agradecimentos vão para as organizações de fomento FAPEMIG, pela concessão do MINI-PAM, a Universidade Federal de Uberlândia – UFU, ao Instituto de Biologia e ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	7
LISTA DE TABELAS.....	9
SIGLAS.....	10
RESUMO.....	11
ABSTRACT.....	12
1. INTRODUÇÃO.....	13
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	17
2.1 Obtenção das plântulas e condições experimentais.....	17
2.2 Medidas fisiológicas.....	19
2.2.1 Medidas da fluorescência da clorofila <i>a</i>.....	19
2.2.2 Medidas do Índice de clorofila Falker	21
2.2.3 Análise de Trocas gasosas	21
2.3 Medidas de Crescimento.....	22
2.3.1 Altura, diâmetro do caule e área foliar	22
2.3.2 Área Foliar específica , Razão de área foliar e razões de massa do caule, das folhas e da raiz.....	23
2.3.3 Taxa de Crescimento Relativo e Taxa de Assimilação Líquida	23
2.4 Análise dos dados	24
3.RESULTADOS.....	24
3.1 Análises microclimáticas.....	24
3.2 Fluorescência da clorofila <i>a</i>.....	26
3.3 Índice de clorofila Falker	29
3.4 Trocas gasosas	31
3.5 Altura, diâmetro do caule, número de folhas e massa seca	34
3.6 Particionamento de biomassa, taxa crescimento relativo e taxa de assimilação líquida ...	35
4. DISCUSSÃO.....	37
5. CONCLUSÃO	47
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Fotos dos tratamentos a pleno sol (A) e na sombra (B) e os indivíduos das espécies *Inga laurina* (C) e *Lithraea molleoides* (D) a pleno sol (Direita) e na sombra (Esquerda)..... 18
- Figura 2.** Curso diário das variáveis microclimáticas. Os gráficos a direita de cima para baixo dizem respeito as variáveis de PAR (PPFD) (A e B), Temperatura (Temperature) (C e D), Umidade relativa (UR%) (E e F) e Diferença de pressão atmosférica (DPVatm) (G e H) do tratamento sombreado (Shade). Já os gráficos a esquerda da figura de cima para baixo correspondem ao tratamento de pleno sol (Full Sun). As barras presentes nos gráficos de PAR mostram o erro padrão dos pontos avaliados 26
- Figura 3.** Curso diário dos dias 15 de julho (A e C) e 11 de setembro de 2020 (B e D). Dados de Fv/Fm das espécies *Inga laurina* (A e B) e *Lithraea molleoides* (C e D) para os tratamentos de pleno sol (Full sun) e Sombra (Shade). N = 6. As barras presentes mostram o erro padrão das espécies avaliadas 27
- Figura 4.** Curso diário da razão $\Delta F/F_m'$ (A, B, C e D) e ETR (E, F, G e H) nos dias 15 de julho (A, C, E e G) e 11 de setembro (B, D, F e H) das espécies *Inga laurina* (A, B, E e F) e *Lithraea molleoides* (C, D, G e H). Em cada gráfico estão presentes os tratamentos a pleno sol (Full sun) e sombra (Shade). N = 6. As barras acima dos quadrados representam o erro padrão de cada avaliação 29
- Figura 5.** Valores médios do índice de clorofila Falker para clorofila a, b, a/b e total das espécies *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* em quatro datas diferentes. Avaliações estão acompanhadas de erro padrão, barras acima dos valores. N = 10. Letras diferentes acima do erro padrão indicam diferença significativa entre os tratamentos sol (Full Sun) e sombra (Shade) de acordo com o teste de Tukey a 5% 31
- Figura 6.** Valores médios de taxa de assimilação líquida de CO₂ (ACO₂), condutância estomática (gs), transpiração (E) e eficiência do uso da água (A/E) de *Inga laurina* (A, C, E e G) e *Lithraea molleoides* (B, D, F e H) sob tratamento a pleno sol (Full Sun) e Sombra (Shade) em duas datas nos meses de julho e setembro. N = 6. Os dados apresentam a média e o erro padrão. As letras acima do erro padrão indicam o resultado do teste estatístico (Teste de Tukey a 5%) 33
- Figura 7.** Curvas das taxas de assimilação líquida de CO₂ (ACO₂) em razão do aumento do PPFD de *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* sob tratamento a pleno sol (Full Sun) e Sombra (Shade). As linhas em vermelho mostram a tendência dos dados. Os dados apresentam a média e o erro padrão (n = 7) 34
- Figura 8.** Valores médios da razão raiz parte aérea (R:PA), Razão de Massa de Caule (RMC), Razão de Massa de Folha (RMF) e Razão de Massa de Raiz (RMR) das espécies de *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* nos tratamentos de pleno sol (Full Sun) e Sombra (Shade). Os dados apresentam a média e o erro padrão e a diferença estatística, representada pelas letras em cima do erro padrão. Teste de Tukey com p < 0,05. N = 10..... 36

Figura 9. Valores médios da Área Foliar Específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF), Taxa de Crescimento Relativo (TCR) e Taxa de Assimilação Líquida (TAL) das espécies de *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* nos tratamentos de pleno sol (Full Sun) e Sombra (Shade). Os dados apresentam a média e o erro padrão e a diferença estatística, representada pelas letras em cima do erro padrão. Teste de Tukey com $p < 0,05$. N = 10 37

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Variáveis de crescimento das espécies *L. molleoides* e *I. laurina* submetidas à pleno sol e sombra. Valores médios de altura (cm), diâmetro do caule (mm), número de folhas (Nº Folhas), área foliar (AF total cm²), massa seca do caule (MS Caule g), das folhas (MS Folhas g), da raiz (MS Raiz g) e total (MS Total g). As medidas estão seguidas pelo seu erro padrão entre parênteses. As letras que mostram resultado do testes estatísticos das espécies entre os tratamentos de pleno sol e sombra (n = 10)..... 35

SIGLAS

ACO₂: Assimilação líquida de CO₂

AFE: Área foliar específica

AF: Área foliar

Cl_a: Clorofila *a* (ver ICF_a)

Cl_b: Clorofila *b* (ver ICF_b)

Cl_{a/b}: Clorofila *a/b*

Cl_{tot}: Clorofila total

ΔF/F_m' : Rendimento Quântico efetivo

DPV_{atm}: Diferença de Pressão Atmosférica

E: Transpiração

ETR: Taxa de transporte de elétrons

F_v/F_m: Rendimento Quântico potencial

g_s: Condutância estomática

ICF_a: Índice de Clorofila *a*

ICF_b: Índice de Clorofila *b*

MS: Massa seca

PPFD: Radiação Fotossinteticamente Ativa

PCF: Ponto de Compensação Fotossintética

PSF: Ponto de Saturação Fotossintética

RAF: Razão de área foliar

RH%: Relative Humidity

RMF: Razão de Massa Foliar

RMC: Razão de Massa do Caule

RMR: Razão de Massa da Raiz

R:PA: Razão Raiz/ Parte Aérea

TAL: Taxa de Assimilação Líquida

TCR: Taxa de Crescimento relativo

RESUMO

O cerrado é um bioma amplo com alta extensão geográfica ocupando originalmente 2.000.000 de km², cerca de 23% do território nacional. Mesmo sendo considerado um *hotspot* de biodiversidade, este está ameaçado. Estima-se que cerca de 50% do território original do Cerrado é destinado a agricultura. Nestas áreas há a retirada da cobertura vegetal implicando em mudanças microclimáticas na região, levando ao desaparecimento de espécies não tolerantes a estas condições. Plantas nativas que passam por essa alteração brusca das condições ambientais estão sujeitas a fatores estressantes, como a fotoinibição, caracterizada como redução das taxas fotossintéticas em decorrência do aumento da intensidade luminosa. Muitas espécies do Cerrado possuem um alto potencial plástico com capacidade do indivíduo expressar um fenótipo diferente de acordo com as condições ambientais. A luz é uma das condições limitantes no estabelecimento, crescimento e sobrevivência de espécies de porte arbóreo em florestas tropicais principalmente na fase juvenil. Portanto conhecer as respostas das plantas em ambientes contrastantes de luz torna-se importante para a realização de práticas de manejo e reflorestamento. Sendo assim, este trabalho teve como objetivo avaliar o crescimento inicial e potencial fotossintético em plantas juvenis de *Inga laurina* (Fabaceae) e *Lithraea molleoides* (Anacardiaceae) ambas nativas do Bioma Cerrado sob condições de luz diferentes. O objetivo deste trabalho foi 1) investigar a existência e a influência da fotoinibição seja dinâmica ou crônica no processo de crescimento sob condições contrastantes de luz e 2) avaliar as mudanças na distribuição de biomassa dos indivíduos estudados e a atividade fotossintética em ambientes contrastantes de luz. O experimento foi conduzido na Universidade Federal de Uberlândia. Cem mudas de cada espécie, *L. molleoides* e *I. laurina*, foram obtidas por meio de compra do viveiro florestal do Instituto Brasileiro de Florestas. Vinte e cinco indivíduos de cada espécie foram colocados no tratamento a pleno sol, e 65 na sombra por 95 dias. Durante o período experimental foram realizados cursos diários das variáveis microclimáticas nos tratamentos de sol e sombra, com quantificação da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD), temperatura, umidade Relativa e DPV_{atm}. Além disso, medidas de fluorescência da clorofila, Índice de clorofila *a*, *b*, total e razão *a/b*, trocas gasosas, curvas de luz da assimilação fotossintética e medidas de crescimento, massa seca, partição de biomassa e taxa de crescimento relativo e taxa de assimilação líquida foram realizadas. *L. molleoides* apresentou alta capacidade de ajuste fotossintético, com valores mais altos das variáveis de fluorescência e Índice de clorofila na sombra. Já as maiores razões de clorofila *a/b*, taxa de assimilação máxima de CO₂, variáveis de massa seca, partição de biomassa da raiz, taxa de crescimento relativo e taxa de assimilação líquida foram observadas a pleno sol em *L. molleoides*. Na sombra, *L. molleoides* obteve aumentos das taxas de Razão de Massa Foliar (RMF), Área Foliar Específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF). *I. laurina* mostrou ajuste fotossintético entre os tratamentos avaliados, com maiores valores de fluorescência e índices de clorofila em ambiente sombreado, e maior taxa de assimilação máxima de CO₂ na sombra. Adicionalmente maiores valores de AFE e RAF foram observados na sombra em *I. laurina*. Para ambas as espécies ocorreu a existência de fotoinibição, sendo mais acentuada na espécie *I. laurina* a pleno sol. As espécies estudadas apresentam estratégias diferentes de ocupação e estabelecimento de modo que na sua fase inicial *L. molleoides* tende a ser pioneira e *I. laurina* mais tolerante a sombra. *L. molleoides* é mais indicada para restauração de áreas mais abertas, enquanto que *I. laurina* para áreas que apresentam algum nível de sombreamento.

Palavras chave: *Aclimação, Restauração ambiental, Crescimento inicial, Fotossíntese, Distribuição de biomassa, Fotoinibição dinâmica, Pioneira, tolerância ao sombreamento, Lithraea molleoides, Inga laurina.*

ABSTRACT

The cerrado is a large biome with a high geographical extension, originally occupying 2,000,000 km², about 23% of the national territory. Even though it is considered a biodiversity hotspot, it is under threat. It is estimated that about 50% of the original territory of the Cerrado is destined for agriculture. In these areas there is the removal of the vegetation cover, implying microclimatic changes in the region, leading to the disappearance of species not tolerant to these conditions. Native plants that undergo this sudden change in environmental conditions are subject to stressful factors, such as photoinhibition, characterized by a reduction in photosynthetic rates due to the increase in light intensity. Many species of the Cerrado have a high plastic potential with ability of the individual to express a different phenotype according to environmental conditions. Light is one of the limiting conditions in the establishment, growth and survival of species of arboreal species in tropical forests, mainly in the juvenile phase. Therefore, knowing the responses of plants in contrasting light environments becomes important for carrying out management and reforestation practices. Therefore, this work aimed to evaluate the initial growth and photosynthetic potential in juvenile plants of *Inga laurina* (Fabaceae) and *Lithraea molleoides* (Anacardiaceae) both native to the Cerrado Biome under different light conditions. The objective of this work was 1) to investigate the existence and influence of photoinhibition, whether dynamic or chronic, in the growth process under contrasting light conditions and 2) to evaluate changes in the biomass distribution of the studied individuals and the photosynthetic activity in contrasting light environments. The experiment was conducted at the Federal University of Uberlândia. One hundred seedlings of each species, *L. molleoides* and *I. laurina*, were obtained by purchasing the forest nursery of the Brazilian Forestry Institute. Twenty-five individuals of each species were placed in the treatment in full sun, and 65 in the shade for 95 days. During the experimental period, daily courses of microclimatic variables were performed in sun and shade treatments, with quantification of PPFD, temperature, relative humidity and DPV_{atm}. In addition, chlorophyll fluorescence measurements, chlorophyll index a, b, total and a/b ratio, gas exchange, photosynthetic assimilation light curves and growth measures, dry mass, biomass partition and relative growth rates and net assimilation rate were carried out. *L. molleoides* showed high capacity for photosynthetic adjustment, with higher values of fluorescence variables and chlorophyll index in the shade. The biggest a/b ratios, maximum CO₂ assimilation rate, dry mass variables, root biomass partition, relative growth rate and liquid assimilation rate at full sun in *L. molleoides*. In the shade, *L. molleoides* obtained increases in the rates of Leaf Mass Ratio (LMF), Specific Leaf Area (SLA), Leaf Area Ratio (LAR). *I. laurina* showed a lower photosynthetic adjustment between the treatments evaluated. With higher values of fluorescence and chlorophyll indexes in shaded environment, and higher rate of maximum assimilation of CO₂ in the shade. In addition, higher values of SLA and LAR were observed in the shade in *I. laurina*. For both species, photoinhibition occurred, being more accentuated in *I. laurina* in full sun. The studied species present different occupation and establishment strategies so that in its initial phase, *L. molleoides* tends to be a pioneer and *I. laurina* is more shade tolerant. *L. molleoides* is more suitable for restoring more open areas, while *I. laurina* for areas that have some level of shading.

Keywords: *Acclimation, Environmental restoration, Initial growth, Photosynthesis, Biomass partitioning, dynamic photoinhibition, pioneer, shade tolerant, Lithraea molleoides, Inga laurina.*

1. INTRODUÇÃO

A luz solar é importante para os seres vivos, pois é por meio dela que ocorre a renovação dos ciclos ecológicos e a distribuição inicial de energia e nutrientes na cadeia alimentar. Por meio das plantas parte da energia provinda da luz solar é transformada em energia química através da fotossíntese. Quando esta adentra na biosfera, está compreendida entre os comprimentos de onda de 290 a 3.000 nm, sendo parte dela absorvida pela camada de ozônio, pelas concentrações de oxigênio na atmosfera, pelo vapor de água e CO₂ presentes no ar (LARCHER, 2000). Diante da heterogeneidade dos ambientes quanto a variação de relevo, concentração de gases atmosféricos e variações microclimáticas se estabelece, portanto, uma importância nestas medições, como umidade e temperatura em determinada altitude e latitude em estudos relacionados a comunidade vegetal existente (LARCHER, 2000).

O cerrado é um bioma amplo com alta extensão geográfica ocupando originalmente 2.000.000 de km², cerca de 23% do território nacional. Este se estende desde regiões na floresta amazônica até em fragmentos isolados no norte de São Paulo e em regiões periféricas do Paraná com altitudes que variam de 0 a 1800m (RATTER *et al.*, 1997). Seu clima é tropical do tipo Aw com chuvas concentradas entre os meses de outubro a março e um período de estiagem de abril a setembro, com médias pluviométricas que variam de 1.600 a 1.900 mm anuais e temperaturas médias entre 19°C a 20°C durante o ano (ALVARES *et al.*, 2013).

As fitofisionomias do Bioma Cerrado compreendem desde formações florestais, com dossel fechado e árvores que atingem de 12 a 15 m a ambientes como os campos com predomínio de gramíneas e com cobertura gradual de arbustos e pequenas árvores (RATTER *et al.*, 1997). Mesmo sendo considerado um bioma com alta diversidade de espécies, este está ameaçado, sendo considerado um hotspot mundial de biodiversidade (MYERS *et al.*, 2000). Estima-se que cerca de 50% do território original do Cerrado é destinado a agricultura (KLINK & MACHADO, 2005a; BEUCHLE *et al.*, 2015; DIAS *et al.*, 2017). A alteração de áreas

naturais em campos de agricultura é um dos principais motivos de degradação do cerrado (DIAS *et. al.*, 2017) . Além disso, a fragmentação de habitats, invasão de espécies exóticas nas áreas nativas, erosão do solo, assim como outros fatores são consequências da ocupação desenfreada do bioma (KLINK & MACHADO, 2005b; DOS SANTOS *et. al.*, 2021). As áreas degradadas tem a retirada da cobertura vegetal implicando em mudanças microclimáticas na região, como por exemplo o aumento da intensidade luminosa, da amplitude térmica e a diminuição das taxas de umidade relativa (BULLOCK, 2000), que levam ao desaparecimento de espécies não tolerantes a estas condições.

Em formações florestais naturais, como o cerradão, a intensidade luminosa que chega ao solo é bem reduzida quando comparada a áreas mais abertas, com mudanças na qualidade espectral em razão da absorção dos raios solares na região vermelho do espectro pelas folhas do dossel (BAZZAZ, 1979; SOUZA & VÁLIO, 2003; PEARCY, 2007). Dessa forma a cobertura vegetal do ambiente atua como um filtro dos espectros menores reduzindo as razões de vermelho/vermelho longo (BALLARÉ *et. al.* 1997), e conseqüentemente as variações na temperatura.

Plantas nativas que passam por essa alteração brusca das condições ambientais estão sujeitas a diversos fatores estressantes, dentre eles a fotoinibição. A fotoinibição é caracterizada como redução das taxas fotossintéticas em decorrência do aumento da intensidade luminosa (LAMBERS *et. al.*, 2008). A fotoinibição em si é considerada um mecanismo de proteção presente nas folhas que dissipa a alta energia recebida do espectro fotossinteticamente ativo gerando uma redução temporária da taxa de rendimento quântico da fotossíntese (LAMBERS *et. al.*, 2008). Geralmente as folhas levam algumas horas para reestabelecer os valores de rendimento quântico, condição denominada fotoinibição dinâmica. O problema se estabelece quando a fotoinibição está associada a outras condições de estresse, como restrição hídrica, onde há a inibição do sistema de reparo dos fotossistemas levando a condição de fotoinibição

crônica e em último caso a morte do indivíduo (ADIR & OHAD, 1992; ANDERSSON *et. al.*, 2001; ARO *et. al.*, 1993; LAMBERS, 2008). Para avaliar a existência e o nível de fotoinibição presente nas folhas das plantas submetidas a altas intensidades luminosas se utiliza a razão F_v/F_m , que é o rendimento quântico potencial (LAMBERS, 2008). A razão F_v/F_m indica um número relativo a quantidade de centros de reação abertos para o processo fotossintético. Em uma planta não fotoinibida o valor da razão F_v/F_m alcança valores próximos a 0,8 (LAMBERS, 2008). A recuperação de indivíduos expostos a algum tipo de estresse depende apenas da sua resposta a essas novas condições ambientais, ou seja, sua capacidade de aclimatação no meio (SANCHES *et. al.*, 2017). Neste sentido, as plantas exibem mudanças morfológicas e fisiológicas alterando seu fenótipo diante de diferentes condições ambientais (VALLADARES *et. al.*, 2006; VALLADARES & NIINEMETS, 2008; GRATANI, 2014).

Espécies tolerantes a sombra são tipicamente mais suscetíveis a fotoinibição, pois além de apresentar menor plasticidade fotossintética, seu crescimento é mais lento (SOUZA & VÁLIO, 2003). *Carpotroche brasiliensis* é uma espécie nativa de mata Atlântica que apresentou baixos valores de plasticidade quando submetida a diferentes condições luminosas, indicando ser tolerante a sombra (CERQUEIRA *et. al.*, 2018). Por outro lado, as plantas pioneiras tendem a apresentar maiores taxas de crescimento e altas capacidades de ajuste fotossintético independente das condições luminosas (KITAJIMA, 1994; SOUZA & VÁLIO, 2003). Porém existem plantas que compartilham as características de ambos os grupos indicando um contínuum nas respostas morfofisiológicas em função da disponibilidade de luz (BARROS *et. al.*, 2012; MENGARDA *et. al.*, 2012; SANCHES *et. al.*, 2017; MENDONÇA *et. al.*, 2020).

Estudos realizados com espécies nativas de Cerrado mostram mudanças em traços morfológicos e fisiológicos de plantas submetidas a diferentes condições luminosas. Em ambientes mais fechados é comum as espécies apresentarem maiores valores de área foliar específica, razão de área foliar, menores taxas de saturação e compensação luminosa, maiores

de Razões F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ e dos teores de clorofila (BARROS *et. al.*, 2012; CERQUEIRA *et. al.*, 2018; COSTA *et. al.*, 2019; PEREIRA *et. al.*, 2019). Já em ambiente com altas intensidades luminosas é comum o surgimento de maiores valores de assimilação de CO_2 , condutância estomática, transpiração e menores valores das taxas de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$. Além de maiores valores de ETR, menores valores de clorofila, área foliar específica, maior investimento na raiz e maiores taxas de crescimento (BARROS *et. al.*, 2012; CERQUEIRA *et. al.*, 2018; COSTA *et. al.*, 2019; PEREIRA *et. al.*, 2019).

Inga laurina (Sw.) Willd. é uma espécie pertencente a família Fabaceae, faz associação com bactérias fixadoras de N incorporando este elemento no solo (SILVA *et. al.*, 2010). É Nativa dos biomas da Mata Atlântica e Cerrado. No Cerrado ocupa diversas fitofisionomias, que variam de campos rupestres e restingas a matas ombrófilas e semidecíduais (REFLORA, 2020). *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. pertence a família Anacardiaceae e é encontrada em quase todo o país, dentro do Cerrado, Mata Atlântica, pampa e pantanal (REFLORA, 2020). Sempre está associada a áreas antrópicas. Estudos realizados com *I.laurina* e *L.molleoides* mostram que estas exibem características bem diferentes. Enquanto que *I.laurina* demonstra ter baixa capacidade fotossintética em restinga e matas decíduais (PIREDA *et. al.*, 2019), *L.molleoides*, não apresenta muitas diferenças nas trocas gasosas e quantidades de clorofila de folhas de sol e sombra (DIAS *et. al.*, 2007).

Muitas espécies do Cerrado possuem um alto potencial plástico com capacidade do indivíduo expressar um fenótipo diferente de acordo com as condições ambientais (BARROS *et. al.*, 2012; GRATANI, 2014; CALZAVARA, 2017; RONQUIM *et. al.*, 2018). A luz é uma das condições limitantes no estabelecimento, crescimento e sobrevivência de espécies de porte arbóreo em florestas tropicais (LAMBERS 2008; IIDA *et. al.*, 2014; LAURANS *et al.*, 2014) principalmente na fase juvenil. Portanto conhecer as respostas das plantas em ambientes contrastantes de luz torna-se importante para a realização de práticas de manejo e

reflorestamento. Além disso, com o atual cenário de degradação ambiental e mudanças climáticas a Organização das Nações Unidas declarou esta década como sendo a década de restauração de ecossistemas (ONU, 2020) tornando ainda mais importante pesquisas que suportem o tema.

Diante das informações apresentadas este trabalho tem como objetivo avaliar o crescimento inicial e potencial fotossintético em plantas jovens de *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* ambas nativas do Bioma Cerrado sob condições de luz diferentes. Como objetivo específico pretende-se: 1) investigar a existência e a influência da fotoinibição seja dinâmica ou crônica no processo de crescimento sob condições contrastantes de luz e 2) avaliar a atividade fotossintética e as mudanças na distribuição de biomassa dos indivíduos estudados em ambientes diferentes de luz.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Obtenção das plântulas e condições experimentais

O experimento foi conduzido na Universidade Federal de Uberlândia no Instituto de Biologia, Bloco 2D na cidade de Uberlândia, MG (18° 53'08" S 48° 15' 36" W). A região apresenta clima do tipo Cwa (ALVARES *et. al.*, 2013) caracterizado por invernos secos de Abril a Setembro e verões chuvosos de Outubro a Março. A média de pluviosidade anual varia de 1400 a 1700mm e temperaturas máximas e mínimas variando entre 27 °C a 30°C e 18°C respectivamente (HARIDASAN & ARAÚJO, 2005).

Para a realização do experimento, cem mudas de cada espécie, *Inga laurina* e *Lithraea molleoides*, foram obtidas por meio de compra do viveiro florestal do Instituto Brasileiro de Florestas (IBF) em maio de 2020. Quando chegaram ao Instituto, as mudas acondicionadas em tubetes de 55 ml contendo substrato do próprio fabricante (casca de pinus, casca de arroz, fosfato natural e NPK) apresentavam 10 meses de idade. As mudas

foram mantidas em casa de vegetação com irrigação automática do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia – UFU, campus Umuarama por 25 dias. Após esse período, as mudas foram transferidas para vasos de 3L contendo substrato próprio do IBF, areia e vermiculita na proporção 2:1:1. Após 3 dias as mudas foram divididas em dois tratamentos pleno sol e sombra. O tratamento a pleno sol foi montado em área externa do bloco 2D da UFU, campus Umuarama. Uma cerca foi montada para a demarcação das plantas (Figura 1A). Vinte e cinco indivíduos de cada espécie foram colocados neste espaço, que foi forrado com serrapilheira para proteger a lateral dos vasos do aquecimento em decorrência da luz solar. Já tratamento correspondente a sombra foi instalado em viveiro presente no Instituto de Biologia. O viveiro, construído no Jardim Experimental do INBIO, é coberto por tela sombrite 50% e cercado por diversas árvores as quais impõe um sombreamento adicional (Figura 1B).

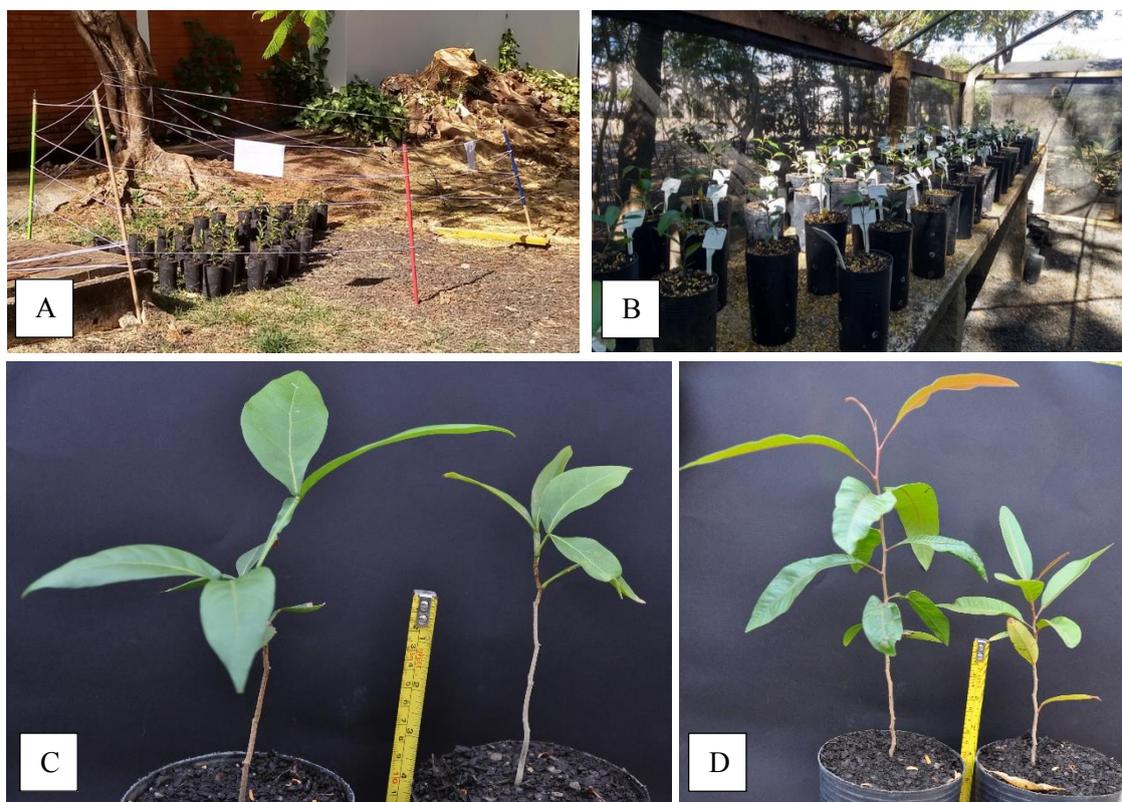


Figura 1. Fotos dos tratamentos a pleno sol (A) e na sombra (B) e os indivíduos das espécies *Inga laurina* (C) e *Lithraea molleoides* (D) a pleno sol (Direita) e na sombra (Esquerda) no final do experimento.

Cerca de 65 mudas de cada espécie foram mantidas no tratamento correspondente à sombra. Nesta fase 10 mudas foram utilizadas para registro inicial de crescimento. Medidas como altura, diâmetro na base do caule, número de folhas, áreas foliar foram tomadas. Deste modo, logo que o experimento foi instalado, as mudas de *I. laurina* apresentavam 12,39 ($\pm 0,35$) cm de altura; 2,73 ($\pm 0,15$) mm de diâmetro na base do caule, 5,1 ($\pm 0,67$) folhas e 26,89 ($\pm 2,13$) cm² de área foliar total. Já *L. molleoides* apresentou 10,04 ($\pm 1,03$) cm, 1,89 ($\pm 0,13$) mm, 8,8 ($\pm 0,32$) e 29,27 ($\pm 1,44$) cm² respectivamente de altura, diâmetro, número de folhas e área foliar total. Em seguida foi feita a determinação da massa seca. Os dados da massa seca inicial foram usados para compor os valores da taxa de crescimento relativo e da taxa de assimilação líquida. As mudas de *I. laurina* e *L. molleoides* foram mantidas a pleno sol e sombra, entre 10 de junho a 15 de setembro de 2020 totalizando 95 dias (Figura 1C e 1D). Durante todo período experimental as mudas foram irrigadas diariamente, a exceção em períodos de chuva e maior umidade.

Cursos diários das variáveis microclimáticas nos tratamentos de sol e sombra foram conduzidos durante o experimento em dias de céu claro com ausência de nuvens. O PPFD (densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo – $\lambda = 400-700$ nm) foi medido com o uso do sensor quântico da Licor (Licor-LI190) tendo como base 15 medidas pontuais ao longo do dia. Adicionalmente foram registrados a temperatura e umidade relativa do ar com uso de um termohigrômetro digital (Instruterm HT270 China). A partir dos dados de umidade relativa e temperatura foi possível calcular o Déficit de Pressão de Vapor atmosférico ($DPV_{atm} - kPa = e_s - e_a$) que corresponde a diferença entre a pressão parcial de saturação (e_s) e a pressão parcial atual (e_a) (JONES, 1992).

2.2 Medidas fisiológicas

2.2.1 Medidas da fluorescência da clorofila *a*

Medidas de fluorescência da clorofila foram realizadas com o uso do medidor de fluorescência modulada MINI-PAM (Mini-PAM, HeinzWalz, Effeltrich, Germany) nos dias 15 de julho e 11 de setembro de 2020. Por meio dele foram obtidos os dados de rendimento quântico potencial [$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$] que é calculado pela subtração da fluorescência máxima (F_m) pela mínima (F_0) e dividido pela fluorescência máxima (RIBEIRO *et al.*, 2005); do rendimento quântico efetivo [$(\Delta F/F_m' = F_{m'} - F_0)/F_{m'}$] que corresponde à subtração da fluorescência máxima ($F_{m'}$) pela mínima (F_0), dividido pela fluorescência máxima; e a taxa de transporte de elétrons ($ETR = \Delta F/F_m' \times PAR \times 0,84 \times 0,5$) que é calculada pela multiplicação do rendimento quântico efetivo com a radiação fotossinteticamente ativa, com a constante 0,84, que assume que parte da luz que incide sobre a folha não é absorvida. E o valor 0,5 é utilizado na multiplicação pois se assume que para cada elétron transportado se absorveu dois quanta (WHITE & CRITCHLEY, 1999).

A diferença entre o F_v/F_m e o $\Delta F/F_m'$ consiste no fato do F_v/F_m ser medido com o uso de um “dark leaf clip”, uma presilha que é colocada na folha para escurecer a região a ser medida, sendo mantida por 30 minutos e até o momento da medição. Essa metodologia permite ter um valor referente a todos os centros ativos presentes nas folhas medidas, portanto potencial. Já no rendimento quântico efetivo essas medidas são realizadas com o uso de um “leaf clip” (modelo 2030-B) ligado ao console e a fibra óptica utilizada na medição. Este leaf clip apresenta um sensor de medição de PAR de forma que se pode medir a quantidade de luz ao mesmo tempo em que se realiza a medida de fluorescência. Por meio deste leaf clip a fibra pode ser posicionada em direção a folha a uma distância estabelecida e o PAR obtido é o do ambiente, ou seja, as medidas são feitas no claro. O $\Delta F/F_m'$ informa um valor relativo a fluorescência de centros que estão sendo realmente utilizados na fotossíntese (GENTY *et al.*, 1989). As medidas de F_v/F_m foram feitas em três momentos, no pre-dawn, perto do meio-dia e ao fim da tarde, com o objetivo de avaliar a existência de

possível fotoinibição, dinâmica ou crônica. Já as medidas de $\Delta F/F_m'$ e ETR foram feitas durante a manhã, perto do meio dia e a tarde.

Todas as medições de fluorescência da clorofila supracitadas foram realizadas na primeira ou segunda folha expandida a partir do ápice em 6 indivíduos por espécie por tratamento.

2.2.2 Medidas do Índice de clorofila Falker

O Índice de Clorofila Falker (ICF) foi medido por meio do Clorofilog (CFL 1030 – Falker Ltda, Porto Alegre, Brasil), que leva em consideração as características de absorção dos pigmentos da clorofila *a* e *b*. Três medições foram realizadas por indivíduo e uma média foi gerada para compor o IFC com valores de clorofila *a* (Cl_a) e *b* (Cl_b). Dez indivíduos foram analisados por espécie por tratamento. O período de medição ficou entre o início da manhã ou final da tarde dos dias 15 de julho, 7 e 26 de agosto e 15 de setembro de 2020. As folhas analisadas compreendiam a primeira ou segunda já expandida a partir do ápice. Por meio da obtenção dos valores de Cl_a e Cl_b também foram calculados a clorofila total (Cl_{tot} = Cl_a + Cl_b) e a razão de clorofila *a* e *b* (Cl_a:*b* = Cl_a/Cl_b).

2.2.3 Análise de Trocas gasosas

Para a realização das medidas de trocas gasosas foi utilizado um analisador de trocas gasosas no infravermelho (infra-red gas analyser – IRGA, LcPro-SD ADC – UK) de sistema aberto. Sua análise consiste na comparação das concentrações de gases CO₂ e vapor de água do ar atmosférico e do ar presente na câmara onde a folha é analisada. Por meio dele foram obtidos os seguintes valores: Taxa de assimilação líquida de CO₂ (A_{CO₂} - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Condutância estomática (g_s – $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e Transpiração foliar (E – $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A partir desses valores calculou-se a eficiência do uso da água como a razão entre a assimilação de CO₂ dividido pela transpiração (A/E) (NOBEL, 2005). Tais medidas foram realizadas em

seis indivíduos por espécie e tratamento utilizando-se uma fonte de luz acoplada à câmara foliar onde o PAR foi ajustado a $1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nos meses de julho e setembro, no período da manhã (entre 8:30-10 h).

Curvas das taxas de assimilação de CO_2 em função do aumento da luz também foram realizadas entre os dias 14 a 20 de agosto no período matutino. As curvas foram feitas com 11 pontos em ordem decrescente de intensidade de luz: 2000, 1700, 1400, 1100, 800, 500, 200, 100, 50, 10 e $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo os valores das taxas de assimilação de CO_2 registrados após 2 minutos de estabilização. O ajuste de curva aos pontos experimentais foi feito com a seguinte função conforme adaptação de MONTEIRO & PRADO (2006):

$$y = P_1 - P_2 e^{-(P_3 x)}$$

Onde P_1 é taxa de assimilação máxima, P_2 e P_3 refere-se a parâmetro de ajuste e x corresponde ao PPFD. O valor do ponto de compensação luminoso foi obtido numericamente, usando a biblioteca `scipy.optimize`, para a condição $A_{\text{CO}_2} = 0$. Por meio da curva foram obtidos os valores de ponto de compensação e de saturação luminosa das plantas. As curvas foram realizadas em sete indivíduos por espécie por tratamento no período da manhã. Todas as análises de trocas gasosas foram realizadas na primeira ou segunda folha expandida contando a partir do ápice.

2.3 Medidas de Crescimento

2.3.1 Altura, diâmetro do caule e área foliar

Medidas de altura, diâmetro do caule, número de folhas foram realizadas com fim de caracterização no início e no final do experimento. A altura (cm) foi aferida com o auxílio de uma trena que foi posicionada no colo da planta até a sua gema apical caulinar, o diâmetro do caule (mm) foi medido com o uso de um paquímetro digital posicionado na base do caule. No início e final do experimento as 10 plantas que foram selecionadas para compor estas análises tiveram suas folhas retiradas e escaneadas e tratadas no programa

software Image J 1.31v (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>), com o objetivo de se obter suas áreas foliares.

Em seguida, as plantas foram retiradas do vaso, lavadas as raízes e separadas de acordo com os órgãos vegetativos: folhas, caule e raiz e colocadas em sacos de papel separados para secagem em estufa de circulação de ar forçada a 70°C por 48 horas. Após este período, foram pesadas em balança analítica para determinação de sua massa seca.

2.3.2 Área Foliar específica , Razão de área foliar e razões de massa do caule, das folhas e da raiz.

A área foliar específica (AFE cm² g⁻¹) foi calculada como a razão entre a área foliar total e massa seca das folhas. Já a RAF é a Razão de Área Foliar (RAF – cm² g⁻¹) que é a razão da Área Foliar Total pela Massa Seca Total da planta (MS total). Além dessas duas variáveis também foram calculadas a Razão de Massa Seca da Raiz (RMR), Caule (RMC) e Folhas (RMF) a partir da fórmula: MS do órgão/MS Total (HUNT, 1982).

2.3.3 Taxa de Crescimento Relativo e Taxa de Assimilação Líquida

A Taxa de Crescimento Relativo (TCR – mgg⁻¹ dia⁻¹) é a variável que expressa o aumento da massa seca por dias de experimento (unidade de tempo), quando comparado com peso inicial da planta (HUNT, 1982).

$$TCR = \frac{(\ln M_2 - \ln M_1)}{(t_2 - t_1)}$$

Onde: M_1 = massa da matéria seca total no tempo 1 (mg), M_2 = massa da matéria seca total no tempo 2 (mg), t_1 = tempo da primeira coleta (dias), t_2 = tempo da segunda coleta (dias), Ln = logaritmo natural.

A Taxa de Assimilação Líquida (TAL – mg¹ cm⁻² dia⁻¹) expressa o incremento de massa por unidade de área. A TAL é expressa pela fórmula:

$$TAL = \frac{(M2 - M1)}{(t2 - t1)} \times \frac{(\ln AF2 - \ln AF1)}{(AF2 - AF1)}$$

Onde: $M1$ = massa da matéria seca total no tempo 1 (mg), $M2$ = massa da matéria seca total no tempo 2 (mg), $t1$ = tempo da primeira coleta (dias), $t2$ = tempo da segunda coleta (dias), AF_1 = área foliar no tempo 1 (cm²), AF_2 = área foliar no tempo 2, Ln = logaritmo natural.

2.4 Análise dos dados

Os dados obtidos passaram pelo teste de normalidade por Lilliefors, análise de variância simples (One-Way ANOVA), e quando significativo eram submetidos também ao teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Caso estes não estivessem de acordo com os parâmetros exigidos pela ANOVA, transformações logarítmicas e pela raiz quadrada foram realizadas.

3.RESULTADOS

3.1 Análises microclimáticas

O PPF_D no ambiente de pleno sol apresentou pico entre 11:00 e 13:00 da tarde com valores compreendidos entre 1452,91 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no dia 26 de agosto e 1655,29 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em 2 de outubro (Figura 2A). Já em ambiente sombreado observam-se reduções nos valores de PPF_D. Essas reduções são maiores em agosto quando comparadas aos meses de setembro e início de outubro (Figura 2B). De forma geral, os valores médios de PPF_D a pleno sol variaram entre 28,09 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 559,75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pela manhã, 1334,98 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 1642,67 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ao meio dia e 68,44 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 846,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no final da tarde. Os valores médios do PPF_D em ambiente sombreado variaram entre 14,22 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 51,17 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pela manhã, 407,99 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 1047,97 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por volta do meio dia e 24,53 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 126,22 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no final da tarde.

Quanto a temperatura, a pleno sol os maiores valores ficam entre 36,5 °C no dia 11 de setembro e 40,2 °C no dia 2 de outubro. No ambiente sombreado a temperatura chegou a

alcançar valores entre 34,2 °C no dia 11 de setembro e 37,4 °C no dia 2 de outubro (Figura 2C e D). A umidade relativa apresentou diferenças entre as datas com maiores valores no período da manhã no início de agosto (Figura 2E e F). Em geral a pleno sol observa-se uma queda acentuada nos valores da UR em todos os períodos avaliados, mantendo-se no período da tarde com valores em 15% nos três últimos cursos diários. Sob sombreamento queda nos valores da UR ao longo do dia é mais lenta com valores variando de 37% em 06 de agosto a 16% em 02 de outubro (Figura 2E e F). O DPVatm apresentou um padrão semelhante ao da temperatura em ambos os tratamentos. No pleno sol os maiores valores foram observados no dia 2 de outubro com máxima de 6,11 kPa às 12:30. Na sombra os maiores valores das datas 6 e 26 de agosto ficaram entre 3,21 e 3,23 kPa por volta das 12:30. Já para as datas 11 de setembro e 2 de outubro os valores variaram entre 4,57 e 5,44 kPa entre as 12:00 e 13:00.

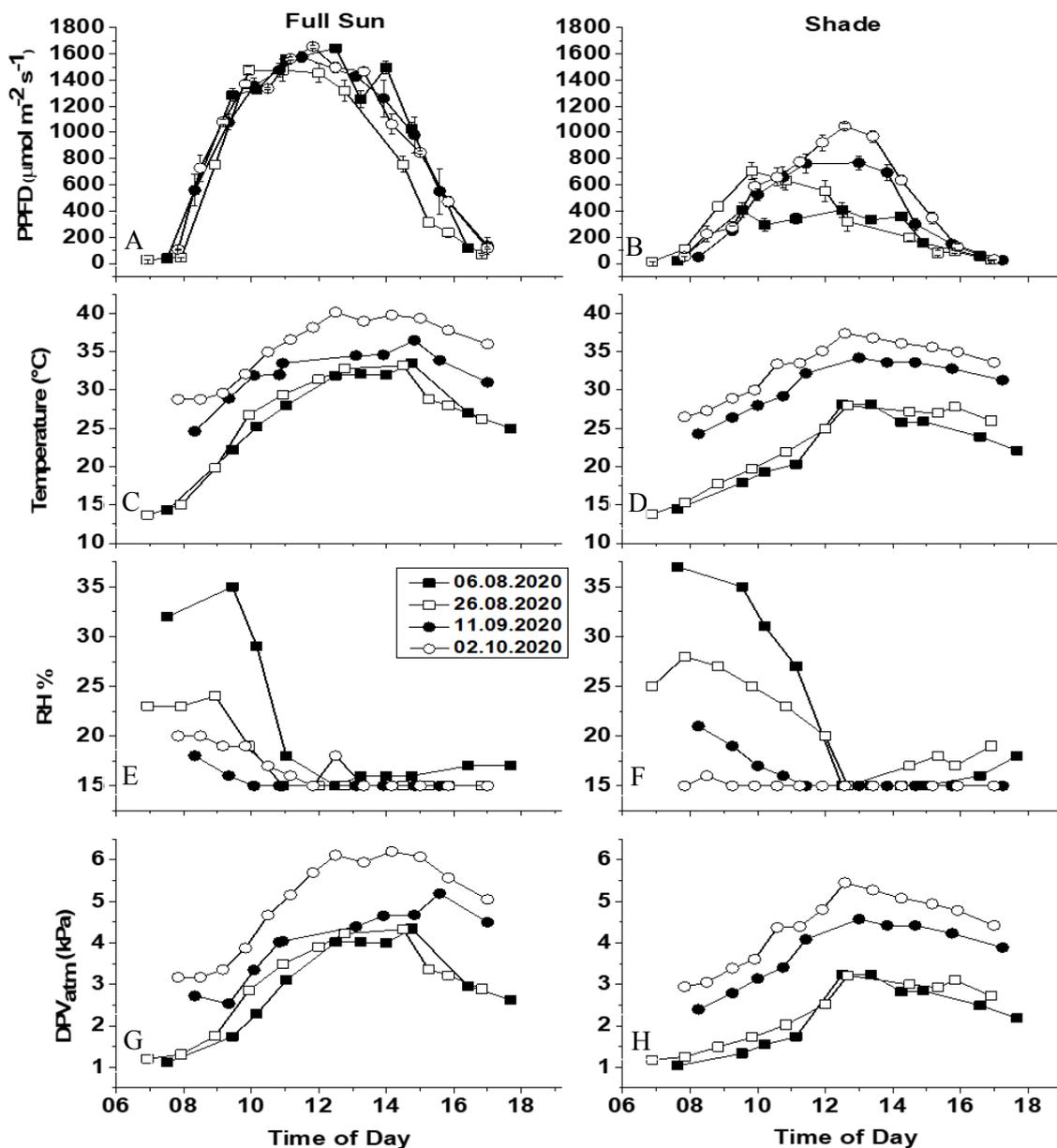


Figura 2. Curso diário das variáveis microclimáticas. Os gráficos a direita de cima para baixo dizem respeito as variáveis de PAR (PPFD) (A e B), Temperatura (Temperature) (C e D), Umidade relativa (RH%) (E e F) e Diferença de pressão atmosférica (DPV_{atm} - kPa) (G e H) ao longo do dia no tratamento sombreado (Shade). Já os gráficos a esquerda da figura de cima para baixo correspondem ao tratamento de pleno sol (Full Sun). As barras presentes nos gráficos de PAR mostram o erro padrão dos pontos avaliados. Arrumar unidade DPV.

3.2 Fluorescência da clorofila *a*

Os gráficos apresentados na Figura 3 mostram medidas da razão F_v/F_m de dois cursos diários realizados no início e no final do experimento. De modo geral, pode-se observar a diminuição dos valores de F_v/F_m durante o meio dia para ambas as espécies em ambos os

tratamentos, sendo de forma mais acentuada no ambiente a pleno sol. *I. laurina* apresentou valores da razão Fv/Fm 0,769 no pre-dawn, 0,641 ao meio dia e 0,778 no final da tarde a pleno sol nas medições do dia 15 de julho. Em ambiente sombreado os valores da razão Fv/Fm de *I. laurina* chegaram a 0,747 no pre-dawn, 0,749 ao meio dia e 0,762 no fim da tarde do dia 15 de julho (Figura 3A). *L. molleoides*, por sua vez, expressou valores da razão Fv/Fm no tratamento a pleno sol de 0,812 no pre-dawn, 0,723 ao meio dia e 0,806 no final da tarde do dia em julho. Em ambiente sombreado *L. molleoides* apresentou valores da razão Fv/Fm de 0,820 no pre-dawn, 0,803 no meio dia e ao final da tarde (Figura 3C).

No dia 11 de setembro *I. laurina* apresentou valores da razão Fv/Fm de 0,752 no pre-dawn, 0,616 ao meio dia e 0,769 no final da tarde no tratamento a pleno sol. Na sombra, *I. laurina* expôs valores de 0,787 no pre-dawn, 0,747 ao meio dia e 0,791 no final da tarde em setembro (Figura 3B). *L. molleoides* apresentou valores da razão Fv/Fm de 0,797 no predawn, 0,726 ao meio dia e 0,795 no final da tarde a pleno sol em setembro. Já em ambiente sombreado, *L. molleoides* demonstrou valores mais altos sendo 0,814 no predawn, 0,781 ao meio dia e 0,810 no final da tarde (Figura 3D).

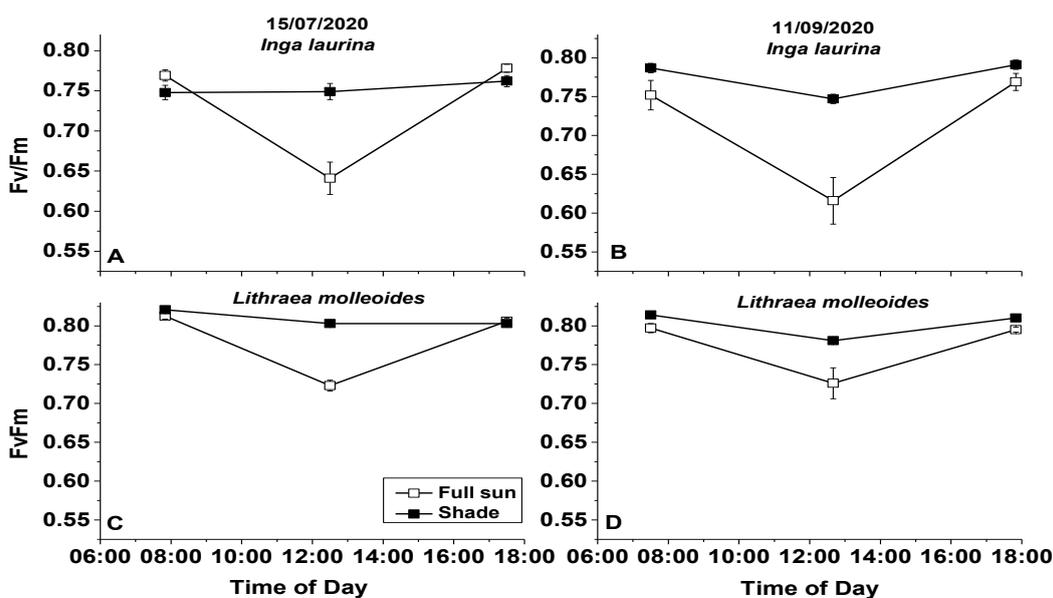


Figura 3. Curso diário dos dias 15 de julho (A e C) e 11 de setembro de 2020 (B e D). Dados de Fv/Fm das espécies *Inga laurina* (A e B) e *Lithraea molleoides* (C e D) para os tratamentos de pleno sol (Full sun) e Sombra (Shade). N = 6. As barras presentes mostram o erro padrão das espécies avaliadas.

Para as razões da razão $\Delta F/F_m'$ foram observados menores valores em ambiente a pleno sol em relação a sombra. *I. laurina* apresentou valores da razão $\Delta F/F_m'$ de 0,474 no início da manhã, 0,183 próximo do meio dia e 0,690 no final da tarde a pleno sol em julho (Figura 4A). Em ambiente sombreado *I. laurina* apresentou valores da razão $\Delta F/F_m'$ de 0,527 no início da manhã, 0,351 perto do meio dia e 0,691 no final da tarde no tratamento sombreado no mês de julho (Figura 4A). Em ambiente a pleno sol *L. molleoides* demonstrou os seguintes valores da razão $\Delta F/F_m'$ em julho, 0,424 no início da manhã, 0,260 próximo ao meio dia e 0,735 no final da tarde (Figura 4C). Na sombra, *L. molleoides* mostrou valores da razão $\Delta F/F_m'$ de 0,659 no início da manhã, 0,604 próximo ao meio dia e 0,741 no final da tarde em julho (Figura 4C).

Em setembro, *I. laurina* apresentou razões de $\Delta F/F_m'$ de 0,634 no início da manhã, 0,208 na segunda medição que seria próxima ao meio dia e 0,445 no final da tarde a pleno sol (Figura 4B). Na sombra, *I. laurina* mostrou valores da razão $\Delta F/F_m'$ de 0,731 no início da manhã, 0,572 na segunda medição, sendo mais próxima do meio dia, e 0,719 no final da tarde (Figura 4B). *L. molleoides* apresentou valores da razão $\Delta F/F_m'$ de 0,706 no início da manhã, 0,175 na medição mais próxima do meio dia e 0,657 no final da tarde no mês de setembro (Figura 4D). Na sombra *L. molleoides* apresentou valores de $\Delta F/F_m'$ de 0,739 no início da manhã, 0,521 próximo ao meio dia e 0,746 no final da tarde em setembro (Figura 4D).

Os valores de ETR apresentaram uma queda ao longo do dia 15 de julho para as duas espécies no tratamento a pleno sol (Figura 4E, G). *I. laurina* demonstrou valores de ETR de 131,21 no período da manhã, 67,45 próximo ao meio dia e 19,82 no final da tarde. *L. molleoides*, por sua vez, apresentou valores de ETR de 132,38 durante a manhã, 112,43 ao meio dia e 20,79 no final da tarde do dia 15 de julho. No tratamento sombreado no mês de julho as espécies apresentaram maiores valores de ETR na avaliação próxima ao meio dia, com valores de 64,15 para *I. laurina* e 71,64 para *L. molleoides* próximo ao meio dia (Figura 4 E e G).

Em setembro ocorre o aumento dos valores de ETR na análise próxima ao meio dia nas duas espécies em ambos os tratamentos. *I. laurina* apresentou valores de ETR de 20,57 pela manhã, 115,75 ao meio dia e 47,34 no fim da tarde em ambiente a pleno sol e 14,17 pela manhã, 62,78 ao meio dia e 8,47 no final da tarde em ambiente sombreado no mês de setembro (Figura 4F). *L. molleoides* apresentou 25,14 pela manhã, 96,28 próximo ao meio dia e 44,71 no final da tarde a pleno sol e 14,34 pela manhã, 70,85 próximo ao meio dia e 8,45 no final da tarde no tratamento sombreado durante o mês de setembro (Figura 4H).

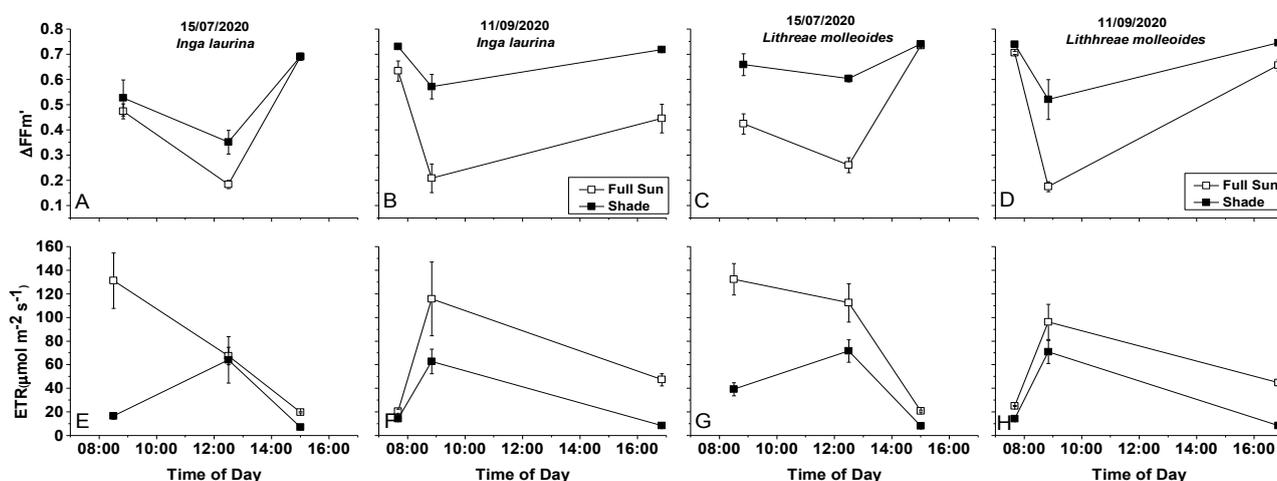


Figura 4. Curso diário da razão $\Delta F/F_m'$ (A, B, C e D) e ETR (E, F, G e H) nos dias 15 de julho (A, C, E e G) e 11 de setembro (B, D, F e H) das espécies *Inga laurina* (A, B, E e F) e *Lithraea molleoides* (C, D, G e H). Em cada gráfico estão presentes os tratamentos a pleno sol (Full sun) e sombra (Shade). N = 6. As barras acima dos quadrados representam o erro padrão de cada avaliação.

3.3 Índice de clorofila Falker

Nos resultados apresentados na Figura 5 houve diferenças entre os tratamentos a pleno sol e sombra para a espécie *I. laurina* nas variáveis ICF *a* (Cl_a) e ICF *b* (Cl_b), Razão de clorofila *a/b* ($Cl_{a/b}$) e ICF Total (Cl_{tot}) no dia 26 de agosto. Nas demais datas presentes não houve diferença significativa em nenhuma das variáveis. No dia 26 de agosto o ICF *a* foi de 30,6 a pleno sol e 36,25 na sombra. O ICF *b* apresentou valores de 7,45 e 11,76 a pleno sol e sombra respectivamente em *I. laurina*. A razão de clorofila *a/b* foi de 4,16 a pleno sol e 3,21 na sombra. Já o ICF_{tot} apresentou valores de 37,51 a pleno sol e 48,01 em

ambiente sombreado.

L. molleoides apresentou diferenças entre sol e sombra nos dias 15 de julho e 7 de agosto para todas as variáveis avaliadas (ICF *a*, *b* e razão de *a/b* e ICF_{tot}). Observou-se também tendências na diminuição da ICF *a*, *b* e total e aumento da ICF *a/b* com o passar das datas para *L. molleoides* (Figura 5). Para ICF *a* *L. molleoides* obteve valores em torno de 29,8 no dia 15 de julho e 7 de agosto a pleno sol. Na sombra *L. molleoides* mostrou valores por volta de 33 nas duas primeiras datas (Figura 5). Com relação a ICF *b* *L. molleoides* obteve valores em torno de 7,5 para pleno sol e 10,18 para sombra em julho e 7 de agosto. Já para a razão ICF *a/b* os valores apresentados no gráfico foram em torno 4,04 e 3,81 no pleno sol e 3,3 na sombra. E ICF_{tot} com valores em torno de 37 para o pleno sol e 43 para sombra nas duas datas avaliadas (Figura 5).

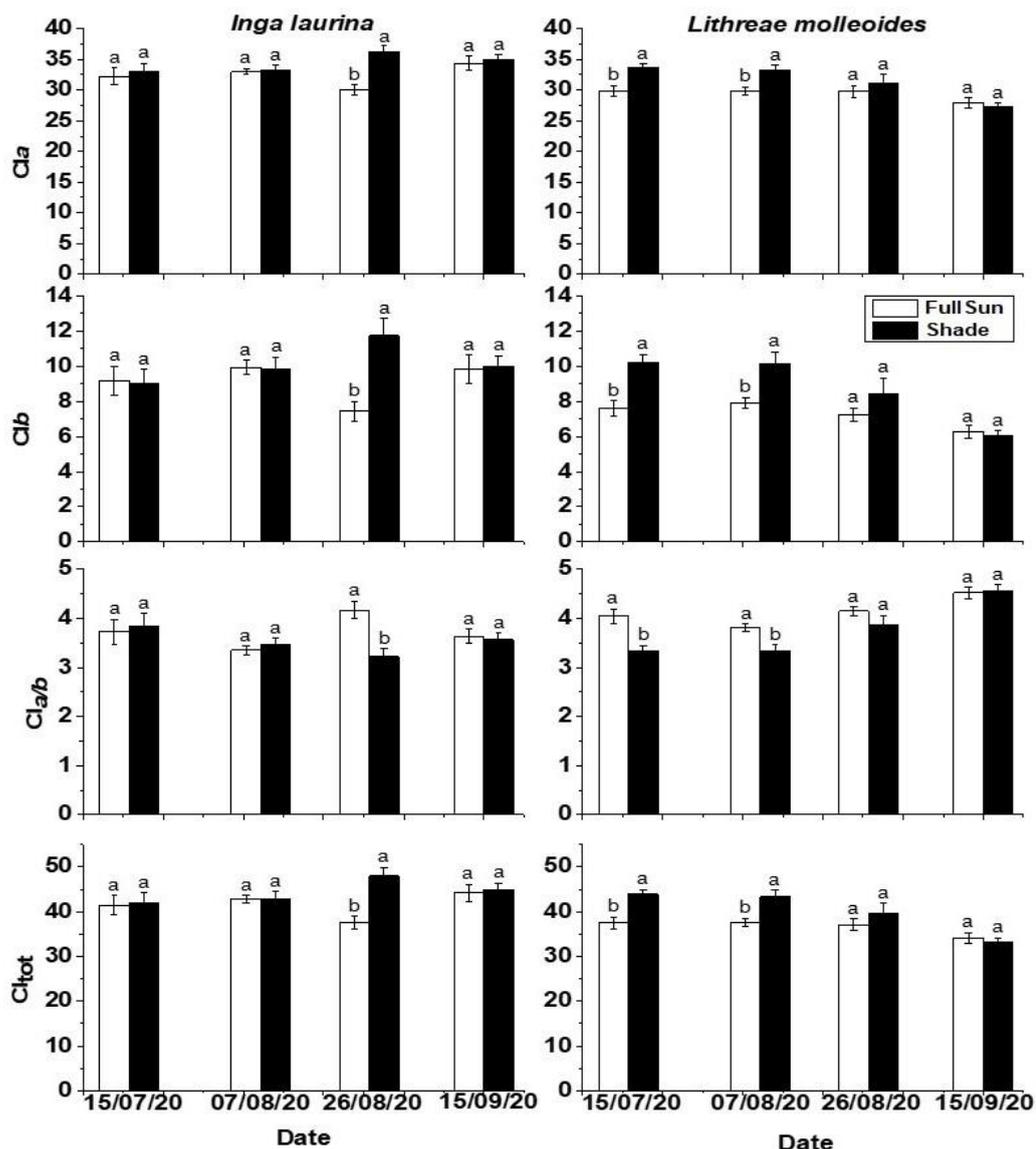


Figura 5. Valores médios do índice de clorofila Falker para clorofila *a*, *b*, *a/b* e total das espécies *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* em quatro datas diferentes. Avaliações estão acompanhadas de erro padrão, barras acima dos valores. N = 10. Letras diferentes acima do erro padrão indicam diferença significativa entre os tratamentos sol (Full Sun) e sombra (Shade) de acordo com o teste de Tukey a 5%.

3.4 Trocas gasosas

De modo geral as taxas de assimilação líquida de CO₂ (ACO₂), g_s e A/E apresentaram valores maiores no pleno sol em relação a sombra no mês de julho sendo com diferenças significativas entre os tratamentos apenas na espécie *L.molleoides*. Em setembro ocorreu o contrário, as plantas das duas espécies estudadas mantidas na sombra apresentaram significância com maiores valores de ACO₂ e A/E.

Para ACO₂ os valores em *I.laurina* foram similares no mês de julho, sendo 5,64 a pleno sol e 3,9 na sombra, e diferentes no mês de setembro, a pleno sol 4,57 e 6,48 na sombra. Já *L. molleoides* apresentou diferenças nas taxas de assimilação líquida de CO₂ entre os tratamentos nos dois meses. Em julho os valores foram de 6,34 e 3,57 no pleno sol e sombra respectivamente e 4,36 e 6,52 no mês de setembro a pleno sol e sombra respectivamente. Para a condutância estomática os valores não foram significativos em *I.laurina* entre os tratamentos em nenhuma das datas analisadas. *L.molleoides*, por sua vez, apresentou diferenças entre os tratamentos apenas no mês de julho, com 0,07 e 0,04 a pleno sol e sombra, respectivamente.

I. laurina e *L.molleoides* mostraram valores similares de transpiração entre os tratamentos das avaliações dos meses de julho e setembro. Para A/E os valores de *I.laurina* apresentaram uma diferença significativa no mês de setembro, com valores de 2,18 e 4,06 para pleno sol e sombra respectivamente. *L.molleoides* apresentou valores diferentes entre os tratamentos nas duas avaliações, com valores de 4,87 e 3,5 para ambiente de sol e sombra no mês de julho e 2,96 e 4,4 para sol e sombra em setembro.

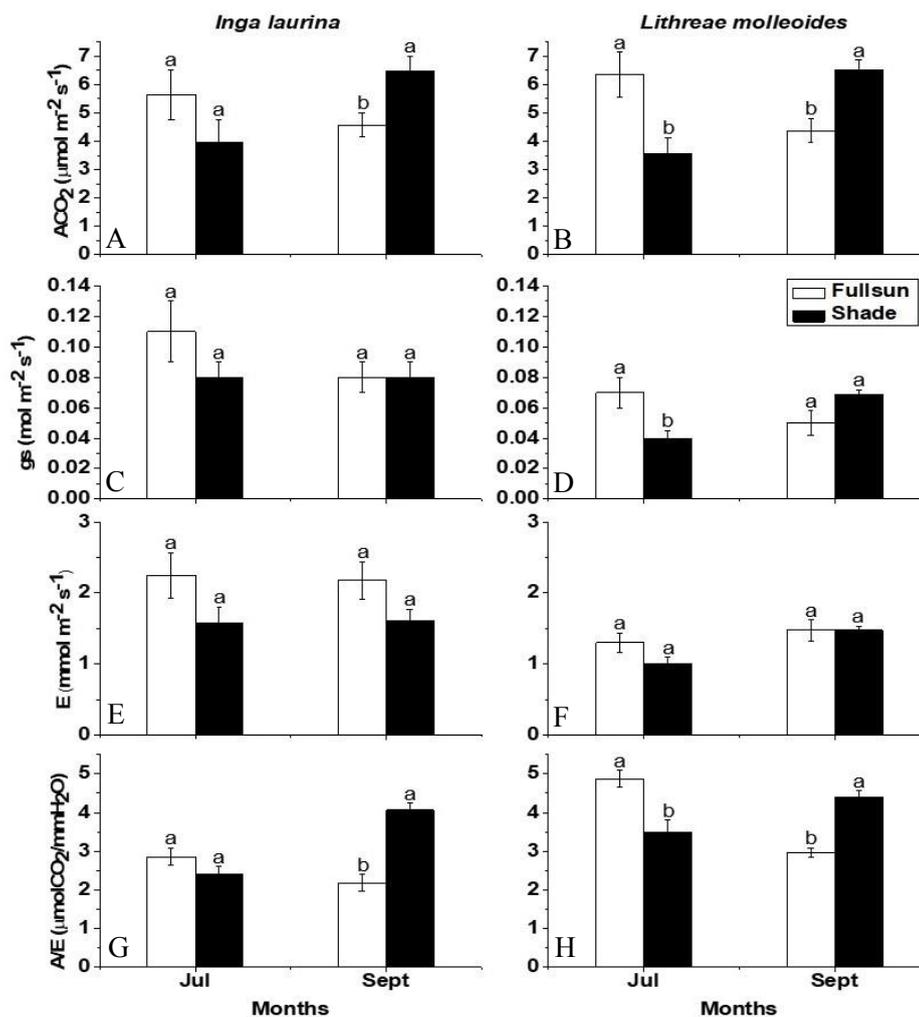


Figura 6. Valores médios de taxa de assimilação líquida de CO₂ (ACO₂), condutância estomática (gs), transpiração (E) e eficiência do uso da água (A/E) de *Inga laurina* (A, C, E e G) e *Lithraea molleoides* (B, D, F e H) sob tratamento a pleno sol (Full Sun) e Sombra (Shade) em duas datas nos meses de julho e setembro. N = 6. Os dados apresentam a média e o erro padrão. As letras acima do erro padrão indica o resultado do teste estatístico (Teste de Tukey a 5%).

Por meio das curvas de luz realizadas com o IRGA observa-se que a ACO₂ de *I.laurina* apresentou valores maiores na sombra, com valor da assimilação máxima de ACO₂ de 6,01 μmol m⁻² s⁻¹, enquanto que o pleno sol apresentou valores mais baixos, 4,59 μmol m⁻² s⁻¹ (Figura 7A e B). Já *L. molleoides* apresentou maior valor de assimilação de ACO₂ a pleno sol com valor de 5,39 μmol m⁻² s⁻¹ e 3,58 μmol m⁻² s⁻¹ na sombra (Figura 7C e D). O ponto de compensação luminoso foi atingido, em geral, com valores de PAR mais altos a pleno sol do que na sombra. *I.laurina* apresentou ponto de compensação quando o PPFD chegou a 20,15 μmol m⁻² s⁻¹ a pleno sol e 19,85 μmol m⁻² s⁻¹ na sombra. *L.molleoides* apresentou ponto de compensação luminosa a 26,69 μmol m⁻² s⁻¹ a pleno sol e 9,56 μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na sombra. A saturação luminosa de *I. laurina* ocorreu na faixa do $519 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a pleno sol e $597 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na sombra. Em *L. molleoides* a saturação ocorreu em $958 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a pleno sol e $302 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na sombra.

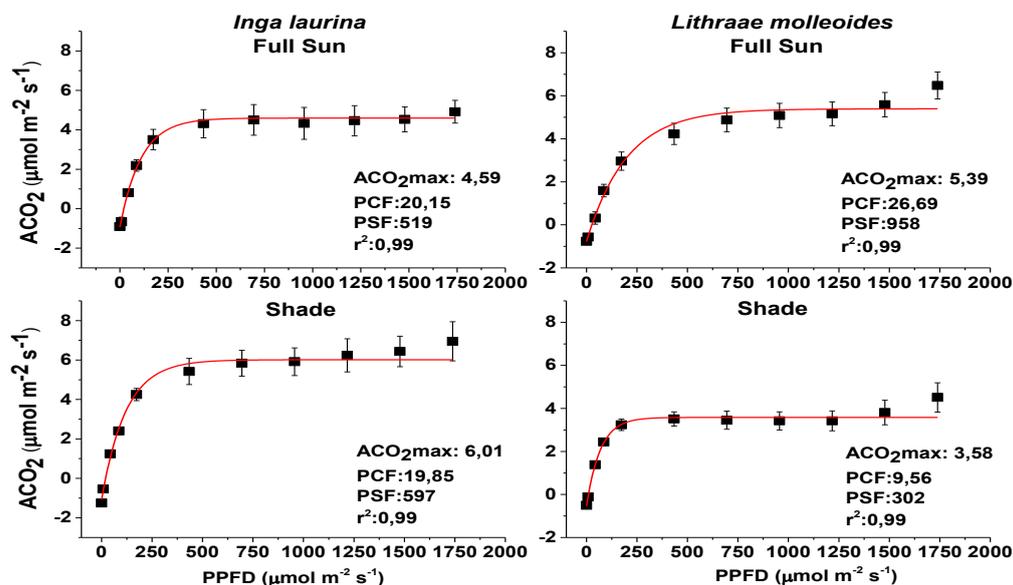


Figura 7. Curvas das taxas de assimilação líquida de CO₂ (ACO₂) em razão do aumento do PPFD de *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* sob tratamento a pleno sol (Full Sun) e Sombra (Shade). As linhas em vermelho mostram a tendência dos dados. Os dados apresentam a média e o erro padrão (n = 7).

3.5 Altura, diâmetro do caule, número de folhas e massa seca

As plantas de *L.molleoides* apresentaram diferenças em altura, diâmetro, número de folhas, área foliar total, massa seca total e massa seca da raiz entre os tratamentos de pleno sol e sombra. *I.laurina*, por sua vez, não apresentou diferenças quanto as variáveis avaliadas, exceto pela maior quantidade de folhas a pleno sol (Tabela 1).

Tabela 1. Variáveis de crescimento das espécies *L.molleoides* e *I.laurina* submetidas à pleno sol e sombra. Valores médios de altura (cm), diâmetro do caule (mm), número de folhas (N° Folhas), área foliar (AF total cm²), massa seca do caule (MS Caule g), das folhas (MS Folhas g), da raiz (MS Raiz g) e total (MS Total g). As medidas estão seguidas pelo seu erro padrão entre parênteses. As letras que mostram resultado do testes estatísticos das espécies entre os tratamentos de pleno sol e sombra (n = 10).

	<i>L.molleoides</i> (Full Sun)	<i>L. molleoides</i> (Shade)	<i>I. laurina</i> (Full Sun)	<i>I.laurina</i> (Shade)
Altura (cm)	15,29 (±0,55) b	19,13 (± 1,23) a	13,71 (±0,72) a	12,21 (± 0,54) a
Diâmetro (mm)	3,192 (±0,17) a	2,40 (±0,14) b	2,92 (±0,11) a	2,58 (±0,15) a
N° Folhas	8,4 (±0,61) b	10,8 (±0,74) a	5,4 (±0,37) a	3,9 (±0,34) b
AF total (cm ²)	83,23 (±6,13) b	135,52 (±19,56) a	78,54 (±8,81) a	75,18 (±5,62) a
MS Caule (g)	0,54 (±0,03) a	0,39 (±0,04) a	0,49 (±0,04) a	0,38 (±0,04) a
MS Folhas (g)	0,67 (± 0,03) a	0,60 (±0,05) a	0,65 (± 0,08) a	0,48 (±0,04) a
MS Raiz (g)	0,92 (±0,01) a	0,45 (±0,05) b	0,87 (±0,11) a	0,59 (±0,08) a
MS Total (g)	2,31 (±0,12) a	1,72 (±0,21) b	2,02 (±0,21) a	1,50 (±0,15) a

3.6 Particionamento de biomassa, taxa crescimento relativo e taxa de assimilação líquida.

Na Figura 8 pode se observar que a R/PA foi significativa para *L.molleoides*, com valores a pleno sol de 0,85 e na sombra com 0,42. Para *I.laurina* não foi observada diferença significativa quanto à variável R/PA nos diferentes tratamentos de luz. Na RMC não houve valores significativos nas duas espécies estudadas. Para RMF houve significância para *L.molleoides* com valores de 0,3 a pleno sol e 0,47 na sombra. Para RMR houve apenas significância em *L.molleoides* com valores de 0,45 a pleno sol e 0,27 na sombra (Figura 8).

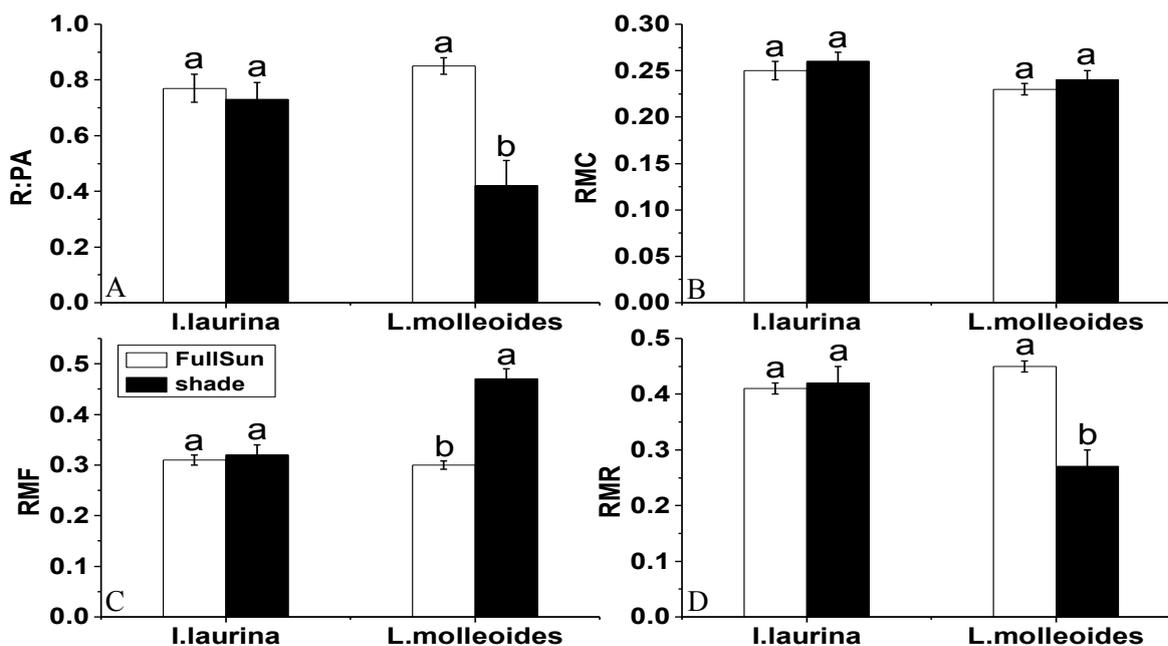


Figura 8. Valores médios da razão raiz parte aérea (R:PA), Razão de Massa de Caule (RMC), Razão de Massa de Folha (RMF) e Razão de Massa de Raiz (RMR) das espécies de *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* nos tratamentos de pleno sol (Full Sun) e Sombra (Shade). Os dados apresentam a média e o erro padrão e a diferença estatística, representada pelas letras em cima do erro padrão. Teste de Tukey com $p < 0,05$. $N = 10$.

Para AFE e RAF houve diferenças entre pleno sol e sombra para as duas espécies. AFE e RAF apresentaram maiores valores na sombra. Em *L. molleoides* os valores de AFE foram de $116,59 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ e $164,22 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ a pleno sol e sombra respectivamente. *I. laurina* apresentou AFE de $123,7 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ a pleno sol e $158,76 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ na sombra. Os valores de RAF variaram de $35,73$ a pleno sol e $77,79 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ sob sombra para *L. molleoides* e $39,59$ e $51,86 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ para *I. laurina* a pleno sol e sombra respectivamente (Figura 9B).

Para TCR os maiores valores foram expressos a pleno sol, porém só em *L. molleoides* foram significativos em relação a sombra, com valores de $16,86$ e $13,34 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ respectivamente (Figura 9C). Diferenças estatísticas foram apresentadas entre os tratamentos para a TAL, com maiores valores expressos a pleno sol em relação a sombra. *L. molleoides* apresentou valores de TAL de $0,38$ e $0,19 \text{ g}^{-1} \text{ cm}^2 \text{ dia}^{-1}$ a pleno sol e sombra e *I. laurina* $0,2$ e $0,09 \text{ g}^{-1} \text{ cm}^2 \text{ dia}^{-1}$ a pleno sol e sombra (Figura 9D).

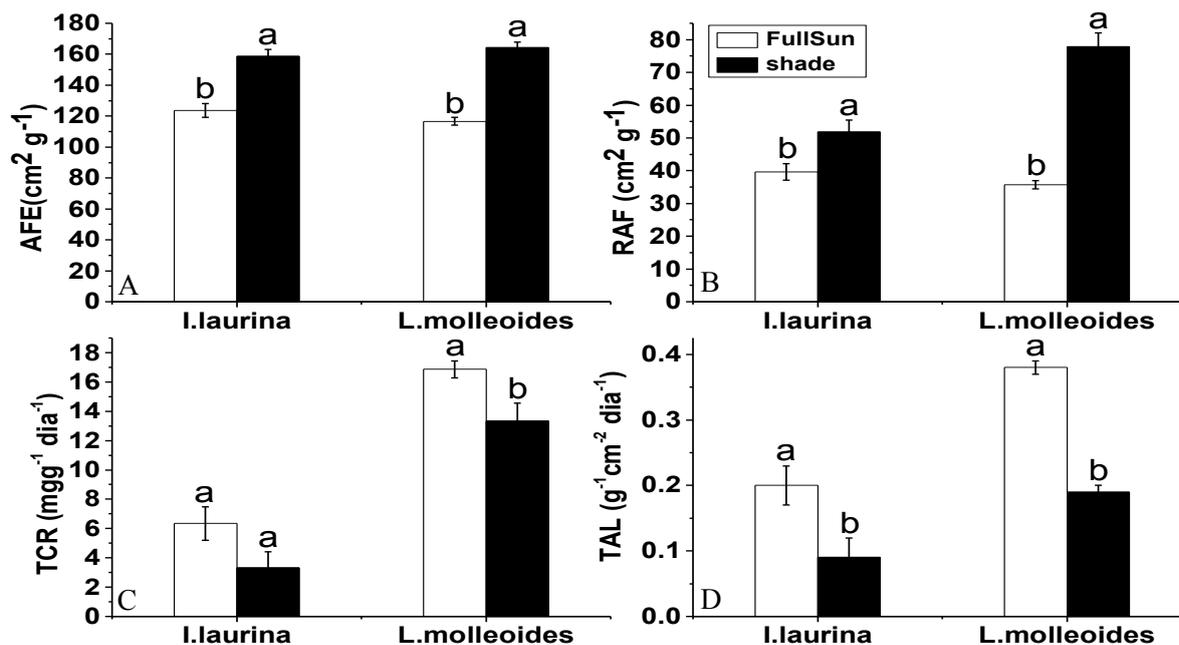


Figura 9. Valores médios da Área Foliar Específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF), Taxa de Crescimento Relativo (TCR) e Taxa de Assimilação Líquida (TAL) das espécies de *Inga laurina* e *Lithraea molleoides* nos tratamentos de pleno sol (Full Sun) e Sombra (Shade). Os dados apresentam a média e o erro padrão e a diferença estatística, representada pelas letras em cima do erro padrão. Teste de Tukey com $p < 0,05$. N = 10.

4. DISCUSSÃO

O estudo conduzido teve como objetivo avaliar o potencial fotossintético de duas espécies nativas de cerrado em diferentes condições luminosas e observar as respostas de aclimação quanto a fluorescência da clorofila, trocas gasosas, teores de clorofila, diferenças morfológicas nas folhas e a distribuição de biomassa nos diferentes órgãos. As diferenças nas respostas dessas espécies entre essas condições são consideradas como sua plasticidade morfo-fisiológica que é a capacidade de um indivíduo variar seu fenótipo em razão das alterações ambientais ao qual está submetido (VALLADARES *et. al.*, 2006; VALLADARES & NIINEMETS, 2008; GRATANI, 2014).

L. molleoides apresenta maiores valores da razão F_v/F_m em relação a *I. laurina* nas duas datas analisadas. Nas duas espécies ocorre a diminuição das medidas ao longo do dia e a recuperação destes no final da tarde. Esse padrão da curva de curso diário é característico

da existência de fonoinibição dinâmica (SANCHES *et. al.*, 2017) onde há um mecanismo de proteção dos pigmentos fotossintéticos ao excesso de luz levando a redução dos valores nos horários mais quentes do dia (FRANCO & LÜTTGE, 2002).

Há um consenso na literatura de que 0,8 seria o valor ideal de Fv/Fm para uma planta que está em condições ótimas de luz, água e nutrientes e não fotoinibida (LÜTTGE, 2008; LAMBERS, 2008). Porém durante o experimento *L.molleoides* reduz seus valores na segunda data a pleno sol, de 0,81 no dia 15 de julho para 0,79 no dia 11 de setembro, fator diagnóstico para fotoinibição (MAXWELL & JOHNSON, 2000). O aumento da temperatura e a diminuição da umidade relativa do ar podem levar a inibição do mecanismo de reparo da fotossíntese gerando a fotoinibição (ADIR & OHAD, 1992; ANDERSSON *et al.*, 2001; ARO *et al.*, 1993; MURATA *et. al.*, 2007). Ao observar os gráficos de microclima nota-se o aumento do PAR, temperatura, DPV_{atm} , e a diminuição da umidade relativa do ar nos dias 11 de setembro e 2 de outubro (Figura 2) justificando a diminuição dos valores de Fv/Fm *L. molleoides* a pleno sol.

I. laurina apresentou tendência no aumento dos valores de Fv/Fm entre as datas apresentadas. Nas três medidas realizadas no dia 11 de setembro, os valores de Fv/Fm foram menores a pleno sol em relação aos apresentados na sombra. Esta recuperação dos valores de Fv/Fm apresentada por *I. laurina* durante as avaliações de julho e setembro pode estar relacionada com o surgimento de novas folhas menores e aparentemente mais espessas ao longo do experimento. Estudos mostram que a formação de novas folhas adaptadas a nova condição pode gerar uma aumentar a capacidade fotossintética da planta (MENGARDA *et. al.*, 2012; CALZAVARA *et. al.*, 2017). Assim, em ambientes com maiores intensidades luminosas folhas menores e mais espessas promoveriam maior resistência na perda de água por transpiração (FINI *et. al.*, 2010). As características apresentadas pelas novas folhas, menor tamanho e aparentemente maior espessura, de *I.laurina* podem explicar as mudanças

nos valores de F_v/F_m , assim como os dados observados na literatura para espécies submetidas a pleno sol (STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1996; MENGARDA *et. al.*, 2012; CERQUEIRA *et. al.*, 2018).

As variáveis de $\Delta F/F_m'$ para ambas as espécies apoiam a hipótese da existência de uma fotoinibição dinâmica principalmente no tratamento a pleno sol no dia 15 de julho, como abordado nos dados de F_v/F_m . Com a diminuição do $\Delta F/F_m'$ ao meio dia observou-se aumentos nas taxas de ETR. O processo de absorção da luz pelos pigmentos é considerado algo físico, porém a partir do momento em que a clorofila transfere elétrons para as moléculas receptoras passa a ser algo químico (LAMBERS, 2008). A medida que ocorre aumento do PPFD no ambiente há uma diminuição do rendimento quântico efetivo e o aumento da taxa de transporte de elétrons (FRANCO & LUTTGE, 2002; LAMBERS, 2008). Tais ajustes refletem mecanismos que permitem a eliminação do excesso de energia por calor antes que este atinja as proteínas de carreamento dos elétrons, levando a diminuição das taxas de eficiência quântica sem afetar na taxa fotossintética máxima (ARAÚJO & DEMINICIS, 2009). Sendo assim o padrão observado no experimento demonstra um comportamento comum observado em espécies submetidas a ambientes com alta intensidade luminosa (DA COSTA *et. al.*, 2015; SANCHES *et. al.*, 2017 ; PAULA *et. al.*, 2019) típico de fotoinibição dinâmica.

Nos dados de Índice de clorofila Falker existe a não significância dos valores em *I.laurina* nas variáveis apresentadas com diferenças apenas no dia 26 de agosto. A conservação dos valores em *I.laurina* vem possivelmente em decorrência de manutenção das folhas já existentes e, em razão de um longo período de aclimação requerido pela espécie a diferentes condições luminosas (SOUZA & VÁLIO, 2003). Por ter apresentado menor taxa fotossintética exibida a pleno sol esta provavelmente prefere investir por mais tempo em folhas já estabelecidas. PEREIRA *et. al.* (2019) estudaram duas espécies

pertencentes ao gênero *Inga* e observaram que estas demonstraram um padrão similar quanto a quantidade de Clorofila *a* e *b* entre diferentes condições luminosas. Além disso PEREIRA *et. al.* (2019) observaram também altas quantidades de carotenóides em ambiente com luminosidades mais altas o que é indicativo de uma alta capacidade de dissipação do excesso de energia de excitação.

L.molleoides mostrou uma tendência a reduzir os Índices de Clorofila Falker *a*, *b* e total em ambos os tratamentos e o aumento da *Cl*/*a*/*b* ao longo das datas. Estudos mostram que folhas em ambientes sombreados tendem a apresentar maiores quantidades de clorofila em relação a folhas expostas a pleno sol (MORAIS *et. al.*, 2007; MENGARDA *et. al.*, 2009; FAVARETTO *et. al.*, 2011; PEREIRA *et. al.*, 2019). Nas duas primeiras avaliações, *L.molleoides* apresentou maiores valores de índice de clorofila sob sombreamento. Porém esses valores tendem a diminuir e se igualar entre os tratamentos com o passar das datas. Essa redução no tratamento sombreado vem em razão do aumento da disponibilidade luminosa ao longo do experimento por conta da diminuição da copa de algumas árvores acima do viveiro. Em matas onde há a presença de plantas decíduas se abrem clareiras nas épocas mais secas do ano mudando a qualidade e quantidade espectral presente (KITAJIMA, 1996; MINOTTA & PINZAUTI, 1996), de forma que plantas que vivem abaixo dessas clareiras podem apresentar novas folhas com menores teores de clorofila. A pleno sol, a redução dos teores de clorofila *a*, *b* e total também vem em razão de uma intensidade luminosa ainda maior, chegando a valores de $1.800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 1). Ambientes com altas intensidades luminosas se observam plantas com folhas que apresentam menores teores de clorofila (VALLADARES & NIINEMETS, 2008. KRAUSE *et. al.* (2001) evidencia que em ambientes com altas intensidades luminosas, plantas pioneiras apresentam altas razões de Clorofila *a*/*b* e condução de energia entre os pigmentos até o fotossistema II, amenizando os efeitos do estresse luminoso. *L.molleoides* apresentou

padrão similar ao observado por KRAUSE *et. al.* (2001) indicando ser uma espécie de sucessão inicial.

Quanto aos valores de trocas de gasosas percebe-se que *I.laurina* possui propensão a aumentar sua eficiência fotossintética mantendo os valores de transpiração e condutância estomática no ambiente sombreado e conseqüentemente aumentando também sua eficiência do uso da água. No sol os indivíduos de *I. laurina* apresentaram tendências a diminuição da condutância estomática, porém os valores de transpiração foram similares da primeira data. Em ambiente sombreado ocorreu o aumento das taxas de assimilação de CO₂ e de A/E, o contrário do apresentado a pleno sol. Essa redução dos valores de assimilação de CO₂ a pleno sol é associada ao processo de fotoinibição (DOS SANTOS, *et. al.*, 2019), corroborando com os dados da razão Fv/Fm (Figura 3).

L.molleoides mostrou tendência a redução nas medidas de setembro nas taxas de trocas gasosas a pleno sol, com exceção da transpiração que se manteve com valores em torno de 1,2 mmol m⁻² s⁻¹ nas duas datas. No ambiente sombreado já ocorreu o contrário, com exceção novamente para a taxa de transpiração que se manteve com valores em torno de 1,5 mmol m⁻² s⁻¹. Assim como para *I.laurina*, o fechamento estomático foi responsável pela intensificação dos efeitos da fotoinibição, reduzindo as taxas de trocas gasosas no pleno sol (Figura 3). Uma consequência desses ajustes fisiológicos está na diminuição das taxas de condutância estomática que acarretam na diminuição das taxas de assimilação de CO₂, principalmente na época seca (DOS SANTOS *et. al.*, 2019). O experimento foi conduzido nos meses de junho a setembro em região de Cerrado, período característico de seca com diminuição das taxas de umidade relativa do ar e aumento das temperaturas (Figura 1) corroborando com a afirmação citada.

I.laurina apresentou valores maiores de assimilação máxima de CO₂ na sombra em relação ao pleno sol, o contrário do apresentado por *L.molleoides*. Esses valores podem ser

justificados por meio de maiores valores no ponto de compensação luminoso, onde a manutenção dos valores da taxa de assimilação líquida de CO₂ em *I.laurina* indicam um maior gasto metabólico e, conseqüentemente, levando ao aumento das taxas de assimilação na sombra. *L.molleoides*, porém, apresentou uma diminuição expressiva do ponto de compensação luminoso, que pode ser associado a diminuição da taxa de respiração celular quando a planta está submetida a ambiente de baixa intensidade luminosa (PEREIRA *et. al.*, 2019) reduzindo as taxas de assimilação máxima de CO₂ na sombra. A diminuição do ponto de compensação luminosa de *L.molleoides* está relacionada ao fato de que plantas aclimatadas a ambientes com baixa intensidade luminosa apresentam menos proteínas e enzimas associadas a fotossíntese reduzindo custos com a respiração celular e maximizando seu potencial ganho de carbono (GRIFFIN *et. al.*, 2004; WALTERS & REICH, 1999; SANTOS *et. al.*, 2012; YANG *et. al.*, 2013). Quando se pensa em ponto de saturação luminosa, na espécie *I.laurina*, o valor encontrado nas plantas mantidas em sol pleno foi por volta de 519 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em um ambiente que chegou a 1.800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Este valor do ponto de saturação de luz pode explicar a diminuição da taxa de assimilação de CO₂ em relação ao ambiente sombreado por fotoinibição. *L.molleoides* exibiu taxa de saturação luminosa maior, 958 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, portanto maior taxa de assimilação. Estes dados também suportam a ideia da existência de fotoinibição dinâmica das espécies juntamente com os dados de Fv/Fm e as diminuições das taxas gasosas.

I.laurina demonstrou um crescimento mais uniforme de forma que não houve diferenças na altura e diâmetro do caule entre os tratamentos demonstrando maior estabilidade. Uma menor plasticidade exibida entre diferentes condições luminosas pode sinalizar uma incapacidade de ocupação de ambientes com condições heterogêneas de luz (VALLADARES *et. al.*, 2000; HANBA *et. al.*, 2002; Oguchi *et. al.*, 2005). Porém *I.laurina* é uma espécie encontrada em fitofisionomias que variam de restinga e campos rupestres a

florestas ombrófilas e semidecíduas (REFLORA 2020) o que é indicativo de alta plasticidade luminosa (BARROS *et. al.*, 2012). Portanto pode-se sugerir que esta espécie possui um tempo de aclimação maior, comum em espécies tolerantes a sombra (LONGUETAUD *et. al.*, 2013).

L.molleoides apresentou diferenças no seu crescimento quanto a altura, diâmetro e número de folhas entre os tratamentos. Os maiores valores em altura ocorreram na sombra, demonstrando ser menos tolerante a esta condição luminosa em relação ao pleno sol. Esse comportamento é denominado na literatura como “Shade avoidance” (VALLADARES & NIINEMETS, 2008; FRASER *et. al.*, 2016; BALLARÉ & PIERIK, 2017). O padrão de resposta morfológica associada ao aumento em altura em ambiente sombreado (shade avoidance) é comumente associado a plantas heliófitas e também por espécies pioneiras (SWAINE & WHITMORE, 1998). Em razão da maior quantidade de luz na região do vermelho distante em ambientes sombreados ocorrem cascatas hormonais desencadeadas pela percepção de fitocromos que promovem a produção giberelinas, auxinas e etileno levando ao estiolamento da planta e aumentando a probabilidade de que suas folhas captem luz em maior qualidade e quantidade (ALVARENGA, 2003; HOFFMAN & FRANCO, 2003; BALLARÉ & PIERIK, 2017).

I.laurina não apresentou diferenças quanto a área foliar total em nenhum dos dois tratamentos. *L.molleoides* mostrou diferença significativa quanto aos valores de área foliar, sendo maior em ambiente sombreado. O aumento da área foliar na sombra vem em razão da menor disponibilidade luminosa do ambiente, desencadeando processos que permitem maior investimento em área foliar permitindo maior captação luminosa, uma vez que a qualidade dela é baixa (BALLARÉ & PIERIK, 2017; SANCHES *et. al.* 2017).

Nas variáveis de biomassa, *I.laurina* não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos. Entretanto, diferenças significativas foram encontradas para massa seca total

e massa seca da raiz em *L.molleoides*, com maiores valores a pleno sol. Em razão do aumento da disponibilidade luminosa em ambientes abertos, ocorre o aquecimento das folhas e estas estão submetidas a uma alta demanda evaporativa da atmosfera (LENHARD *et al.*, 2013). Como consequência ocorre o aumento das taxas de transpiração aumentando a demanda de absorção de água pelas raízes (LENHARD *et al.*, 2013). A absorção de água nestes ambientes depende de um sistema radicular bem desenvolvido, portanto maiores valores de massa seca de raiz tendem a ser observados em espécies submetidas a pleno sol (SOUZA & VÁLIO, 2003; SANCHES *et. al.*, 2017; PEREIRA *et. al.*, 2019).

I.laurina não apresentou diferenças entre os tratamentos quanto aos valores de R:PA, RMC, RMF e RMR. *L.molleoides* apresentou diferenças na razão R:PA, RMF e RMR, com valores maiores a pleno sol para R:PA e RMR e na sombra para RMF. O aumento das razões de R:PA e RMR a pleno sol estão relacionados a investimentos na raiz, como citado anteriormente na massa seca de raiz. Valores mais altos de RMF na sombra indicam maior investimento nas folhas em relação ao todo da planta o que facilita a maior capacidade de captura de luz (PEREIRA, *et. al.*, 2019).

Ambas as espécies apresentaram diferenças significativas em AFE, RAF e TAL. A taxa de TCR foi significativa somente em *L.molleoides*. AFE e RAF foram maiores em ambientes sombreados para ambas as espécies. A AFE mostra o quanto de área foliar é expressa na massa seca foliar. Já a RAF expressa a área foliar em relação a massa seca total da planta (LAMBERS & POORTER, 1992). Maior AFE e RAF indicam maior investimento em área foliar por massa seca da folha e do indivíduo respectivamente. Plantas submetidas em ambientes sombreados comumente exibem maiores taxas de AFE e RAF e maiores valores de biomassa nas folhas, aumentando as taxas de fotossíntese em relação a respiração permitindo maior ganho de carbono (KITAJIMA, 1994; SOUZA & VÁLIO, 2003). Apesar de ter apresentado diferenças na AFE e RAF, *I.laurina* não apresentou diferenças na

quantidade de biomassa investida nas folhas entre os tratamentos luminosos (Tabela1). SANCHES *et. al.* (2017) observou maiores valores de AFE e RAF e investimento de biomassa nas folhas de *Cedrela fissilis* Vell. quando submetidas em ambiente sombreado.

I.laurina não mostrou diferenças entre os tratamentos quanto à TCR. Taxas bem menores se comparadas com a espécie *L.molleoides*, que por sua vez, apresentou maiores valores de TCR a pleno sol quando comparado com a sombra. A taxa de crescimento relativo expressa o aumento da massa seca pelo tempo (HUNT, 1982). Espécies pioneiras tendem a apresentar maiores taxas de crescimento em relação a espécies de sucessão tardia, independente da condição luminosa (KITAJIMA, 1994; SOUZA & VÁLIO, 2003) o que sugere que *L.molleoides* e *I.laurina* pertencem a grupos sucessionais diferentes. A TAL expressa o incremento de massa seca da planta por área foliar (HUNT, 1982). O aumento da TAL reflete diretamente em mudanças no balanço de carbono em escala foliar e da planta como um todo, contribuindo com o aumento da TCR (PEREIRA *et. al.*, 2019). Maiores valores de TAL foram encontrados em ambientes a pleno sol em concordância com as maiores TCRs observadas no experimento.

Em ambientes sombreados espécies consideradas tolerantes a sombra tendem a apresentar maiores taxas de crescimento, além de demonstrar diferenças em traços fisiológicos, aumentando as taxas de trocas gasosas, diminuindo os pontos de pontos de compensação e saturação luminosa em ambientes sombreados quando comparadas com espécies pioneiras (DOS SANTOS *et. al.*, 2019). *I.laurina* apresentou aumento nas taxas fotossintéticas em ambiente sombreado, porém não houve diferenças nos pontos de compensação e saturação luminosa quando comparadas entre os tratamentos.

As baixas taxas de crescimento relativo são geralmente associadas a plantas tolerantes a sombra (POORTER, 1999), de forma que plantas que apresentam esse padrão de crescimento são associadas a ambientes com sombreamento denso onde a falta do

investimento em crescimento favorece a sobrevivência por longos períodos (GRIME, 1977). Outro fator que pode estar relacionado é o investimento em mecanismos de defesa, via oposta ao estiolamento (BALLARÉ & PIERIK, 2017). Estes variam desde a produção de antocianinas que atraem dispersores (em flores e frutos), ao ataque a patógenos e o aumento da resistência a herbivoria (CLOSE & BEADLE, 2003; KARAGEORGOU & MANETAS, 2006; LEV-YADUN, 2009; TELLEZ *et. al.*, 2016). Neste caso, *I.laurina* apresentaria mais chances de sobrevivência em ambientes de sombra densa em relação a *L.molleoides*, que cresce melhor em ambientes de alta intensidade e heterogenidade luminosa na fase inicial.

Quando se pensa em restauração de áreas degradadas muitos fatores precisam ser considerados. É certo que alta intensidade luminosa ocorra em áreas degradadas levando ao aumento da competição por luz, água e nutrientes de espécies lenhosas nativas e gramíneas, dificultando o estabelecimento das espécies nativas do Cerrado no ambiente (HOFFMAN & HARIDASAN, 2008). *L.molleoides*, neste caso, apresenta uma estratégia condizente com a ocupação em ambientes abertos, pois esta possui maior plasticidade fotossintética entre diferentes condições luminosas. Quando há possibilidade de sombreamento desta espécie ocorre a aclimação das folhas reduzindo o ponto de compensação luminosa e permitindo maior investimento em área foliar. Além disso ocorre também maior estiolamento do caule permitindo que esta alcance mais rapidamente a luz não filtrada pelas folhas do dossel. Em pleno sol *L.molleoides* consegue gerar folhas com maiores pontos de saturação e compensação luminosa, permitindo maiores taxas de assimilação fotossintética e maiores investimentos na raiz. Em contraste, *I.laurina* apresenta taxas de crescimento mais baixas além de menor plasticidade fotossintética. Esse aspecto promove maior chance de sobrevivência a longo prazo, mesmo em ambientes abertos. As características exibidas por *I.laurina* neste estudo mostram que esta espécie na fase inicial tem maiores chances de crescimento e sobrevivência em ambientes sombreados em relação a *L.molleoides*. Em locais

onde prevalece sombra densa, o estiolamento pode ser limitante em questão de sobrevivência a longo prazo. Nestes ambientes há maior umidade relativa e a existência da serrapilheira, condições que tornam o ambiente ideal para a ploriferação de fungos. Portanto, ter melhor desenvolvimento do metabolismo secundário pode ser mais vantajoso que maiores taxas de crescimento (SOUZA & VÁLIO, 2003). Em clareiras o estiolamento e as altas taxas de crescimento se mostram mais vantajosas, pois permite que as espécies consigam alcançar o dossel de forma mais rápida. Enquanto que, as espécies que exibem crescimento mais lento acabam permanecendo em ambientes com sombra mais densa, como no sub-bosque, por mais tempo (GRIME, 1977).

Visto o observado e discutido durante todo o texto, observa-se que as espécies estudadas possuem estratégias de ocupação diferentes que permitem a ocupação em condições luminosas distintas. *L.molleoides* apresenta maior capacidade de ocupação em áreas degradadas visto que suas respostas fotossintéticas são mais variáveis e esta apresenta altas taxas de crescimento. *I.laurina* por sua vez seria melhor recomendada para plantio em ambientes mais sombreados, como clareiras.

5. CONCLUSÃO

Diante dos dados apresentados ambas as espécies exibiram fotoinibição dinâmica no ambiente de maior intensidade luminosa, sendo mais acentuada em *I.laurina*. *L.molleoides* apresentou maior amplitude das variáveis morfofisiológicas em relação aos ambientes trabalhados, apresentando alta plasticidade fotossintética e potencial de ocupação de áreas abertas. Sua capacidade de ajuste quanto as variáveis fotossintéticas se mostrou maior que a expressa pela espécie *I.laurina*. Esta última por sua vez apresenta maior similaridade entre os valores das variáveis apresentadas a pleno sol e sombra além de menores taxas de crescimento o que é compatível com espécies tolerantes a sombra. Pode se considerar então que estas

espécies apresentam estratégias diferentes de sobrevivência e crescimento permitindo que estas ocupem regiões diferentes. De forma que *L.molleoides* é mais recomendada para reflorestamento de áreas degradadas abertas. *I.laurina* por sua vez, é recomendada para reflorestamento em áreas degradadas que provém algum nível de sombreamento.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADIR, O. P. N.; OHAD, I. **Dynamics of photosystem II: mechanism of photoinhibition and recovery process**, in: J. Barber (Ed.), *The Photosystems: Structure, Function and Molecular Biology*, Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands, vol. 11, pp. 295–348. 1992.
- ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; JUNIOR, E. C. L. MAGALHÃES, M. M. **Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill. In southeastern Brazil**. *Revista Árvore*. Vol. 27, p. 53-57. 2003. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622003000100007>
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES, G. J. L.; SPAROVEK, G. **Köppen's climate classification map for Brazil**. *Meteorologische Zeitschrift* Vol. 22 No. 6, p. 711 – 728. 2013. DOI: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- ANDERSON, B.; ARO, E. M. **Photodamage and D1 protein turnover in photosystem II**, in: E.M. Aro, B. Anderson (Eds.), *Regulation of Photosynthesis*, Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, pp. 377–393. 2001.
- ARAÚJO, S. A. DO C.; DEMINICIS, B. B. **Fotoinibição da Fotossíntese**. *Brazilian Journal of Biosciences*. Porto Alegre, Vol. 7, n. 4, p. 463-472. 2009.
- ARO, E. M.; VIRGIN, I.; ANDERSON, B. **Photoinhibition of photosystem II**. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim. Biophys. Acta*. Vol. 1143. pp. 113–134. 1993. DOI:10.1016/0005-2728
- BALLARÉ, C. L.; SCOPEL, A. L.; SÁNCHEZ, R. A. Foraging for light: photosensory ecology and agriculture implications. *Plant Cell Enviroment*. Vol. 20, p. 820-825. 1997. DOI: 10.1046/j.1365-3040.1997.d01-112.x
- BALLARÉ, C.; PIERIK, R. **The shade-avoidance syndrome: multiple signals and ecological consequences**. *Plant Cell and Enviroment*. Vol. 40, p. 2530-2543. 2017. DOI:

10.1111/pce.12914

BARROS, F. de V.; GOULART, M. F.; Sá TELLES, S. B.; LOVATO, M. B.; VALLADARES, F.; de LEMOS-FILHO, J. P. **Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus cerrado (savanna)**. *Plant biology*. Vol. 14. Pp. 208-215. 2012. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2011.00474.x

BAZZAZ, F.A. **The physiological ecology of plant succession**. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 10, pp. 351-371, 1979. DOI: 10.1146/annurev.es.10.110179.002031

BEUCHLE, R.; GRECCHI, R. C.; SHIMABUKURO, Y. E.; SELIGER, R.; EVA, H. D.; SANO, E.; ACHARD, F. **Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach**. *Applied Geografy*. Vol. 58, p. 116–127. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2015.01.017>.

BULLOCK, J.M. **Gaps and seedling colonization**. In *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (M. Fenner, ed.). CABI, Trowbridge, pp. 375-395. 2002. DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR2003142>

CALZAVARA, A. K.; ROCHA, J. S.; LOURENÇO, G.; SANADA, K.; MEDRI, C.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; STOLF-MOREIRA, R.; OLIVEIRA, H. C.; **Acclimation responses to high light by *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) leaves at different stages of development**. *Plant Biology*. Vol. 19, p. 720-727. 2017. DOI: doi:10.1111/plb.12592.

CERQUEIRA, A. F.; DALMOLIN, A. C.; DOS ANJOS, L.; LEDO, C. A. DA S.; SILVA, D. DA C.; MIELKE, M. S. **Photosynthetic plasticity of young plants of *Carpotroche brasiliensis* (Raddi) A. Gray, Achariaceae**. *Trees*. Vol. 32, p. 191-202. 2018. DOI: 10.1007/s00468-017-1623-6.

CLOSE, D. C.; BEADLE, C. L. **The Ecophysiology of Foliar Anthocyanin**. *The Botanical Review*. Vol. 69, p. 149–161. 2003. DOI: [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2003\)069\[0149:TEOFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2003)069[0149:TEOFA]2.0.CO;2)

COSTA, A. C.; REZENDE-SILVA, S. L.; MEGGUER, C. A.; MOURA, L. M. F.; ROSA, M.; SILVA, A. A. **The effect of irradiance and water restriction on photosynthesis in young jatobá-do-cerrado (*Hymenaeae stagnocarpa*) plants**. *Photosynthetica*. Vol. 53, n. 1, p. 118-127. 2015. DOI: 10.1007/s11099-015-0085-6

DA COSTA, G. S.; DALMOLIN, Â. C.; SCHILLING, A. C.; SANCHES, M. C.; DOS SANTOS, M. S.; MIELKE, M. S. **Physiological and growth strategies of two *Cariniana* species in response to contrasting light availability**. *Flora*. Vol. 258, n.151427, p. 1-8. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151427>

- DIAS, J.; PIMENTA, J. A.; MEDRI, M. E.; BOEGER, M. R. T.; FREITAS, C. T. DE. **Physiological Aspects of sun and shaded leaves of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae).** Brazilian Archives of Biology and Technology. Vol. 50, n. 1, p. 91-99. 2007.
- DIAS, L. C. C.; MOSCHINI, L. E.; TREVISAN, D. P. A.; **Influência das Atividades Antrópicas na Paisagem da Área de Proteção Ambiental Estadual do Rio Pandeiros, MG-Brasil.** J. Social Technol. Environ. Sci. Vol, 6, n. 2, p. 85–105. 2017.
- DOS SANTOS, O. O.; MENDES, K. R.; MARTINS, S. V. C.; BATISTA-SILVA, W.; DOS SANTOS, M. A.; FIGUEIRÔA, J. M.; SOUZA, E. R.; FERNANDES, D.; ARAÚJO, W. L.; POMPELLI, M. F. **Physiological parameters and plasticity as key factors to understand pioneer and late sucesional species in the Atlantic Rainforest.** Acta Physiologiae Plantarum. Vol. 41, n. 145, p. 1-18. 2019. DOI: 10.1007/s11738-019-2931-9
- DOS SANTOS, G. L.; PEREIRA, M. G.; DELGADO, R. C.; MAGISTRALI, C.; DA SILVA, C. G.; OLIVEIRA, C. M. M.; LARANGEIRA, J. P. B.; DA SILVA, T. P. **Forest Ecology and Management.** Vol. 482, n. 118875, p. 1-11. 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118875>
- FAVARETTO, V. F.; MARTINEZ, C. A.; SORIANI, H. H.; FURRIEL, R. P. **Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-sucesional tropical trees species grown under sun and shade conditions.** Environmental and Experimental Botany. Vol. 70, n. 1, p. 20-28. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.06.003>
- FINI, A.; FERRINI, F.; FRANGI, P.; AMOROSO, G.; GIORDANO, C. **Growth, leaf gas exchange and leaf anatomy of three ornamental shrubs grown under different light intensities.** European Journal of Horticultural Science. Vol. 75, n. 3, p. 111-117. 2010.
- FRANCO, A. C.; LÜTTGE, U. **Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency.** Oecologia. Vol. 131, p. 356-365. 2002. DOI: 10.1007/s00442-002-0903-y
- FRASER, D. P.; HAYES, S.; FRANKLIN, K. A. **Photoreceptor crosstalk in shade avoidance.** Current Opinion in Plant Biology. Vol. 33, p. 1-7. 2016. DOI: 10.1016/j.pbi.2016.03.008
- GARCIA, F. C. P.; BONADEU, F. **Inga in Flora do Brasil 2020 em construção.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB23007>>. Acesso em: 11 fev. 2021.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. **The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence.**

Biochimica et Biophysica Acta, Elsevier. Vol. 990. pp. 87-92. 1989. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9).

GRATANI, L. **Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors**. Advances in Botany 208747. 2014. DOI:10.1155/2014/208747

GRIFFIN, J. J.; RANNEY, T. G.; PHARR, D. M. **Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and carbohydrate content of *Ilicium* taxa grown under varied irradiance**. Journal of the American Society for Horticultural Science. Vol. 129, n. 1, p. 46-53. 2004. DOI: 10.21273/JASHS.129.1.0046

GRIME, J. **Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory**. American Naturalist. Vol. 111, p. 1169-1194. 1977.

HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. **The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand**. Plant Cell Environment. Vol. 25, p. 1021-1030. 2002. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00881.x>

HARIDASAN, M.; ARAÚJO, G.M. **Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG**. Revista Brasileira de Botânica. Vol. 28, p. 295-303. 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042005000200010>

HOFFMAN, W. A.; HARIDASAN, M. **The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical Savanna**. Austral Ecology, Carlton South. Vol. 33, n. 1, p. 29-36, 2008.

HOFFMAN, W. A.; FRANCO, A. C. **Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts**. Journal of Ecology. Vol. 91, p. 475-484. 2003. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00777.x>

HUNT, R. **Plant growth curves. The functional approach to growth analysis**, Edward Arnold, London. pp. 248. 1982. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479700022857>

IIDA, Y.; POOTER, L.; STERCK, F.; KASSIM, A. R.; POTTS, M. D.; KUBO, T.; KOHYAMA, T. S. **Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species**. Ecology. Vol. 95. pp. 353–363. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1890/11-2173.1>

JONES, H. G. **Plant and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. Ed. 2. Cambridge University Press. 1992.

KARAGEORGOU, P.; MANETAS, Y. **The importance of being red when young: Anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect**

- herbivory and excess light.** *Tree Physiology*. Vol. 26, n. 5, p. 613-21. 2006. DOI: 10.1093/treephys/26.5.613
- KITAJIMA, K. **Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees.** *Oecologia*. Vol. 98, p. 419-428. 1994.
- KITAJIMA, K. **Ecophysiology of tropical tree seedlings.** In: MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L. SMITH, A. P. *Tropical forest plant ecophysiology*. P. 559-595. Chapman & Hall. New York. 1996.
- KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. **Conservation of the Brazilian Cerrado.** *Conserv. Biol*. Vol.19, p. 707–713. 2005a. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>.
- KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. **A conservação do Cerrado brasileiro.** *Megadiversidade*. Vol 1, p. 147–155. 2005b.
- KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W.; WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant Cell and Environment*. Vol. 24, p. 1345-1352. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00786.x>
- LAMBERS, H; CHAPIN STIII; PONS, T.J. **Plant physiological ecology.** Springer-Verlag, New York. 2008.
- LAMBERS, H.; POORTER, H. **Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences.** *Advances Ecological Research* 23: 187-261. 1992.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal,** São Carlos, RiMa Artes e Textos.2000. Cap. 2 O ambiente das plantas.
- LAURANS, M.; HÉRAULT, B.; VIEILLEDENT, G.; VINCENT, G. **Vertical stratification reduces competition for light in dense tropical forests.** *Forest and Ecology Management*. Vol. 329. pp. 79–88. 2014. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.05.059
- LENHARD, N. R.; PAIVA-NETO, V. B.; SCALON, S. P. Q.; ALVARENGA, A. A. **Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento.** *Pesquisa agropecuária tropical*. Vol. 43, p. 178-186. 2013.
- LEV-YADUN, S. **Aposematic (warning) coloration in plants.** En: BALUSKA, F. (edit.) **Plantenvironment interactions.** From sensory plant biology to active plant behavior. Springer-Verlag, Berlin, Pp. 167–202. 2009.
- LONGUETAUD, F.; PIBOULE, A.; WERNSDÖRFER, H.; COLLET, C. **Crown plasticity reduces inter-tree competition in a mixed broadleaved forest.** *European Journal of forest*

- Research. Vol. 132, p. 621–634. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0699-9>
- LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Springer-verlag. Berlin.
- MAXEWELL, K.; JOHNSON, G. N. **Chlorophyll fluorescence – a practical guide**. Journal of experimental Botany. Vol. 51, p. 659-668. 2000. DOI: <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- MENDONÇA, A. M. DAS C.; LIRA, J. M. S.; RODRIGUES, M.; MONTEIRO, V. DA F. C.; SIMÃO, E.; BARBOSA, J. P. R. A. D. **Anatomical, physiological and allometric contrasts of the Cerrado tree *Dalbergia miscolobium* in full sun and shade environments**. Southern Forests. Vol. 22, n. 2, p. 104-111. 2020. DOI: <https://doi.org/10.2989/20702620.2019.1649348>
- MENGARDA, L. H.; DE SOUZA, R. L.; CAMPOSTRINI, R.; REIS, F. O.; VENDRAME, W. A.; CUZZUOL, G. R. **Light as an indicator of ecological succession in brazilwood (*Casealpinia echinata* Lam.)**. Brazilian Journal of plant Physiology. Vol. 21, p. 55-64. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202009000100007>
- MENGARDA, L. H. G.; MILANEZ, C. R. D.; SILVA, D. M.; AGUILAR, M. A. G.; CUZZUOL, G. R. F. **Morphological and physiological adjustments of Brazilwood (*Casealpinia echinata* Lam.) to direct solar radiation**. Brazilian society of plant Physiology. Vol. 23, n. 4, p. 161-172. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1677-04202012000300003>
- MINOTTA, G.; PINZAUTI, S. **Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings**. Forest Ecology and Management. Vol. 86, p. 61-67. 1996.
- MONTEIRO, J. A. F.; PRADO, C. H. B. A. **Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress**. Photosynthetica. Vol. 44, n. 1, p. 39-45. 2006. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0156-1>
- MORAIS, P. R. D.; GONÇALVES, J. F. D. C.; JÚNIOR, S.; DÜNISCH, O.; SANTOS, A. L. W. D. **Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in Amazonian tropical three species**. Revista Árvore. Vol. 31, p. 959-966. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622007000500020>
- MURATA, N.; TAKAHASHI, S.; NISHIYAMA, Y.; ALLAKHVERDIEV, S. I. **Photoinhibition of photosystem II under environmental stress**. Biochimica et Biophysica Acta. Vol. 1767, Vol. 414–421. 2007. DOI: 10.1016/j.bbabi.2006.11.019
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.;

- KENT, J. **Biodiversity hotspots for conservation priorities**. Nature. Vol. 403, p. 853–858. 2000.
- NOBEL, P. S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. Elsevier Academic Press, USA. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374143-1.X0001-4>
- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. **Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees**. Plant Cell Environment. Vol. 28, p. 916-927. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01344.x>
- ONU. **United Nations decade on ecosystem restoration 2021-2030**. Disponível em < <https://www.decadeonrestoration.org/> >. Acesso em Março de 2021.
- PAULA, S. M.; BOSELLI, M. A.; SANCHES, M. C. **Chlorophyll fluorescence and initial growth of two liana species, *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) L.G. Lohmann and *Fridericia florida* (DC) L.G. Lohmann, under changes of natural light conditions**. Photosynthetica. Vol. 57, n. 1, p. 170-180. 2019. DOI: 10.32615/ps.2019.004
- PEARCY R.W. **Responses of plants to heterogeneous light environments**. In: Pugnaire F., Valladares F. (Eds), Functional plant ecology. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, pp. 213–258. 2007. DOI: doi: 10.1093/aob/mcn168
- PEREIRA, H. A. DOS S.; COSTA, G. S. DA; SCHILLING, A. C.; MIELKE, M. S.; SANCHES, M. C.; DALMOLIN, A. C. **Photosynthesis, growth, and biomass allocation responses of two Inga species to contrasting light**. Acta Physiologiae plantarum. Vol. 41, n. 174, p. 1-9. 2019. DOI: 10.1007/s11738-019-2966-y
- PIREDA, S.; OLIVEIRA, D. DA S.; BORGES, N. L.; FERREIRA, D. DO A.; BARROSO, L. M.; SIMONI, P.; VITÓRIA, A. P.; CUNHA, M. DA. **Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems**. Environmental and Experimental Botany. Vol. 164, p. 190-202. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.05.012>
- POOTER, L. **Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits**. Functional Ecology. Vol. 30, p. 396-410. 1999.
- RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, S.; **The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity**. Annals of Botany. Vol. 80, pp. 223–230. 1997. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>
- RIBEIRO, R. V.; SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F.; MACHADO, E. C. **Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting**

- irradiance conditions.** Revista Brasileira de Botânica, Vol.28, n.1, pp.149-161, jan.-mar. 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042005000100012>
- RONQUIM, C. C.; PRADO, C. H. B. de A.; SOUZA, J. P. **Irradiance availability and growth of leguminous trees of cerrado.** Scientia Forestalis. Vol 46. n 117, pp. 115-126. 2018. DOI: dx.doi.org/10.18671/scifor.v46n117.11
- SANCHES, M. C.; MARZINEK, J.; BRAGIOLA, N. G.; NASCIMENTO, A. T. N. **Morpho-physiological responses in *Cedrela fissilis* Vell. submitted to changes in natural light conditions: implications for biomass accumulation.** Trees. Vol.31, p. 215-227. 2017. DOI: 10.1007/s00468-016-1474-6
- SANTOS, T. A.; MIELKE, M. S.; PEIREIRA, H. A. S.; GOMES, F. P.; DA SILVA, D. C. **Leaf gas exchange and growth of *Protium heptaphyllum* March. (Burseraceae) seedlings subjected to soil flooding under two light environments.** Scientia Forestalis. Vol. 40, p. 47-56. 2012.
- SILVA, P.C.G.; FOLONI, J.S.S.; FABRIS, L.B. & TIRITAN, C.S. **Fitomassa e relação C/N em consórcios de sorgo e milho com espécies de cobertura.** Pesq. Agropec. Bras., Vol. 44, pp. 1504-1512. 2009. 2010. DOI:10.1590/S0100-204X2009001100019.
- SOUZA, R.P.; VÁLIO, I.F.M. **Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional.** Rev. Bras. Bot. Vol. 26, pp. 35-47, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042003000100005>
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAZ, F. **Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients.** In: MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall. New York, p. 162-186. 1996.
- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. **On the definition of ecological species groups in tropical rain forests.** Vegetatio. Vol. 75, p. 81-86. 1988.
- SILVA-LUZ, C. L.; PIRANI, J. R.; PELL, S. K.; MITCHELL, J. D. **Anacardiaceae in Flora do Brasil 2020 em construção.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB4391>>. Acesso em: 11 fev. 2021
- SOUZA, R.P & VÁLIO, I.F.M. **Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status.** Revista Brasil. Bot. v.26. n.1. 2003. p. 35-47.
- TELLEZ, P.; ROJAS, E.; BAEL, S. A. V. **Red Coloration in Young Tropical Leaves Associated with Reduced Fungal Pathogen Damage.** Biotropica. Vol. 48, n. 2. 2016. DOI: 10.1111/btp.12303
- 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. Vol. 81, p. 1925-1936. 2000. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1925:PPRTLO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1925:PPRTLO]2.0.CO;2)

VALLADARES, F.; GUZMÁN, B. **Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in abandoned Holm oak woodlands.** Annals of Forest Science. Vol 63, p.749–761. 2006. DOI: 10.1051/forest:2006056

VALLADARES, F.; NIINEMETS, U. **Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences.** Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, Vol. 38, p. 237–257. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>

WALLTERS, M. B.; REICH, P. B. **Low-light carbon balance and shade-tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ?** The New phytologist. Vol. 143, n. 1, p. 143-154. 1999. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00425.x>

WHITE, A. J.; CRITCHLEY, C. **Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus.** Photosynthesis Research. Vol. 59. Pp. 63–72. 1999. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1006188004189>

YANG, W.; LIU, F.; ZHOU, L.; ZHANG, S.; AN, L. **growth and photosynthetic responses of *Canarium pimela* and *Nephelium topengii* seedlings to a light gradient.** Agroforestry Systems. Vol. 87, p. 505-516. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-012-9570-0>