

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

MARCOS THIAGO GAUDIO GOMES

CARACTERIZAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS DA
MATA ATLÂNTICA SUBMETIDAS A DIFERENTES
INTENSIDADES LUMÍNICAS

VITÓRIA
2017

MARCOS THIAGO GAUDIO GOMES

CARACTERIZAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS DA
MATA ATLÂNTICA SUBMETIDAS A DIFERENTES
INTENSIDADES LUMÍNICAS

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal. Área de Concentração: Fisiologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Murilo DaMatta

Vitória, 2017

PÁGINA DA FICHA CATALOGRÁFICA

CARACTERIZAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE TRÊS ESPÉCIES
ARBÓREAS DA MATA ATLÂNTICA SUBMETIDAS A
DIFERENTES INTENSIDADES LUMÍNICAS

MARCOS THIAGO GAUDIO GOMES

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal. Área de Concentração: Fisiologia Vegetal.

Aprovada em 07 de agosto de 2017

Comissão Examinadora:

Dr. Fábio Murilo DaMatta - UFES
Orientador e Presidente da Comissão

Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol -UFES
Examinador Interno

Dr^a. Diolina Moura Silva – UFES
Examinador Interno

Dr. Leandro Elias Moraes – IFMG
Examinador Externo

Dr^a. Mariela Mattos da Silva – IFES
Examinador Externo

*A Leon Gaudio, que chegou durante esta jornada
para torná-la ainda mais preciosa e afetuosa,
dedico*

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer à Universidade Federal do Espírito Santo, mais especificamente ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal e ao Laboratório de Fisiologia e Bioquímica de Plantas, coordenados pelo amigo e professor Geraldo Rogério F. Cuzzuol. Agradeço ao Núcleo de Estudos da Fotossíntese, em especial à professora Diolina Moura Silva pelo apoio e pelos conselhos. Ao Departamento de Biologia Vegetal e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa, expresso meu agradecimento pela ajuda para a realização deste trabalho. Ao meu orientador, Fábio Murilo DaMatta, pela aposta nesta parceria; muito obrigado pelo carinho, amizade, pela paciência, transparência, ética e comprometimento na orientação. Ao professor Mauro Centrito e a toda a sua equipe do CNR/IVALSA/Itália, pelo aprimoramento proporcionado pelo Doutorado Sanduíche. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo essencial apoio financeiro ao longo destes quatro anos. Agradeço a minha família pela torcida; certamente, sem vocês, eu não teria conseguido chegar até aqui. Em especial, agradeço aos amigos e colegas Leandro, Paulo Eduardo, Samuel, Xismênia, Leonardo Valandro e Vinícius Gama, sempre dispostos a ajudar, sempre parceiros e para sempre amigos. Aos profissionais da UFES, pelo essencial aprendizado e imprescindível apoio administrativo. E, por fim, a minha esposa Danielle e ao meu filho Leon, por inspirarem cada segundo da minha existência, cada palavra aqui escrita. Amo vocês mais que tudo neste mundo. O amor por vocês transborda em mim.

*Though leaves are many, the root is one;
Through all the lying days of my youth
I swayed my leaves and flowers in the sun;
Now I may wither into the truth.*

(W. B. Yeats, 1916)

RESUMO

A regulação do processo fotossintético é modificada em função da luz disponível e tem efeito direto sobre a capacidade da planta em viver em determinado habitat. Neste estudo, espécies arbóreas da Mata Atlântica foram submetidas a três intensidades de irradiância para investigar os efeitos da radiação luminosa no comportamento fotossintético e no índice de robustez, *IR*. As espécies utilizadas, *Schinus terebinthifolius* Raddi e *Joannesia princeps* Vell., classificadas como pioneiras, e *Lecythis pisonis* Camb., como secundária, são amplamente utilizadas em programas de recuperação ambiental. As plantas foram cultivadas por sete meses a 20, 50 e 100% da radiação solar. Independentemente do regime de luz, *S. terebinthifolius* apresentou os maiores valores de fotossíntese líquida, seguida de *J. princeps*, enquanto os menores valores foram observados em *L. pisonis*. *S. terebinthifolius* também exibiu maior ponto de saturação luminosa e maior condutância estomática nas três irradiâncias impostas. *S. terebinthifolius* e *J. princeps* exibiram elevação do valor de *IR* com a redução da disponibilidade de luz. Entretanto, esse valor foi mais elevado em *S. terebinthifolius*, com valores superiores a 50% nas plantas a pleno sol comparados com aqueles das plantas sob 20% de irradiância, evidenciando um ajuste morfológico, em resposta à irradiância. *L. pisonis* não exibiu alterações nesse parâmetro em resposta a variações de luz. Esta espécie apresentou valores mais negativos do potencial hídrico ao longo do dia e entre os regimes lumínicos se comparada às outras duas espécies, sugerindo uma menor condutividade hidráulica. Observou-se maior capacidade de aclimação de *S. terebinthifolius* aos três tratamentos lumínicos impostos. Todavia, *J. princeps* mostrou-se com um comportamento intermediário dentre as espécies estudadas, apresentando valores médios em quase todos os parâmetros analisados durante o experimento. Por seu turno, *L. pisonis*, exibiu uma baixa capacidade de aclimação a alta irradiância. Estes resultados instigaram o desenvolvimento de um segundo trabalho buscando avaliar possíveis características fisiológicas e bioquímicas que poderiam influenciar a capacidade de *S. terebinthifolius* de ocupar diversos territórios ao redor do planeta como uma espécie exótica invasora, ao passo que *J. princeps*, mesmo sendo uma espécie de Mata Atlântica, pioneira, como *S. terebinthifolius* não apresenta registros de invasão em outros ecossistemas. *S. terebinthifolius*

demonstrou maior eficiência fotossintética quando submetida aos três níveis de irradiância. Esta mesma espécie, aparentemente, demonstrou uma maior condutividade hidráulica indicada pela menor oscilação do potencial hídrico registrado ao longo do dia nos tratamentos impostos. *J.princeps* exibiu um maior investimento em mecanismos de dissipação de energia para evitar possíveis danos ao aparato fotossintético. *S. terebinthifolius* se mostrou mais efetiva na eficiência da captura de luz, a julgar-se pelos maiores valores de composição isotópica do C, *quenching* fotoquímico e de área foliar específica encontrados nesta espécie. Os resultados demonstram que, apesar de as duas espécies estudadas pertencerem a um mesmo estado de sucessão ecológica, *S. terebinthifolius* apresentou uma maior aclimação diante dos tratamentos impostos. Além disso, os dados aqui registrados explicam, em parte, o potencial invasor dessa espécie ao longo dos continentes.

Palavras-chave: Aclimação . ecofisiologia . irradiância . mata atlântica . trocas gasosas

ABSTRACT

The regulation of the photosynthetic process is modified according to the available light and has a direct effect on the plant's ability to live in a given habitat. Three tree species of the Atlantic Forest were evaluated while submitted to three irradiance intensities in order to investigate the effects of light radiation on the photosynthetic behavior and on the slenderness index (SI). The plants were cultivated during seven months at 20, 50 and 100% of the solar radiation. The species used, *Schinus terebinthifolius* Raddi. and *Joannesia princeps* Vell, classified as pioneers, and *Lecythis pisonis* Camb, as secondary, are widely used in environmental recovery programs. It was tested the hypothesis that the three species would present different ecophysiological behaviors in response to light availability. Irrespective of the light regimens, *S. terebinthifolius* displayed the highest values of net photosynthesis rates on a per mass or area basis, followed by *J. princeps*. *L. pisonis* which presented the lowest values of this parameter. *S.terebinthifolius* also showed higher light saturation point and higher stomatal conductance in the three imposed

irradiance. *S. terebinthifolius* and *J. princeps* exhibited increased *SI* value at reduced light availability. However, this value was higher for *S. terebinthifolius*, with values higher than 50% in plants under full sun compared to those under 20% of light showing a morphological adjustment to the irradiance difference. *L. pisonis* showed no changes in this parameter by light variations. This species presented more negative values of Ψ_w throughout the day and between the light regimes when compared to the other two species, demonstrating a lower hydraulic conductivity. The results confirmed the hypothesis, insofar it was observed greater acclimatization capacity of *S. terebinthifolius* to the three light treatments imposed. *J. princeps* showed an intermediate behavior among the studied species, presenting average values in almost all the parameters analyzed during the experiment. In turn, *L. pisonis*, exhibited a low acclimatization capacity at high irradiance. These results instigated the development of a second work to evaluate the physiological and biochemical characteristics that could influence the ability of *S. terebinthifolius* to occupy several territories around the planet as an invasive exotic species, whereas *J. princeps*, even being a species of Atlantic Forest, pioneer, as *S. terebinthifolius* does not present records of invasion in other ecosystems. *S. terebinthifolius* showed higher photosynthetic efficiency when submitted to the three levels of irradiance. This same species demonstrated a greater hydraulic conductivity as deduced from the smaller oscillation of the water potential registered during the day under the imposed treatments. *J. princeps* exhibited a greater investment in energy dissipation mechanisms to avoid possible damages to the photosynthetic apparatus. *S. terebinthifolius* showed to be more effective in light capture efficiency, as evidenced by the its higher values of carbon isotopic composition, photochemical quenching and specific leaf area. The results show that although the two species studied belong to the same state of ecological succession, *S. terebinthifolius* presented a greater plasticity in response to the imposed treatments. In addition, the data recorded partly explains the invasive potential of this species along the continents.

Key words: Acclimatization. atlantic forest. ecophysiology. gas exchange . irradiance.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1 CARACTERIZAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS DA MATA ATLÂNTICA SUBMETIDAS A DIFERENTES INTENSIDADES LUMÍNICAS

Figura 1: Taxa de assimilação de CO ₂ ; transpiração; condutância estomática; eficiência intrínseca do uso da água e concentração intercelular de CO ₂	48
Figura 2: Ponto de compensação da luz e Ponto de saturação luminosa.....	48
Figura 3: Potencial hídrico foliar e o Rendimento quântico potencial do PSII.....	49
Figura 4: Índice de Robustez.....	49

Capítulo 2 PERFORMANCE ECOFISIOLÓGICA DE DUAS PIONEIRAS SUBMETIDAS A DIFERENTES IRRADIANCIAS

Figura 1: Capacidade fotossintética máxima sob luz saturante por área; por unidade de massa e Taxa de respiração noturna.....	78
Figura 2: Taxa de transporte de elétrons; Coeficiente de extinção não fotoquímica; Coeficiente de extinção fotoquímica e Razão fotorrespiração/fotossíntese bruta.....	78
Figura 3: Potencial hídrico foliar.....	79
Figura 4: Área foliar específica e Composição isotópica de carbono.....	79
Figura 5: Aminoácidos totais e Amido foliar.....	79
Figura 6: Correlação de Pearson.....	80

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1 CARACTERIZAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS DA MATA ATLÂNTICA SUBMETIDAS A DIFERENTES INTENSIDADES LUMÍNICAS

Tabela 1: Efeito dos fatores: espécie (n=3), luz (n=3) e horário (n=3), e as interações entre esses fatores, em variáveis fisiológicas de acordo com a análise de variância (ANOVA) de três fatores.....50

Tabela 2: Efeito dos fatores: espécie (n=3), luz (n=3), e as interações entre esses fatores, em variáveis fisiológicas e morfológicas de acordo com a análise de variância (ANOVA) de dois fatores.....50

Capítulo 2 PERFORMANCE ECOFISIOLÓGICA DE DUAS PIONEIRAS SUBMETIDAS A DIFERENTES IRRADIANCIAS

Tabela 2: Efeito dos fatores: espécie (n=2), luz (n=3) e horário (n=3), e as interações entre esses fatores, em variáveis fisiológicas de acordo com a análise de variância (ANOVA) de dois e três fatores.....81

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO GERAL.....	15
2.	OBJETIVO GERAL.....	18
3.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	18
4.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	19

CAPÍTULO 1- Caracterização fotossintética de três espécies arbóreas da Mata Atlântica submetidas a diferentes intensidades lumínicas.....		23
	Resumo.....	23
1.	Introdução.....	26
2.	Materiais e métodos.....	29
	2.1 <i>Material vegetal, condições de cultivo e desenho experimental</i>	29
	2.2 <i>Análises biométricas</i>	30
	2.3 <i>Trocas gasosas, fluorescência da clorofila a e Relações hídricas</i>	31
	2.4 <i>Análises estatísticas</i>	32
3.	Resultados.....	32
4.	Discussão.....	35
5.	Conclusões.....	38
6.	Referências bibliográficas.....	39

CAPÍTULO 2 – Performance ecofisiológica de duas pioneiras submetidas a diferentes irradiâncias.....		51
	Resumo.....	51
1.	Introdução.....	53
2.	Materiais e Métodos.....	56
	2.1 <i>Material vegetal, condições de cultivo e desenho experimental</i>	56
	2.2 <i>Análise morfológica</i>	57

2.3	<i>Relações hídricas, trocas gasosas e fluorescência da clorofila a</i>	57
2.4	<i>Composição isotópica do carbono</i>	59
2.5	<i>Determinação de amido e aminoácidos</i>	59
2.6	<i>Análises estatísticas</i>	60
3.	Resultados.....	60
3.1	<i>Relações hídricas, trocas gasosas e fluorescência da clorofila a</i>	60
3.2	<i>Composição isotópica do carbono</i>	61
3.3	<i>Carboidratos e aminoácidos</i>	61
3.4	<i>Área foliar específica</i>	62
4.	Discussão.....	62
5.	Conclusões.....	66
6.	Referências bibliográficas.....	67

1. INTRODUÇÃO GERAL

Cerca de 19 mil hectares de Mata Atlântica foram desmatados entre 2014-2015 no Brasil. Atualmente, a Mata Atlântica é a floresta mais ameaçada do Brasil, com apenas 12,5% de sua área original preservada. No Estado do Espírito Santo, estima-se que existam apenas 14% de cobertura remanescente da vegetação nativa original (Fundação SOS Mata Atlântica, 2016). A intensa degradação dos ecossistemas naturais por todo o Brasil, realizada principalmente ao longo dos dois últimos séculos e ainda em curso desencadeou a necessidade de se encontrarem alternativas científicas e técnicas capazes de orientar as atividades de recuperação florestal (Rodrigues *et al.*, 2007).

O interesse em programas que visam à recuperação e à manutenção de áreas florestais vem aumentando nos últimos anos, incentivado por órgãos governamentais e empresas e motivado especialmente pela conscientização conservacionista e pela legislação ambiental (Elias & Lininger, 2010; Abraf, 2011; SFB, 2011). Segundo o novo Plano Estratégico de Desenvolvimento da Agricultura Capixaba (Pedeag, 2007/2025), o índice de cobertura florestal deverá aumentar para 16% nos próximos 17 anos. Entretanto, os conhecimentos a cerca de como algumas espécies de diferentes grupos sucessionais respondem a diferentes condições ambientais como, por exemplo, luminosidade, são contraditórios (Cuzzuol e Milanez, 2012).

A caracterização dos diferentes grupos sucessionais envolvidos nos processos de formação florestal é ainda pouco precisa. A classificação baseada na sucessão florestal foi sugerida por diversos autores. Porém, cada classificação implica em uma simplificação que reduz o grau de informações, tornando-se difícil formular um modelo de aceitação geral (Ferraz *et al.*, 2004). De acordo com Ribeiro (2004), a distinção mais concisa entre as classes sucessionais deve levar em consideração aspectos ecofisiológicos, como, por exemplo, a capacidade de aproveitamento da energia luminosa. Neste contexto, novas formas de avaliarem-se os processos fisiológicos nos vegetais que permitem ou não as espécies ocuparem um determinado ambiente, justificam a classificação do estágio sucessional das plantas por meio de características

ecofisiológicas, como, por exemplo, a eficiência fotossintética em resposta à luz (Ribeiro *et al.*, 2004; Lüttge & Scarano, 2007).

Dependendo das espécies, maiores disponibilidades de irradiância podem promover a intensificação da atividade fotossintética, ou reduzi-la, mediante a fotoinibição por excesso de luz (Lovelock *et al.*, 1994; Kitajima, 1996; Krause *et al.*, 2001; Vieira *et al.*, 2012).

A regulação do processo fotossintético é modificada em função da intensidade luminosa, tendo efeito direto sobre a capacidade da planta em se estabelecer em um determinado habitat (Gottlieb *et al.*, 1996). Em florestas tropicais, como a Mata Atlântica, a eficiência na utilização da luz no processo fotossintético é um fator determinante no posicionamento das espécies vegetais (Ribeiro *et al.*, 2005; Souza *et al.*, 2008; Favaretto, 2009; Souza *et al.*, 2009; Vieira *et al.*, 2012). Essa capacidade de aclimação a mudanças na intensidade de luz varia entre as espécies e dentro de uma mesma espécie, o que alguns autores relacionam a um conjunto de atributos morfofisiológicos (Bazzaz, 1979; Budowski, 1965; Ribeiro *et al.*, 2005; Gandolfi *et al.*, 2009) e à condição de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (Silvestrine *et al.*, 2007; Vieira *et al.*, 2012). Dessa forma, em ambientes florestais, o aparato fotossintético deve ser capaz de utilizar a energia luminosa disponível de forma eficiente, uma vez que essa disponibilidade se altera, de acordo com o período de exposição à intensidade luminosa incidente (Denslow, 1980; Way & Pearcy, 2012). Essa utilização eficiente da luz está relacionada à manutenção da capacidade de ativação do aparato fotossintético após a iluminação da folha e envolve fatores bioquímicos e estomáticos (Percy, 1990), uma vez que a luz atua na ativação de enzimas relacionadas à fixação de carbono e no controle da abertura e fechamento dos estômatos (Tang, 1997).

Alguns estudos vêm mostrando que muitas espécies de plantas exóticas estabelecem populações em sub-bosque sombreado de florestas temperadas e tropicais que eram vistas como fortemente resistentes às invasões dessas plantas (Gilbert & Lechowicz, 2005, Martin & Marks, 2006, Martin *et al.*, 2009). Portanto, espécies de plantas exóticas mais capazes de lidar com condições de pouca luz podem ter mais sucesso na propagação em ambientes naturalmente

sombreados (Martin *et al.*, 2009; van Kleunen *et al.*, 2011). Sem embargo, não está ainda claro se a tolerância à sombra e a resposta ao sombreamento são responsáveis pelo estabelecimento bem-sucedido e pela expansão de plantas exóticas em ambientes com baixa irradiância (Martin *et al.*, 2009; Funk, 2013).

A capacidade de utilização da luz disponível no processo fotossintético e aclimação em resposta às variáveis microclimáticas a ela associadas são fatores determinantes na distribuição das espécies florestais (Ribeiro *et al.*, 2005; Silvestrine *et al.*, 2007; Souza & Ribeiro, 2008; Favaretto, 2009; Souza *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2010; Lage-Pinto *et al.*, 2012; Vieira *et al.*, 2012). O conhecimento dos efeitos da intensidade luminosa no processo fotossintético pode auxiliar no desenvolvimento de estratégias relacionadas ao reflorestamento para garantir a sobrevivência e o crescimento adequado das plantas quando transplantadas para o campo, além de permitir avaliar a plasticidade fisiológica da planta em relação ao estresse por luminosidade (Zamith & Scarano, 2004; Lima *et al.*, 2008).

Em síntese, os estudos da ecofisiologia de espécies nativas da Mata atlântica podem ajudar na compreensão das relações ecológicas que compõem as florestas. Sob esta perspectiva, estudos como estes podem auxiliar na ampliação do conhecimento acerca da flexibilidade das espécies as variações ambientais.

Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi caracterizar a fotossíntese de três espécies arbóreas da Mata Atlântica submetidas a diferentes intensidades de radiação solar. Adicionalmente, pretendeu-se analisar o comportamento ecofisiológico de duas espécies pertencentes a um mesmo grupo ecológico (pioneiras) em resposta à disponibilidade de luz, com o intuito de compreender quais características diferenciariam essas duas espécies e poderiam contribuir para o sucesso na ocupação e invasão nos mais variados ambientes.

2. OBJETIVO GERAL

O objetivo deste trabalho foi realizar uma caracterização fotossintética de três espécies arbóreas da Mata Atlântica submetidas a diferentes intensidades de radiação solar.

3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

3.1 Analisar o comportamento ecofisiológico de duas espécies pertencentes a um mesmo grupo ecológico (pioneiras) em resposta à disponibilidade de luz.

3.2 Avaliar os efeitos dos diferentes regimes de luz sobre desempenho fotossintético das plantas estudadas.

3.3 Analisar potenciais diferenças na capacidade de aclimação e de fotoinibição entre as espécies pioneiras e não pioneiras frente às intensidades lumínicas impostas.

3.4 Constatar possíveis diferenças morfológicas influenciadas pelos regimes de luz empregados nas plantas utilizadas no experimento.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Associação Brasileira de Produtores de Floresta plantadas. Anuário estatístico da **ABRAF**: ano base 2010, Brasília, 2011.

BAZZAZ FA. Physiological ecology of plant succession. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**. v.10, p.351-371, 1979.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**. v.15, p.40-42, 1965.

DENSLOW, J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**. v.18, p.431–451, 1987.

ELIAS P. & LININGER K. The Plus Side: Promoting Sustainable Carbon Sequestration in Tropical Forests. Washington, DC: **Union of Concerned Scientists**, 2010.

FAVARETTO, V. F. Estudo comparativo dos mecanismos de defesa contra radicais livres em espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras de Mata Mesófila Semidecidual. **Tese (Doutorado)** - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, USP. p.196, 2009.

FERRAZ, I.D.K.; LEAL FILHO, N.; IMAKAWA, A.M.; VARELA, V.P.; PIÑARODRIGUES, F.C.M. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 4, p. 621-633, 2004.

Fundação SOS Mata Atlântica; **Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais**. Atlas da Evolução dos Remanescentes Florestais e Ecossistemas Associados no Domínio da Mata Atlântica no Período 2014-2015. p.33, 2016.

FUNK L. J. The physiology of invasive plants in low-resource environments. **Conservation Physiology**. v.1, p.1-16, 2013.

GANDOLFI, S., JOLY, C.A., FILHO, H.F.L. “Gaps of deciduosness”: cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola**. v.6, p.280-284, 2009.

GILBERT B. & LECHOWICZ, M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity. **Ecology**. v. 86, p1848-1855, 2005.

GOTTLIEB O. R.; KAPLAN M. A. C.; BORIN M. R. M. B. Biodiversidade: um enfoque químico biológico. Rio de Janeiro: Ed. **UFRJ**. p.267, 1996.

KITAJIMA, K. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: Mulkey S. S., Chazdon R. L.; SMITH A. P. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. p. 559-597, 1996.

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**. v.24, p.1345-1352, 2001.

LAGE-PINTO, F., BERNINI, E, OLIVEIRA, J.G., VITÓRIA, A.P. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. v.24, p.95- 106, 2012.

LIMA J.D.; SILVA D.N.B.M.S.; MORAES W.S.; DANTAS V.A.V.; ALMEIDA C.C. Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia férrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). **Acta Amazonica**. v.38, p.5-10, 2008.

LOVELOCK, C. E.; OSMOND C. B.; JEBB M. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. **Oecologia**, v.97, p. 297, 1994.

LÜTTGE U. & SCARANO F.R. Synecological comparisons sustained by ecophysiological fingerprinting of intrinsic photosynthetic capacity of plants as assessed 34 by menasurements of light response curves. **Revista Brasileira de Botânica**, v.30, p.355-364, 2007.

MARTIN P.H. & MARKS P.L. Intact forests provide weak resistance to a shade-tolerant invasive Norway maple (*Acer platanoides* L.) **Journal of Ecology**.v.94, p.1070-1079, 2006.

MARTIN P.H.; CANHAM C.D.; MARKS P.L. Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance. **Frontiers in Ecology and the Environment**. v.7, p.142-149, 2009.

PEARCY R.W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. v.41, p.421-453, 1990.

Plano Estratégico de Desenvolvimento da Agricultura capixaba: **PEDEAG**: 2007-2025. 2008.

RIBEIRO R. V. Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous forest gap. **Revista Árvore**. v. 28, p.21-27, 2004.

RIBEIRO R.V.; SOUZA G.M.; OLIVEIRA R.F.; MACHADO E.C. Photosynthetic responses of tropical tree species from different sucessional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**. v.28, p.149-161, 2005.

RODRIGUES R. R; GANDOLFI S.; NAVE G. A.; ATTANASIO M. Atividades de adequação ambiental e restauração florestal do LERF/ESALQ/USP. **Pesquisa Florestal Brasileira**. v.55, p.7-21, 2007.

SILVA A.S; OLIVEIRA J.G.; DACUNHA M.; VITÓRIA A.P. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. v.22, p.245-254, 2010.

SILVESTRINE M.; VÁLIO I.F.M.; MATTOS E.A. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian semideciduous Tropical Forest. **Revista Brasileira de Botânica**. v.30, p.463-474, 2007.

SOUZA GM.; RIBEIRO R.V.; SATO AM.; OLIVEIRA MS. Diurnal and seasonal carbon balance of four tropical tree species differing in successional status. **Brazilian Journal of Biology**. v.68, p.781-793, 2008.

SOUZA G.M.; RIBEIRO R.V.; PRADO S.H.B.A.; DAMINELLI D.S.C.; SATO A.M.; OLIVEIRA M.S. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. **Ecological Complexity**. v.6, p.16-26, 2009.

TANG, Y. Light. In: PRASAD, M.N.V. (Ed.) **Plant Ecophysiology**. New York: John Wiley, p.3-40, 1997.

VAN KLEUNEN M.; DAWSON W.; DOSTÁL P. Research on invasive plant traits tells us a lot. **Trends in Ecology and Evolution**. v.26, p.317, 2011.

VIEIRA, T.O.; LAGE-PINTO, F.; RIBEIRO, D.R.; ALENCAR, T.S.; VITÓRIA, A.P. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades luminosas. **Vértices**. v. 13, p.129-142, 2012.

WAY, D.A. & PEARCY, R.W. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. **Tree Physiology**. v.32, p.1066-1081, 2012.

ZAMITH L. R. & SCARANO F. R. Produção de mudas de espécies das restingas do município do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. v.18, p.161-176, 2004.

CAPÍTULO 1 - CARACTERIZAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS DA MATA ATLÂNTICA SUBMETIDAS A DIFERENTES INTENSIDADES LUMÍNICAS

Marcos Thiago Gaudio Gomes¹, Leandro Elias Moraes², Paulo Eduardo de Menezes², Diolina Moura Silva¹, Fábio Murilo DaMatta^{1e 2}

- (1) Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, CEP 29075-910, Vitória, ES, Brasil.
E-mail: thigaudio@gmail.com
- (2) Departamento de Biologia Vegetal, Centro de Ciências Biológicas – CCB, Universidade Federal de Viçosa – UFV, CEP 36570-000, Viçosa, MG, Brasil.

RESUMO

A regulação do processo fotossintético é modificada em função da luz disponível e tem efeito direto sobre a capacidade da planta em viver em determinado habitat. Neste estudo, espécies arbóreas da Mata Atlântica foram submetidas a três intensidades de irradiância para investigar os efeitos da radiação luminosa no comportamento fotossintético e no índice de robustez, *IR*. As espécies utilizadas, *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira) e *Joannesia princeps* Vell. (boleira), classificadas como pioneiras, e *Lecythis pisonis* Camb. (sapucaia), como secundária, são amplamente utilizadas em programas de recuperação ambiental. As plantas foram cultivadas por sete meses a 20; 50 e 100% da radiação solar. Testou-se a hipótese de que as três espécies apresentariam comportamentos ecofisiológicos distintos diante dos tratamentos aplicados. Independentemente da intensidade de irradiância, *S. terebinthifolius* apresentou os maiores valores de taxa de fotossíntese líquida, seguida de *J. princeps*. A espécie *L. pisonis* apresentou os menores valores dessa variável. *S. terebinthifolius* também exibiu maior ponto de saturação luminosa e maior condutância estomática nas três irradiâncias impostas. *S. terebinthifolius* e *J. princeps* exibiram elevação do valor de *IR* com a redução da disponibilidade de luz. Entretanto, esse valor foi mais elevado em *S. terebinthifolius*, com valores superiores a 50% nas plantas a pleno sol comparadas com aquelas sob 20%

de luz, evidenciando um ajuste morfológico frente à diferença de irradiância. Já *L. pisonis* não exibiu alterações nessa variável, em resposta a intensidade de irradiância. Esta espécie apresentou valores mais negativos do potencial hídrico ao longo do dia e entre os regimes lumínicos se comparados aos das outras duas espécies, demonstrando menor condutividade hidráulica. Os resultados confirmaram a hipótese do trabalho, na medida em que se observou maior capacidade de aclimação de *S. terebinthifolius* aos três tratamentos lumínicos impostos. *J. princeps* mostrou comportamento intermediário dentre as espécies estudadas, apresentando valores médios em quase todos os parâmetros analisados durante o experimento. Por seu turno, *L. pisonis* apresentou o menor desempenho fotossintético nos três regimes lumínicos. Esta espécie exibiu uma baixa capacidade de aclimação à alta irradiância. *S. terebinthifolius* demonstrou maior capacidade de se aclimatar aos três ambientes lumínicos impostos. Juntamente com *J. princeps*, que demonstrou um comportamento intermediário, as duas espécies pioneiras poderiam ser utilizadas em reflorestamento em ambientes variados, tendo-se em vista a capacidade dessas espécies de suportar intensidades lumínicas variáveis. Por outro lado, *L. pisonis*, apesar de exibir maior taxa fotossintética a pleno sol, apresentou valores mais negativos do potencial hídrico e, mesmo sob irrigação, exibiu as maiores oscilações dessa variável ao longo do dia dentre as três espécies estudadas, o que pode ser um fator de risco para o plantio em regiões a pleno sol.

Palavras-chave: Aclimação . ecofisiologia . irradiância . mata atlântica . trocas gasosas.

ABSTRACT

The regulation of the photosynthetic process is modified according to the available light and has a direct effect on the plant's ability to live in a given habitat. Three tree species of the Atlantic Forest were evaluated while submitted to three irradiance intensities in order to investigate the effects of light radiation on the photosynthetic behavior and on the slenderness index (SI). The plants were cultivated for seven months at 20; 50 and 100% of the solar radiation. The species used, *Schinus terebinthifolius* Raddi. and *Joannesia*

princeps Vell, classified as pioneers, and *Lecythis pisonis* Camb, as secondary, are widely used in environmental recovery programs. It was tested the hypothesis that the three species would present different ecophysiological behaviors in relation to the applied treatments. Independent of the light regime, *S. terebinthifolius* presented the highest values of net photosynthesis rate on a both per or mass unit, followed by *J. princeps*. *L. pisonis* presented the lowest values of this parameter. *S. terebinthifolius* also showed higher saturation light point and higher stomatal conductance in the three imposed irradiances. *S. terebinthifolius* and *J. princeps* exhibited increased *SI* value at reduced light availability. However, this value was higher for *S. terebinthifolius*, with values higher than 50% in plants under full sun compared to those under 20% of light showing a morphological adjustment to the irradiance difference. *L. pisonis* showed no changes in this parameter in response to light variations. This species presented more negative values of water potential throughout the day and between the light regimes when compared to the other two species, demonstrating a lower hydraulic conductivity. The results confirmed the hypothesis, in so far it was observed greater acclimatization capacity of *S. terebinthifolius* to the three light treatments imposed. *J. princeps* showed an intermediate behavior among the studied species, presenting average values in almost all the parameters analyzed during the experiment. In turn, *L. pisonis* presented the lowest photosynthetic performance in the three light regimes. This species exhibited a low acclimatization capacity at high irradiance. *S. terebinthifolius* demonstrated greater ability to acclimate to the three light environments imposed. Together with *J. princeps*, which showed an intermediate behavior, the two pioneer species could be used in reforestation in different environments, considering the ability of these species to support variable light intensities. On the other hand, *L. pisonis*, although showing a higher net photosynthetic rate at full sun, presented more negative values of water potential and, even under irrigation, showed the highest water potential oscillations throughout the day among the three species studied, which may be a risk factor for planting in regions under full sun exposure.

Key words: Acclimatization . atlantic forest . ecophysiology . gas exchange . irradiance.

1. INTRODUÇÃO

Cerca de 19 mil hectares de Mata Atlântica foram desmatados entre 2014-2015 no Brasil. Atualmente, a Mata Atlântica é a floresta mais ameaçada do país, com apenas 12,5% de sua área original preservada. No Estado do Espírito Santo, estima-se que existam apenas 14% de cobertura remanescente da vegetação nativa original (Fundação SOS Mata Atlântica, 2016). A intensa degradação dos ecossistemas naturais por todo o Brasil, realizada principalmente ao longo dos dois últimos séculos e ainda em curso, desencadeou a necessidade de se encontrarem alternativas científicas e técnicas capazes de orientar as atividades de recuperação florestal (Rodrigues *et al.*, 2007).

O interesse em programas que visam à recuperação e à manutenção de áreas florestais vem aumentando nos últimos anos, incentivado por órgãos governamentais e empresas e motivado especialmente pela conscientização conservacionista e pela legislação ambiental (Elias & Lininger, 2010; Abraf, 2011; SFB, 2011). Segundo o novo Plano Estratégico de Desenvolvimento da Agricultura Capixaba (Pedeag, 2007/2025), o índice de cobertura florestal deverá aumentar para 16% nos próximos 17 anos. Entretanto, os conhecimentos acerca de como algumas espécies de diferentes grupos sucessionais respondem a diferentes condições ambientais como, por exemplo, luminosidade, são contraditórios (Cuzzuol & Milanez, 2012).

A caracterização dos diferentes grupos ecológicos envolvidos nos processos de formação florestal é ainda pouco precisa. De acordo com Ribeiro (2004), a distinção mais concisa entre as classes sucessionais deve levar em consideração aspectos ecofisiológicos, como, por exemplo, a capacidade de aproveitamento da energia luminosa. Nesse contexto, novas formas de avaliação dos processos fisiológicos nos vegetais que contribuam para o conhecimento a cerca da capacidade, das espécies ocuparem ou não, um determinado ambiente, justifica a classificação do estágio sucessional das plantas por meio de características ecofisiológicas, como, por exemplo, a eficiência fotossintética em resposta à luz (Ribeiro *et al.*, 2004; Lüttge & Scarano, 2007).

Têm crescido as evidências de que espécies de grupos ecológicos diferentes são capazes de se aclimatar ao aumento da irradiância, sustentando a hipótese de que a capacidade de ajustamento fisiológico em resposta às novas condições ambientais pode não necessariamente estar relacionada aos grupos sucessionais aos quais as espécies pertencem (Rozendaal *et al.*, 2006; Souza *et al.*, 2009). Sendo assim, estudos que contemplem o uso de espécies, com características sucessionais distintas, submetidas a diferentes regimes lumínicos, podem contribuir para a elucidação de possíveis mecanismos ligados à plasticidade desses indivíduos.

O desenvolvimento vegetal é influenciado por inúmeros fatores ambientais, sendo a irradiância um fator diretamente ligado à produção de biomassa, que regula o ganho de energia e o metabolismo de carboidratos via fotossíntese. Assim, a radiação solar é um dos fatores ambientais mais importantes no estabelecimento da vegetação (Souza & Válio 2003; Duz *et al.*, 2004; Gonçalves *et al.*, 2005; Walter, 2008) e atua no desenvolvimento diferencial das espécies que colonizam não somente ambientes abertos como clareiras, mas também áreas sombreadas como o sub-bosque (Gandolfi *et al.*, 2007). A irradiância desempenha um papel crítico na regulação do crescimento e desenvolvimento da planta mediante a modulação dos níveis de expressão gênica, que regulam o desenvolvimento e a germinação de sementes, a fotomorfogênese das plantas, o desenvolvimento e orientação dos cloroplastos, o crescimento do caule, a biossíntese de pigmentos, a floração e a senescência, dentre outros processos (Shanker & Venkateswarlu, 2011).

A regulação do processo fotossintético é modificada em função da intensidade de irradiância e tem efeito direto sobre a capacidade da planta em viver em determinado habitat (Gottlieb *et al.*, 1996). Em florestas tropicais, como a Mata Atlântica, a eficiência na utilização da luz no processo fotossintético é um fator determinante na distribuição das espécies vegetais devido à heterogeneidade dos ambientes que ali se encontram (Ribeiro *et al.*, 2005; Souza *et al.*, 2008; Favaretto, 2009; Souza *et al.*, 2009; Vieira *et al.*, 2012). Essa capacidade de aclimação a mudanças na intensidade de luz varia entre as espécies e dentro de uma mesma espécie, o que alguns autores relacionam a um conjunto de atributos morfo-fisiológicos (Budowski, 1965; Bazzaz, 1979; Ribeiro *et al.*,

2005; Gandolfi *et al.*, 2009) e à condição de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (Silvestrine *et al.*, 2007; Vieira *et al.*, 2012). Dessa forma, em ambientes florestais, o aparato fotossintético deve ser capaz de utilizar a energia luminosa disponível de forma eficiente, uma vez que esta disponibilidade se altera de acordo com o período de exposição e a intensidade luminosa incidente (Denslow, 1987; Way & Pearcy, 2012). Essa utilização eficiente da luz está relacionada à manutenção da capacidade de ativação do aparato fotossintético após a iluminação da folha e envolve fatores bioquímicos e estomáticos, uma vez que a luz atua na ativação de enzimas relacionadas à fixação de carbono e no controle da abertura e fechamento dos estômatos (Pearcy, 1990).

O controle da abertura estomática pode alterar o fornecimento de carbono ao reduzir a concentração interna de CO₂, limitando a atividade de carboxilação da rubisco, o que favorece a fotorrespiração e reduz o ganho de carbono (Allen & Pearcy, 2000; Valladares *et al.*, 2006). Dependendo das espécies, maiores disponibilidades de luz podem promover a intensificação da atividade fotossintética, ou reduzi-la, mediante a fotoinibição por excesso de luz (Lovelock *et al.*, 1994; Kitajima, 1996; Krause *et al.*, 2001; Vieira *et al.*, 2012). Sendo assim, a capacidade de utilização da luz disponível no processo fotossintético e a aclimação em resposta às variáveis microclimáticas a ela associadas são fatores determinantes na distribuição das espécies florestais (Ribeiro *et al.*, 2005; Silvestrine *et al.*, 2007; Souza *et al.*, 2008; Favaretto, 2009; Souza *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2010; Lage-Pinto *et al.*, 2012; Vieira *et al.*, 2012). O conhecimento dos efeitos da intensidade luminosa no processo fotossintético pode auxiliar o desenvolvimento de estratégias para garantir a sobrevivência e o crescimento adequado das plantas quando transplantadas para o campo, além de permitir avaliar a plasticidade fisiológica da planta em relação ao estresse por luminosidade (Zamith & Scarano, 2004; Lima *et al.*, 2008).

Em síntese, os estudos da ecofisiologia de espécies nativas da Mata Atlântica usadas em restauração florestal podem ajudar na adequação de metodologias de programas de recuperação deste bioma, visando a garantir o sucesso dessas ações e a perpetuação das áreas restauradas, permitindo uma melhor

compreensão das relações ecológicas que compõem as florestas. Sob essa perspectiva, essas informações podem auxiliar na restauração ambiental ampliando o conhecimento acerca da flexibilidade das espécies às variações ambientais. Nesse contexto, o objetivo deste trabalho foi realizar uma caracterização fotossintética de três espécies arbóreas da Mata Atlântica (*Schinus terebinthifolius* Raddi., *Joannesia princeps* Vell. e *Lecythis pisonis* Camb.) submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, de maneira a testar a hipótese de que as espécies estudadas apresentariam comportamentos ecofisiológicos distintos diante dos tratamentos aplicados, mas em consonância com suas classificações sucessionais.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Material vegetal, condições de cultivo e desenho experimental

O estudo foi conduzido na área experimental do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo em Vitória (20°18'52"S e 40°19'06"O), ES. O experimento foi mantido entre março e setembro de 2014 (210 dias), com valores médios de umidade relativa, de 80%, precipitação de 120 mm e temperatura de 24°C (Incaper, 2014). Três espécies arbóreas da Mata Atlântica de diferentes grupos sucessionais foram escolhidas: *Schinus terebinthifolius* Raddi. (aroeira), *Joannesia princeps* Vell. (boleira) e *Lecythis pisonis* Camb. (sapucaia).

Os critérios utilizados para a escolha dessas espécies fundamentaram-se na sua classificação de acordo com as funções ecológicas (Lorenzi, 2002; Carvalho *et al.*, 2006), uso em reflorestamento de Mata Atlântica e disponibilidade de mudas em viveiros locais. Aroeira e boleira pertencem ao grupo das espécies que demandam mais luminosidade. Boleira é ecologicamente classificada como uma planta heliófita, semidecídua (Carvalho, 2005), ocorrendo em florestas de tabuleiro deciduais, úmidas, aluviais (Carvalho *et al.*, 2006) associadas aos domínios fitogeográficos Caatinga e Mata Atlântica (CNCFlora, 2012). Aroeira é classificada como planta

perenifolia, heliófita e pioneira. Sua dispersão é ampla, ocorrendo desde a restinga até as florestas pluviais e semidecíduas de altitude. Sapucaia pertence ao grupo das plantas tolerantes ao sombreamento, comumente encontradas em vegetações de sucessão tardia e está restrita a certos tipos de vegetação, como as florestas ombrófilas sempre verdes e florestas semidecíduas (Lorenzi, 2002). Todas as espécies estudadas possuem madeira de alto valor econômico e frutos e sementes atrativos para animais (Lorenzi 2002, Carvalho *et al.*, 2006), o que fazem dessas espécies boas candidatas para processos de recuperação de áreas degradadas.

Em fevereiro de 2014, 60 mudas uniformes, oriundas de sementes, de cada espécie foram transplantadas para vasos de 12 L. As plantas, adubadas durante todo o experimento, com solução comercial de macro e micronutrientes, com idade média de um ano, foram submetidas a três tratamentos lumínicos: 20, 50 e 100% da luz solar direta. O sombreamento foi aplicado utilizando-se telas de poliolefinas (sombrite) de diferentes malhas. As mudas permaneceram nessas condições lumínicas por cerca de sete meses.

As análises ecofisiológicas foram realizadas em folhas totalmente expandidas do terceiro ou quarto nó a partir do ápice das plantas. A parcela experimental foi composta por uma planta por recipiente de cultivo, totalizando 20 plantas por regime luminoso, para cada espécie. Todas as plantas foram irrigadas mediante um sistema de gotejamento automatizado, com vazão de 4 L/h, três vezes ao dia, procurando-se manter a umidade do solo próxima à capacidade de campo. Dentro de cada tratamento foram realizadas rotações dos vasos para reduzir os efeitos do posicionamento.

2.2. Análises biométricas

Foram realizadas medidas de comprimento do caule com fita métrica, desde a altura do colo (área exposta acima do solo) até o topo da gema apical, em 10 indivíduos por tratamento por espécie. Os mesmos indivíduos foram utilizados para medida do diâmetro do caule, utilizando-se de um paquímetro digital. A partir dessas medidas, foi calculado o 'Índice de Robustez, *IR*' (comprimento do caule/diâmetro do caule).

2.3. Relações hídricas, trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) e parâmetros de trocas gasosas foram medidos utilizando-se folhas completamente expandidas do terceiro ou quarto par a partir do ápice das plantas, às 8h00, 12h00 e 15h00, em dias claros, sem nuvens. Ψ_w foi medido com uma bomba de pressão do tipo Scholander (modelo 1000, PMS Instruments, Albany, NY, EUA).

Inicialmente, foi realizada uma curva de resposta da taxa líquida de assimilação de CO₂ (A) em função da intensidade luminosa (Marshall & Biscoe, 1980; Thornley & Johnson, 1990), em 12 níveis de irradiância em ordem decrescente, expondo-se a folha durante 60 s em cada nível de luz, utilizando-se de um analisador de gases a infravermelho (LI-6400XT, Li-Cor Inc., Nebraska, EUA), equipado com uma fonte de luz azul/vermelho (modelo LI-6400-02B, LI-COR). As curvas foram normalizadas ajustando-se os dados a uma hipérbole retangular modificada, conforme modelo proposto por Lobo *et al.* (2013). O modelo foi ajustado aos dados, usando-se a análise de regressão não linear a partir da ferramenta Microsoft Solver do Excel (Microsoft Corporation, Redmond, WA, EUA), calculando-se, então, o ponto de compensação luminoso (PCL , $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e o ponto de saturação luminoso (PSL , $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Parâmetros de trocas gasosas foram determinados simultaneamente com as medições de fluorescência da clorofila a, utilizando o sistema de trocas gasosas supramencionado. Na antemanh\u00e3, foi obtida a fluoresc\u00eancia m\u00ednima (F_0) via excita\u00e7\u00e3o dos tecidos foliares por luz vermelha modulada de baixa intensidade ($0,03 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). A fluoresc\u00eancia m\u00e1xima (F_m) foi obtida pela aplica\u00e7\u00e3o de um pulso de 0,8 s de luz act\u00ednica saturante ($8000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). A fluoresc\u00eancia vari\u00e1vel (F_v) foi determinada pela diferen\u00e7a entre F_0 e F_m e, a partir destes valores, foi calculado o rendimento qu\u00e2ntico potencial do fotossistema II (van Kooten & Snel, 1990), conforme a equa\u00e7\u00e3o: $F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m$.

A taxa líquida de assimilação de CO₂ (A), a condutância estomática ao vapor de água (g_s), a taxa de transpiração (E) e a concentração intercelular de CO₂ (C_i) foram medidas em condições ambientes de temperatura e umidade relativa. A concentração de CO₂ dentro da câmara foi fixada em 400 ppm, utilizando-se de cilindros de CO₂ sob alta pressão. Adicionalmente, foram calculadas, a partir dessas variáveis, a eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s). As medições foram feitas durante três períodos, ao longo do dia: 08:00h, 12:00h e 15:00h (tempo solar), sob PAR artificial, ou seja, 200 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (para o tratamento 20% de irradiância no período da manhã e da tarde, e 350 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 12h00); 500 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (para o tratamento 50% de irradiância na parte da manhã e da tarde e 750 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 12h00) e 1000 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (para o tratamento 100% de irradiância no período da manhã e da tarde e 1500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 12h00). Estes valores de irradiância corresponderam, aproximadamente, às irradiâncias interceptadas pelas folhas, em suas posições naturais, para cada horário de avaliação.

2.4. *Análises estatísticas*

Os dados foram testados utilizando o software estatístico InfoStat (Versão 2011, Grupo InfoStat, FCA, Universidade Nacional de Córdoba, Argentina). Os dados obtidos foram submetidos à análise de distribuição de normalidade com o teste de Shapiro–Wilk para análise de variância e para comparação das médias pelo teste de Tukey. O experimento foi montado e analisado sob delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial 3x3x3 (três espécies x três níveis de irradiância x três horários ao longo do dia).

3. RESULTADOS

Independentemente do tratamento, aroeira exibiu os maiores valores de A , atingindo 24 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ entre 8h00 e 12h00 a pleno sol, enquanto sapucaia teve as mais baixas taxas fotossintéticas independentemente do regime lumínico, exibindo os maiores valores de A para esta espécie (~ 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a pleno sol. Por seu turno, na boleira, os valores de quase

todos os parâmetros analisados foram intermediários em relação aos das outras duas espécies durante o experimento (Figura 1).

As espécies apresentaram diminuição de A e g_s ao longo do dia, com reduções mais acentuadas das plantas em pleno sol. Neste tratamento, aroeira apresentou a menor queda de A e g_s (37 e 52%), enquanto na boleira as reduções em A e g_s foram de 52 e 67%, respectivamente (Figura 1). Sapucaia apresentou comportamento diferenciado em pleno sol, com aumento nos valores de A às 15h00. Dentre as três espécies, aroeira apresentou os maiores valores de A e g_s com o aumento da intensidade de irradiância.

Sob 50% de irradiância, comparados aos dados obtidos às 08h00, aroeira e sapucaia apresentaram redução em A de 44 e 37%, respectivamente, ao final do dia (Figura 1). Por outro lado, na boleira, A não variou significativamente ao longo do dia, bem como g_s e C_i (Figura 1).

Sob 20% de irradiância, todas as três espécies exibiram baixas taxas fotossintéticas, fato possivelmente associado a g_s , cujos valores foram muito menores comparados aos obtidos nas plantas dos outros tratamentos. Sob 20% de irradiância, aroeira apresentou os maiores valores de A e g_s . Boleira apresentou valores intermediários nestes dois parâmetros quando comparados a aroeira e a sapucaia. Registre-se também que não houve mudanças nos valores de A , C_i e g_s , ao longo do dia, nas plantas de sapucaia (Figura 1).

Dentro de um mesmo tratamento, somente aroeira apresentou oscilações ao longo do dia na eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s), principalmente entre 12h00 e 15h00 (Figura 1). Esta mesma espécie apresentou os menores valores de A/g_s ($\sim 70 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$), a 20% de irradiância, fato primariamente associado aos elevados valores de g_s em comparação com os das outras espécies e, secundariamente, pela redução de A com a diminuição da disponibilidade de luz (Figura 1). As espécies boleira e sapucaia exibiram maiores valores de A/g_s (~ 156 e $114 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$, respectivamente) e pouca variação destes valores em resposta aos tratamentos.

Os menores valores de PCL ($\sim 18 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) observados nas plantas foram registrados em 20% de irradiância, independentemente das espécies, que não diferiram entre si. A pleno sol, PCL variou entre as espécies,

destacando-se um aumento de 44% na aroeira, em relação aos valores de PCL das outras espécies. Nota-se, também, que aroeira apresentou maiores valores do ponto de saturação luminoso (PSL), 42 e 46% mais altos que os de boleira e de sapucaia, respectivamente (Figura 2).

Todas as espécies apresentaram oscilação do potencial hídrico (Ψ_w) ao longo do dia. Entretanto, para aroeira e boleira essa oscilação não foi influenciada pelos tratamentos (Tabela 1). Todavia, sapucaia exibiu diferenças no Ψ_w entre regimes lumínicos distintos, exibindo os valores mais negativos (-1,26 MPa) a pleno sol, com um aumento de 88% do Ψ_w às 15h00, quando comparado com os valores encontrados no início do dia (Figura 3).

Apesar de os valores de F_v/F_m diferirem entre as espécies e entre as irradiâncias impostas no presente experimento, não houve diferença estatística entre os tratamentos; com efeito, os valores de F_v/F_m mantiveram-se em torno de 0,80 ou mais ao longo de todo o experimento (Figura 3).

Aroeira e boleira exibiram elevação do valor de IR com a redução da disponibilidade de luz. Entretanto, este valor foi mais elevado para aroeira, com valores superiores a 50% nas plantas a pleno sol comparadas com aquelas sob 20% de irradiância (Figura 4). Por outro lado, IR não respondeu às variações de luz em sapucaia.

Efeito dos fatores e suas interações

As espécies estudadas apresentaram mudanças morfológicas e fisiológicas em resposta aos tratamentos aplicados, afetando o desempenho das plantas como um todo (Tabelas 1 e 2). A interação espécies (E) x luminosidade (L) x horários (H) foi altamente significativa ($p < 0,001$) para A , g_s e E (Tabela 1). Com exceção do Ψ_w , que apresentou interação somente entre os fatores E x H (Figura 1) e da razão F_v/F_m , que não apresentou nenhuma interação entre os fatores, a interação espécie x luminosidade foi significativa ($p < 0,01$) para todas as análises do experimento (Tabela 1 e 2).

4. DISCUSSÃO

Neste estudo, aroeira exibiu valores mais elevados de A independentemente da intensidade de irradiância (Figura 1). Sobretudo para os valores de A encontrados em aroeira com a redução da irradiância, é possível inferir sob um eventual ajustamento dessa espécie a condições de baixa luminosidade. Resultado semelhante foi encontrado por Silvestrini *et al.* (2007), trabalhando com espécies pioneiras sob diferentes irradiâncias.

A espécie sapucaia é conhecida como uma espécie climácica, tolerante à sombra, comum do interior da mata primária da floresta pluvial atlântica (Lorenzzi, 2000; Carvalho *et al.*, 2006). Espécies tolerantes à sombra sob condição de alta radiação solar raramente atingem alta capacidade fotossintética, como a exibida pelas espécies exigentes em luz (Paquette *et al.*, 2007; Portsmouth & Niinemets 2007). Entretanto, muitas espécies exigentes em alta irradiância demonstram grande capacidade de modular e reduzir a capacidade fotossintética, quando cultivadas sob baixa disponibilidade de radiação luminosa (Bazzaz & Pickett 1980), fato observado com boleira e aroeira no presente estudo. De fato, boleira é classificada como uma espécie pioneira e também como secundária inicial (Lorenzzi, 2002; Carvalho *et al.*; 2006). Neste estudo, essa espécie mostrou-se mais bem adaptada ao ambiente com 50% de radiação luminosa, sofrendo reduções em A bem como em outros parâmetros de trocas gasosas quando cultivada a pleno sol, o que nos leva a acreditar que essa espécie possui características mais relacionadas a espécies secundárias do que pioneiras.

Possivelmente, o maior desempenho fotossintético de aroeira está diretamente relacionado aos altos valores de g_s e PSL . Esta espécie apresentou valores destas duas variáveis bem elevados em relação aos de boleira e sapucaia, mesmo sob alta irradiância. Resultados semelhantes foram relatados por Marengo *et al.* (2014) e Walters (2005) trabalhando com espécies arbóreas. Uma alta condutância estomática proporciona maior influxo de CO_2 (C_i) e, por conseguinte, maior taxa de A (Marchese *et al.*, 2008), comportamento encontrado em aroeira neste experimento (Figuras 1e 2).

Outros dados importantes sob o comportamento fotossintético de aroeira foram os valores de *PCL* encontrados nos tratamentos. Esta espécie apresentou uma amplitude de resposta diante das irradiâncias impostas, uma vez que exibiu redução de aproximadamente 40% nos valores de *PCL* entre os tratamentos de 100% e 20%, reduzindo a respiração (dados não mostrados) diante da pouca disponibilidade de luz neste ultimo tratamento. Estas características demonstram o potencial desta espécie em se aclimatar aos mais variados ambientes, reduzindo inclusive a magnitude de *A* e *g_s* diante de situações adversas, como baixa luminosidade (Figura 1). Sabbi *et al.* (2010), trabalhando com a aroeira sob alagamento, e Rabelo *et al.* (2012), com adaptações ecofisiológicas em clareiras florestais, classificaram aroeira como sendo uma espécie de alta plasticidade fotossintética, corroborando os dados encontrados neste trabalho.

Diferentes espécies podem ser capazes de tolerar a sombra através do desenvolvimento de estratégias distintas (Niinemets, 2006; Valladares & Niinemets, 2008). De acordo com a “hipótese do ganho de carbono” (Givnish, 1988), a tolerância ao sombreamento é definida como a capacidade de maximização da captura de luz e da eficiência no ganho de carbono, juntamente com a minimização dos custos respiratórios de manutenção, sob condições de baixa disponibilidade de luz. Entretanto, ao contrário do resultado encontrado por Dos Anjos *et al.* (2015), no presente estudo, a espécie sapucaia, classificada como tolerante ao sombreamento, apresentou uma maior eficiência fotossintética com o aumento da intensidade de irradiância. Este resultado vai de encontro à hipótese do ganho de carbono. De fato, se a tolerância ao sombreamento está relacionada ao maior ganho de carbono, seria esperado que, sob baixa luminosidade, as espécies tolerantes à sombra exibissem maiores taxas fotossintéticas do que as intolerantes.

Assim como os resultados encontrados neste trabalho, estudos demonstraram que plântulas de espécies tolerantes ao sombreamento exibem capacidade fotossintética mais baixa do que as de plantas intolerantes, tanto em pleno sol, quanto à sombra, o que lança dúvidas sobre a validade da hipótese de ganho de carbono (Walters & Reich, 1999; Reich *et al.*, 2003). Os presentes resultados corroboram com a sugestão de que a tolerância ao sombreamento

não estaria associada unicamente à maximização na captura de luz, mas à capacidade de manutenção dos recursos capturados e ao uso conservativo dos recursos (Reich *et al.*, 2003). Segundo a “hipótese do uso conservativo dos recursos,” as espécies tolerantes sacrificam seu crescimento potencial à sombra em favor da persistência, o que não impede um aumento limitado da capacidade fotossintética com a elevação da radiação, como observado no presente estudo.

Nesta pesquisa, foi observada redução de A ao longo do dia. A queda de A foi associada à redução dos valores de g_s , que pode ser atribuída a uma diminuição do Ψ_w ou, mais fortemente, à resposta dos estômatos a um possível aumento do déficit de pressão de vapor. Siebert & Levia (2011), trabalhando com espécies pioneiras, encontraram alta capacidade de tolerância a altas irradiâncias, em que a disponibilidade de água é menor em comparação com o interior da floresta. Os resultados desses autores corroboram os dados obtidos com as duas espécies pioneiras do presente estudo, i.e. menor variação do Ψ_w ao longo do dia em comparação com sapucaia, evidenciando, possivelmente, uma maior condutividade hidráulica daquelas espécies. Uma hipótese para explicar os valores mais negativos do Ψ_w em sapucaia seria devido a uma maior taxa de transpiração em relação à capacidade de absorção das raízes ou maior do que a capacidade de transporte ao longo da planta, i.e. baixa condutividade hidráulica. Essa espécie, possivelmente por ter menor condutividade hidráulica, parece adotar um mecanismo conservativo, reduzindo g_s e E e aumentando a eficiência do uso da água. Nessas condições, todavia, A também acaba sendo reduzida (Figuras 1 e 3).

Os ajustes morfológicos desempenham um papel importante na atividade fotossintética (Ivancich *et al.*, 2014). Quando submetidas a condições sombreadas, as espécies intolerantes exibem um conjunto característico de alterações conhecidas como “síndrome de escape à sombra” (Grime, 2006), que visa ao rápido crescimento em altura para escapar da condição sombreada e para maximizar a captação de luz (Valladares & Niinemets, 2008). O índice de robustez “ IR ” está ligado à capacidade da planta de evitar o sombreamento (Gomez *et al.*, 2006; Valladares & Niinemets, 2008). Neste estudo, aroeira apresentou os maiores valores de IR com a diminuição da irradiância. Souza *et*

al. (2014), trabalhando com árvores subtropicais do Brasil, também encontraram maiores valores de *IR* em espécies pioneiras e uma diminuição nos valores de *IR* em plantas tolerantes à sombra. Sendo assim, aroeira aparentemente apresenta uma plasticidade não somente fotossintética, mas também morfológica, diante da variação da radiação luminosa.

5. CONCLUSÕES

As três espécies estudadas apresentaram comportamentos distintos em relação aos tratamentos impostos neste estudo. Aroeira demonstrou maior capacidade de se aclimatar aos três ambientes lumínicos. Juntamente com boleira, que demonstrou um comportamento intermediário, as duas espécies pioneiras poderiam ser utilizadas em reflorestamento em ambientes variados, tendo-se em vista a capacidade dessas espécies de suportar não apenas alta intensidade lumínica como encontrada em clareiras e em regiões de áreas degradadas pela ação antrópica, mas também a possibilidade de permanecer no ambiente mesmo após o desenvolvimento do sub-bosque e consequente sombreamento, atuando como facilitadoras para espécies de sucessão tardia.

Por outro lado, sapucaia, apesar de exibir maior taxa fotossintética a pleno sol, apresentou menores valores de g_s e, mesmo sob irrigação, exibiu as maiores oscilações de potencial hídrico ao longo do dia dentre as três espécies estudadas, o que pode ser um fator de risco para o plantio em regiões a pleno sol. Portanto, acredita-se que sapucaia deveria ser utilizada em reflorestamentos onde as condições locais possuam certo nível de sombreamento, possibilitando um melhor desenvolvimento desta espécie. É importante salientar que os dados obtidos neste estudo foram realizados em condições artificiais. Diante disto, mostra-se necessário realizar mais trabalhos em condições de campo analisando, talvez, outros fatores como estresse hídrico para uma melhor recomendação de plantio dessas espécies para fins de reflorestamento.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVARENGA A.A.; CASTRO M. E.; JUNIOR L. C. E.; MAGALHÃES M. M. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill. in southeastern Brazil. **Revista Árvore**. v.27, p.53-57, 2003.

Associação Brasileira de Produtores de Floresta plantadas. **Anuário estatístico da ABRAF**: ano base 2010, Brasília, 2011.

ALLEN, M.T. & PEARCY, R.W. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. **Oecologia**. v. 122, p. 470-47, 2000.

BAZZAZ F.A. Physiological ecology of plant succession. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**. v.10, p.351-371, 1979.

BAZZAZ F.A. & PICKET, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**. v.11, p.297-310, 1980.

BILGER W, & BJORKMAN O. Papel do ciclo das xantofilas em fotoproteção elucidado por meio de medições de mudanças induzidas pela luz de absorção, fluorescência e fotossíntese em folhas de *Hedera canariensis*. **Photosynthesis Research**. v.25 , p.173 -185, 1990.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**. v.15, p.40-42, 1965.

CARNEIRO, J.W.P. Determinação do número de sementes para avaliar o desempenho germinativo de sementes de *Stevia rebaudiana*. **Revista Brasileira de Sementes**. v.18, p.1-5, 1996.

CARVALHO, F.A.; NASCIMENTO, M.T.; BRAGA, J.M.A. Composição e riqueza florística do componente arbóreo da Floresta Atlântica Submontana na região de Imbaú, município de Silva Jardim, RJ. **Acta Botanica Brasilica**. v.20, p.727-740, 2006.

CUZZUOL, G.R.F. & MILANEZ, C.R.D. Morphological and physiological adjustments in juvenile tropical trees under contrasting sunlight irradiance. *In*: NAJAFPOUR, M.M. (Ed.). **Advances in Photosynthesis: Fundamental Aspects**. Rijeka: InTech - Open Access Publisher, v. 1, p. 501-518, 2012.

DENSLOW, J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. v.18, p.431-451, 1987.

DOS ANJOS L.; OLIVA M.A.; KUKI N. K.; MIELKE M.S.; VENTRELLA M.C.; GALVAO F. M.; PINTO M. R. L. Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. **Trees**. v.29, p.247–258, 2015.

DOUSSEAU S.; ALVARENGA A. A.; SANTOS O. M.; ARANTES O. L. Influência de Diferentes Condições de Sombreamento sobre o Crescimento de *Tapirira guianensis* Alb. **Revista Brasileira de Biociências**. v. 5, p.477-479, 2007.

DUZ R. S.; SIMINSKI, A.; SANTOS, S.; PAULILO, M. T. S. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da floresta atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**. v. 27, p.587-596, 2004.

ELIAS P. & LININGER K. The Plus Side: Promoting Sustainable Carbon Sequestration in Tropical Forests. Washington, DC: **Union of Concerned Scientists**, 2010.

FAVARETTO V. F. Estudo comparativo dos mecanismos de defesa contra radicais livres em espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras de Mata Mesófila Semidecidual. **Tese (Doutorado)** - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, USP. p.196, 2009.

Fundação SOS Mata Atlântica; Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. **Atlas da Evolução dos Remanescentes Florestais e Ecossistemas Associados no Domínio da Mata Atlântica** no Período 2014-2015. p.33, 2016.

GANDOLFI S.; RODRIGUES R.R.; MARTINS S.V. Theoretical bases of the forest ecological restoration, in: Rodrigues R.R, Martins, S.V, Gandolfi, S. High diversity forest restoration in degraded areas. **Nova Science Publishers**. p.27–60, 2007.

GANDOLFI S.; JOLY C.A.; FILHO H.F.L. “Gaps of deciduosness”: cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola**. v.6, p.280-284, 2009.

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

GÓMEZ-APARICIO L.; VALLADARES F.; ZAMORA R. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four cooccurring species. **Tree Physiology**. v.26, p.947–958, 2006.

GONÇALVES J.F.C.; VIEIRA G.; MARENCO R.A.; FERRAZ J.B.S.; SANTOS JUNIOR U.M.; BARROS F.C.F. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environments. **Acta Amazonica**. v.35, p.23–27, 2005.

GOTTLIEB O. R.; KAPLAN M. A. C.; BORIN M. R. M. B. Biodiversidade: um enfoque químico biológico. Rio de Janeiro: Ed. **UFRJ**. p.267, 1996.

GRIFFIN J.J.; RANNEY T.G.; PHARR D.M. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and carbohydrate content of *Illicium taxa* grown under varied irradiance. **Journal of the American Society for Horticultural Science**. v.129, p.46-53, 2004.

GRIME F.J. **Plant strategies, Vegetation processes and Ecosystem Properties**. v.2, p.456, 2006.

IVANCICH H.S.; LENCINAS M.V.; PASTUR G.J.M.; ESTEBAN R.M.S.; HERNANDEZ L.; LINDSTROM I. Foliar anatomical and morphological variation in *Nothofagus pumilio* seedlings under controlled irradiance and soil moisture levels. **Tree Physiology**. v.32, p.554–564, 2014.

KITAJIMA K. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon e A. P. Smith. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman & Hall. p.559-597, 1996.

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**. v.24, p.1345-1352, 2001.

LAGE-PINTO, F., BERNINI, E, OLIVEIRA, J.G., VITÓRIA, A.P. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. v.24, p.95- 106, 2012.

LIMA J.D.; SILVA D.N.B.M.S.; MORAES W.S.; DANTAS V.A.V.; ALMEIDA C.C. Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia férrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). **Acta Amazonica**. v.38, p.5-10, 2008.

LIMA A.L.S.; ZANELLA F.; CASTRO L. D. M. Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Amazonica**. v. 40, p. 43-48, 2010.

LOBO F.A.; BARROS M.P.; DALMAGRO H.J.; DALMOLIN Â.C.; PEREIRA W.E.; SOUZA E.C.; VOURLITIS G.L.; RODRÍGUEZ ORTÍZ C.E. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel - a critical look at the models. **Photosynthetica**. v.51, p.445-456, 2013.

LONG S.P.; HUMPHRIES S.; FALKOWSKI P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. v.45, p.633-662, 1994.

LORENZI H. **Árvores brasileiras**. 4ed, v. 1. Nova Odessa: Plantarum, 2002.

LOVELOCK C.E.; OSMOND C.B.; JEBB M. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. **Oecologia**. v. 97, p. 297, 1994.

LÜTTGE U. & SCARANO F.R. Synecological comparisons sustained by ecophysiological fingerprinting of intrinsic photosynthetic capacity of plants as assessed 34 by menasurements of light response curves. **Revista Brasileira de Botânica**, v.30, p.355-364, 2007.

MARENCO R.A.; NASCIMENTO H.C.S.; MAGALHÃES N.S. Stomatal conductance in Amazonian tree saplings in response to variations in the physical environment. **Photosynthetica**. v.52, p.493-500, 2014.

MARSHALL B. & BISCOE P.V. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance: I. Derivation. **Journal of Experimental Botany**. v.31, p.29-39, 1980.

MARTIN W.; SCHEIBE R.; SCHNARRENBARGER C. The Calvin cycle and its regulation. In: LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.D.; von Caemmerer, S. (Ed.) Photosynthesis: Physiology and Metabolism. Netherlands:Kluwer Academic Publishers, p.9–51. **Plant Physiology**. v.99, p.227-234, 2000.

Ministério do Meio Ambiente. Serviço Florestal Brasileiro. **Gestão de Florestas Públicas** - Relatório 2010. Brasília: MMA/SFB, 2011. MOTT K.A. & WOODROW I.E. Modeling the role of Rubisco activase in limiting non-steady-state photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.399–406, 2000.

NIINEMETS Ü. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. **Journal of Ecology**. v.94, p.464-470, 2006.

PAQUETTE A.; BOUCHARD A.; COGLIASTRO A. Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks. **Forest Ecology and Management**. v.241, p.278-287, 2007.

PEARCY R.W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. v.41, p.421-453, 1990.

Plano Estratégico de Desenvolvimento da Agricultura Capixaba: **PEDEAG** : 2007-2025. 2008.

PORTES M.T.; DAMINELI D.S.C.; RIBEIRO R.V.; MONTEIRO J.A.F.; SOUZA G.M. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. Compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environment. **Brazilian Journal of Biology**. v.70, p.75-83, 2010.

RABELO G.R.; KLEIN D.E.; DA CUNHA M. Does selective logging affect the leaf structure of a late successional species? **Rodriguesia**. v.63, p.419–427, 2012.

REICH P.B.; WRITGHT I. J.; CAVENDER-BARES J.; CRAINE J. M.; OLESKSYN J.; WESTOBY M.; WALTERS M. B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**. v.164, p.143-164, 2003.

RIBEIRO R. V. Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous forest gap. **Revista Árvore**. v. 28, p.21-27, 2004.

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**. v.28,p.149-161, 2005.

RODRIGUES R. R; GANDOLFI S.; NAVE G. A.; ATTANASIO M. Atividades de adequação ambiental e restauração florestal do LERF/ESALQ/USP. **Pesquisa Florestal Brasileira**. v.55, p.7-21, 2007.

ROZENDAAL D.M.A.; HURTADO V.H.; POORTER L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**. v.20, p.207-216, 2006.

SABBI C.L.B.; ANGELO A.C.; BOEGER M.R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **Iheringia**. v.65, p.171–181, 2010.

SANTOS U.M.Jr.; GONÇALVES J.F.C.; FELDPAUSCH. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v.226, p.299-309, 2006.

SASSENATH-COLE G.F. & PEARCY R.W. The role of ribulose-1,5-bisphosphate regeneration in the induction requirement of photosynthetic CO₂ exchange under transient light conditions. **Plant Physiology**. v.99, p.227–234, 1992.

SCHOLANDER P.F.; HAMMEL H.T.; BRADSTREET E.D.; HEMMINGSEN E.A. Sap pressure on vacuolar plants. **Science**. v.148, 339–346, 1965.

SHANKER A.K. & B. VENKATESWARLU. Abiotic Stress in Plants-Mechanisms and Adaptations. **InTech Publisher**, p.428, 2011.

SIEGERT C. M & LEVIA D. F. Stomatal conductance and transpiration of co-occurring seedlings with varying shade tolerance. **Trees**. v.25, p.1091–1102, 2011.

SILVESTRINE M.; VÁLIO I.F.M.; MATTOS E.A. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian semideciduous Tropical Forest. **Revista Brasileira de Botânica**. v.30, p.463-474, 2007.

Sistema de Informações Meteorológicas. Vitoria, ES: **Incaper**. Disponível em:< <https://meteorologia.incaper.es.gov.br/graficos-da-serie-historica>>. Acesso em: set.2014.

SOUZA GM.; RIBEIRO R.V.; SATO AM.; OLIVEIRA MS. Diurnal and seasonal carbon balance of four tropical tree species differing in successional status. **Brazilian Journal of Biology**. v.68, p.781-793, 2008.

SOUZA R.P. & VÁLIO I.F.M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica**. v.26, p.35-47, 2003.

SOUZA G.M.; RIBEIRO R.V.; PRADO S.H.B.A.; DAMINELLI D.S.C.; SATO A.M.; OLIVEIRA M.S. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. **Ecological Complexity**. v.6, p.16-26, 2009.

SOUZA G.M.; BALMANT B.D.; VÍTOLO H.F.; GOMES K.B.P.; FLORENTINO T.M.; TIAGO T.A.; VIEIRA W.L. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. **Acta Botanica Brasilica**. v.23, p.474-485, 2009.

SOUZA F. A.; FORGIARINI C.; LONGHI J. S.; OLIVEIRA M. J. Detecting ecological groups from traits: a classification of subtropical tree species based on ecological strategies. **Brazilian Journal of Botany**. v.37, 2014.

THORNLEY J. H. M. & JOHNSON I. R. "Plant and crop modeling." **Oxford**, v.19, p.534-577, 1990.

VALLADARES F.; SÁNCHEZ-GÓMEZ D.; ZAVALA M.A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of Ecology**. v.94, p.1103–16, 2006.

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

VIEIRA T.O.; LAGE-PINTO F.; RIBEIRO D.R.; ALENCAR T.S.; VITÓRIA A.P. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades luminosas. **Vértices**. v.13, p.129-142, 2012.

WALTER A. Plant Growth Dynamics: Analysis of basic and temporal growth patterns on the background of photosynthetic energy gain and interactions with the environment. **Plant Cell Monographs**. v.10, p.63-88, 2008.

WALTERS 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? **New Phytologist**. v.143, p.143–154, 1999.

WAY D.A. & PEARCY, R.W. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. **Tree Physiology**. v.32, p.1066-1081, 2012.

WOODROW I.E. & MOTT K.A. Rate limitation of non-steady state photosynthesis by ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in spinach. **Australian Journal of Plant Physiology**. v.16, p.487–500, 1989.

ZAMITH L. R. & SCARANO F. R. Produção de mudas de espécies das restingas do município do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. v.18, p.161-176, 2004.

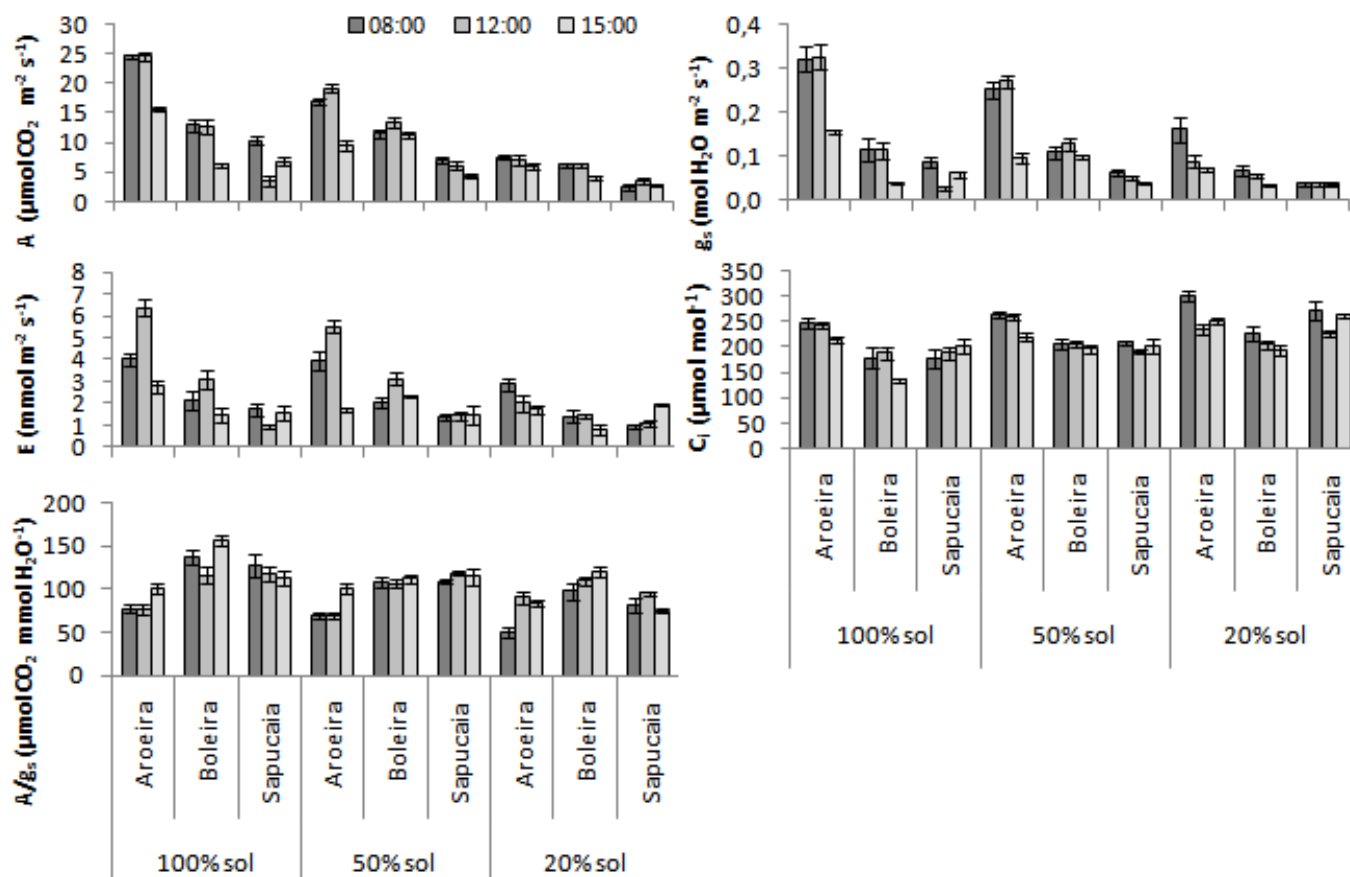


Figura 1: Taxa de assimilação de CO_2 (A); taxa de transpiração (E); condutância estomática (g_s); eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) e concentração intercelular de CO_2 (C_i) de três espécies da Mata Atlântica após sete meses de cultivo, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% da radiação solar direta. As medições foram feitas em três horários do dia. Valores representam as médias de seis repetições e as barras o erro-padrão.

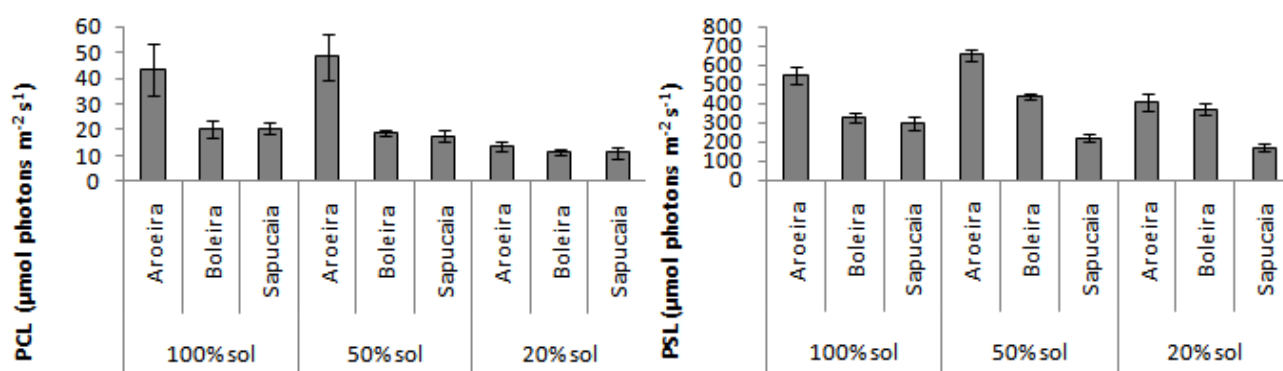


Figura 2: Ponto de compensação da luz (PCL) e Ponto de saturação luminosa (PSL) de três espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% da radiação solar direta. Valores representam as médias de seis repetições e as barras o erro-padrão.

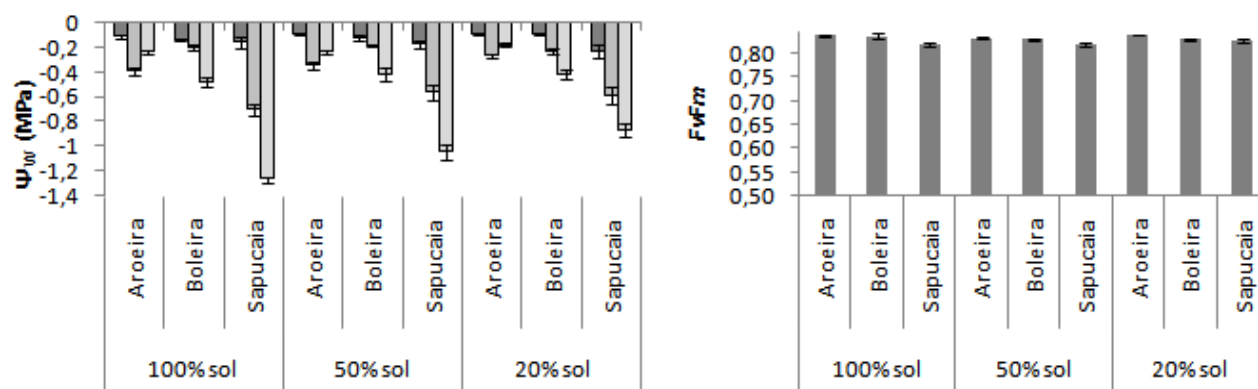


Figura 3: Potencial hídrico foliar (Ψ_w) e o Rendimento quântico potencial do PSII (F_v/F_m) de três espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% da radiação solar direta. As medições foram feitas em três horários do dia. Valores representam as médias de seis repetições e as barras o erro-padrão.

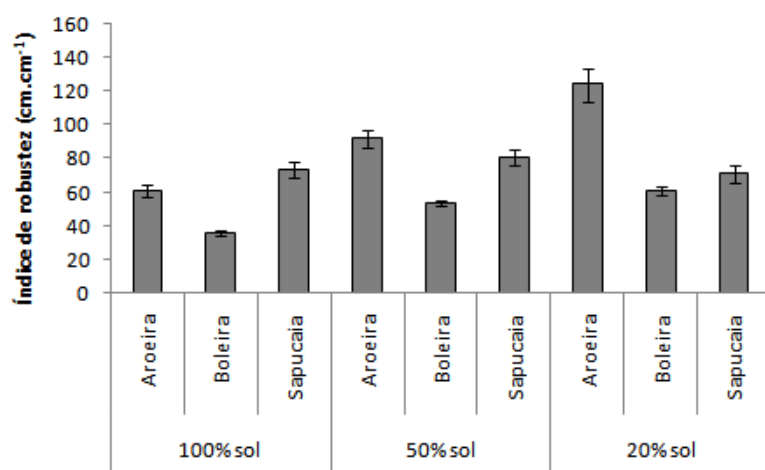


Figura 4: Índice de Robustez (IR) de três espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% da radiação solar direta. Valores representam as médias de seis repetições e as barras o erro-padrão.

Tabela 3: Efeito dos fatores: espécie (n=3), luz (n=3) e horário (n=3), e as interações entre esses fatores, em variáveis fisiológicas de acordo com a análise de variância (ANOVA) de três fatores.

Variáveis	Fatores			Interações				R ²	CV (%)
	Espécies (E)	Luz (L)	Horário (H)	E x L	E x H	L x H	E x L x H		
<i>A</i>	***	***	***	***	***	***	***	0,96	14,32
<i>g_s</i>	***	***	***	***	***	**	***	0,91	28,44
<i>E</i>	***	***	***	***	***	***	***	0,88	25,04
<i>C_i</i>	***	***	***	**	**	**	Ns	0,74	11,07
<i>A/g_s</i>	***	***	***	***	**	**	Ns	0,72	15,88
<i>Ψ_w</i>	***	ns	***	ns	***	ns	Ns	0,75	49,31

A, Assimilação de CO₂ (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹); *g_s*, Condutância estomática (mol H₂O m⁻² s⁻¹); *E*, Transpiração (mmol m⁻² s⁻¹); *C_i*, Concentração intercelular de carbono (μmol mol⁻¹); *A/g_s*, Eficiência intrínseca do uso da água (μmol CO₂ mmol H₂O⁻¹); Potencial hídrico, *Ψ_w* (MPa). O nível de significância, avaliado pelo teste F (*P < 0,05, **P < 0,01, ***P < 0,001 e ns P > 0,05), para cada fator e as interações é indicado pelo *. A variabilidade dos dados em relação à média é representada pelo coeficiente de variação (CV). R² é a proporção da variância total explicada pelo modelo.

Tabela 2: Efeito dos fatores: espécie (n=3), luz (n=3), e as interações entre esses fatores, em variáveis fisiológicas e morfológicas de acordo com a análise de variância (ANOVA) de dois fatores.

Variáveis	Fatores		Interação	R ²	CV (%)
	Espécies (E)	Luz (L)			
<i>PCL</i>	***	***	**	0,76	33,62
<i>PSL</i>	***	***	**	0,86	17,22
<i>IR</i>	***	***	***	0,81	16,44
<i>F_vF_m</i>	*	ns	ns	0,44	1,28

PCL, Ponto de Compensação da Luz (μmol photons m⁻² s⁻¹); *PSL*, Ponto de Saturação da Luz (μmol photons m⁻² s⁻¹); *IR*, Índice de Robustez (cm.cm⁻¹); *F_vF_m*, Rendimento quântico máximo do PSII. O nível de significância, avaliado pelo teste F (*P < 0,05, **P < 0,01, ***P < 0,001 e ns P > 0,05), para cada fator e as interações é indicado pelo *. A variabilidade dos dados em relação à média é representada pelo coeficiente de variação (CV). R² é a proporção da variância total explicada pelo modelo.

CAPÍTULO 2 - PERFORMANCE ECOFISIOLÓGICA DE DUAS PIONEIRAS SUBMETIDAS A DIFERENTES IRRADIANCIAS

Marcos Thiago Gaudio Gomes¹, Leandro Elias Moraes², Paulo Eduardo de Menezes², Felipe Machado Barreto¹, Camilla Rozindo Dias Milanez¹, Diolina Moura Silva¹, Fábio Murilo DaMatta^{1e 2}

- (1) Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, CEP 29075-910, Vitória, ES, Brasil.
E-mail: thigaudio@gmail.com
- (2) Departamento de Biologia Vegetal, Centro de Ciências Biológicas – CCB, Universidade Federal de Viçosa – UFV, CEP 36570-000, Viçosa, MG, Brasil.

RESUMO

Variações nas condições ambientais, como por exemplo, na irradiância, podem provocar comportamentos distintos em espécies vegetais pertencentes a um mesmo grupo sucessional. Estudos nesse campo contribuem na análise de características relevantes no processo de invasão de determinadas espécies nos mais variados ambientes. O objetivo deste trabalho foi caracterizar o comportamento ecofisiológico de plantas jovens de duas espécies pioneiras da Mata Atlântica, *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira) e *Joannesia princeps* Vell. (boleira) sob 100% (pleno sol), 50% e 20% de irradiância. Após 210 dias de tratamento, realizaram-se medidas de trocas gasosas, área foliar específica, potencial hídrico, composição isotópica de carbono, fluorescência da clorofila *a* e parâmetros bioquímicos. Registrou-se que tanto *S. terebinthifolius* quanto *J. princeps* apresentaram capacidade de se aclimatar aos níveis de irradiâncias impostos. Todavia, *S. terebinthifolius* demonstrou maior eficiência fotossintética quando submetida aos três níveis de irradiância. Esta espécie, aparentemente, também exibiu uma maior condutividade hidráulica a julgar-se pela menor oscilação do potencial hídrico registrado ao longo do dia nos tratamentos impostos. *J. princeps* exibiu um maior investimento em mecanismos de dissipação de energia para evitar possíveis danos ao aparato fotossintético. *S.*

terebinthifolius se mostrou mais efetiva na eficiência da captura de luz, fato este comprovado pelos maiores valores de composição isotópica do carbono, *quenching* fotoquímico e área foliar específica encontrados nessa espécie. Os resultados encontrados demonstram que, apesar de as duas espécies estudadas pertencerem a um mesmo estado de sucessão ecológica, *S. terebinthifolius* apresentou uma maior aclimação diante dos tratamentos impostos. Além disso, os dados aqui registrados explicam, em parte, o potencial invasor dessa espécie ao longo dos continentes.

Palavras-chave: Ecofisiologia . irradiância . pioneiras. trocas gasosas.

ABSTRACT

Variations in environmental conditions, such as irradiance, can lead to different behaviors in plant species belonging to the same successional group in relation to environmental acclimatization. Studies in this field contribute to the analysis of relevant characteristics in the process of invasion of certain species in the most varied environments. The objective of this work was to characterize the ecophysiological behavior of young plants of two pioneer species of the Atlantic Forest, under 100%, 50% and 20% of irradiance. The species studied were: *Schinus terebinthifolius* Raddi and *Joannesia princeps* Vell. After 210 days of treatment under different light regimes it was performed measurements of gas exchange, specific leaf area, water potential, carbon isotope composition, chlorophyll *a* fluorescence and biochemical parameters. It was observed that both *S. terebinthifolius* and *J. princeps* were able to acclimate to the levels of irradiance imposed. However, *S. terebinthifolius* showed higher photosynthetic efficiency when submitted to the three levels of irradiance. This species also demonstrated a greater hydraulic conductivity as inferred from the smaller oscillation of the water potential registered during the day under the imposed treatments. *J. princeps* exhibited a greater investment in energy dissipation mechanisms to avoid possible damages to the photosynthetic apparatus. *S. terebinthifolius* showed to be more effective in light capture efficiency, as evidenced by the higher values of carbon isotopic composition, photochemical quenching and specific leaf area found in this species. The results show that

although the two species studied belong to the same state of ecological succession, *S. terebinthifolius* presented a greater plasticity in front of the imposed treatments. In addition, the data recorded partly explains the invasive potential of this species along the continents.

Key words: Ecophysiology . gas exchange . irradiance . pioneers.

1. INTRODUÇÃO

A competição pela luz e as respostas à disponibilidade de luz desempenham papéis cruciais na distribuição das plantas em um determinado ecossistema (Grubb, 1998; Valladares, 2003; Silvertown, 2004; Zavala *et al.*, 2007). A capacidade de aclimação a mudanças na intensidade de luz pode variar até mesmo em indivíduos pertencentes à mesma espécie, o que alguns autores relacionam a um conjunto de atributos morfo-fisiológicos (Budowski, 1965; Bazzaz, 1979; Ribeiro *et al.*, 2005; Gandolfi *et al.*, 2009) e à condição de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (Silvestrine *et al.*, 2007; Vieira *et al.*, 2012).

Dependendo das espécies, maiores disponibilidades de luz podem promover a intensificação da atividade fotossintética ou reduzi-la, mediante a fotoinibição por excesso de luz (Lovelock *et al.*, 1994; Kitajima, 1996; Krause *et al.*, 2001; Vieira *et al.*, 2012). Sendo assim, a capacidade de utilização da luz disponível no processo fotossintético e aclimação em resposta às variáveis microclimáticas a ela associadas são fatores determinantes na distribuição das espécies florestais nos ecossistemas (Ribeiro *et al.*, 2005; Silvestrine *et al.*, 2007; Ribeiro, 2008; Favaretto, 2009; Souza & Souza *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2010; Lage-Pinto *et al.*, 2012; Vieira *et al.*, 2012).

Pesquisas enfocando análises ecofisiológicas entre espécies de diferentes classes sucessionais são bem relatadas no meio científico (Silvestrine *et al.*, 2007; Portes *et al.*, 2008; Daí *et al.*, 2009; Vieira *et al.*, 2012; Dos Anjos *et al.*, 2015). Esses estudos são de suma importância para entender o comportamento de espécies que integram um determinado ecossistema. Por

ouro lado, estudos envolvendo um único grupo sucessional de plantas em diferentes condições ambientais podem colaborar na elucidação dos efeitos da disponibilidade de recursos nas respostas adaptativas dessas espécies, contribuindo, desta forma, na elucidação de características que possam ser relevantes no processo de invasão de determinadas espécies nos mais variados ambientes.

Joannesia princeps Vell. (boleira) é ecologicamente classificada como uma planta heliófita e pioneira semidecídua, sendo também classificada como secundária inicial (Lorenzzi, 2002) ocorrendo em florestas de tabuleiro decíduais, úmidas, aluviais (Carvalho *et al.*, 2006) associadas aos domínios fitogeográficos Caatinga e Mata Atlântica (Cordeiro *et al.*, 2012). *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira) é classificada como planta perenifólia, heliófita e pioneira agressiva (Pattison *et al.*, 1998; Mielke *et al.*; 2005; Silva *et al.*, 2016). No Brasil, esta espécie apresenta ampla distribuição geográfica e plasticidade ecológica, de ocorrência natural desde o Estado de Pernambuco até o Rio Grande do Sul em várias formações vegetais (Lenzi & Orth, 2004), ocorrendo desde a restinga, de florestas pluviais e semidecíduas de altitude (Lorenzzi, 2002), até manguezais (Carneiro *et al.*, 1996, Lorenzzi 2002, Carvalho *et al.*, 2006). Ambas espécies estudadas apresentam crescimento rápido, possuem madeira de alto valor econômico e frutos e sementes atrativos para animais (Lorenzzi 2002, Carvalho *et al.*, 2006).

Não há registros na bibliografia relatando boleira como espécie exótica invasora em nenhum ecossistema mundial. Em todo o caso, aroeira, uma espécie nativa da América Central e leste da América do Sul, incluindo Argentina, Brasil, Paraguai e Uruguai (USDA-ARS, 2007), foi listada como uma das "100 principais espécies invasoras do mundo" pela IUCN (ISSG, 2011).

Com efeito, essa espécie foi, nos últimos anos, declarada como uma espécie exótica invasora em partes dos EUA, inclusive na Flórida, Califórnia, Texas e Havaí (USDA- NRCS, 2007; Langeland *et al.*, 2008; ISSG, 2011). É considerada como uma grave ameaça para o ecossistema do Parque Nacional Everglades (Shetty *et al.*, 2011), na Austrália, em Novo Gales do Sul e na

África do Sul (Henderson, 2001). A aroeira também aparece nas listas de espécies invasoras de Porto Rico (Francis & Liogier, 1991), Jamaica, Bermuda, Bahamas e Cuba (Kairo *et al.*, 2003), bem como nas Ilhas Canárias e em várias ilhas do Pacífico e do oceano Índico (ISSG, 2011) e na Sicília, Itália (Polizzi *et al.*, 2001).

Sobretudo na Flórida (EUA), aroeira vem sendo extensivamente estudada devido ao grande impacto dessa espécie sobre a diversidade das plantas nativas. Estudos ecológicos nessa região dos Estados Unidos da América mostraram que aroeira é tolerante ao fogo (Doren *et al.*, 1991), à seca (Nilsen & Muller, 1980) e às condições salinas (Ewe *et al.*, 2007), e tem efeitos alelopáticos em plantas nativas (Morgan & Overholt, 2005; Donnelly *et al.*, 2008; Nickerson & Flory, 2014). Entretanto, poucos estudos foram registrados em relação ao comportamento fotossintético e bioquímico da aroeira quando submetida a irradiâncias contrastantes. Hight *et al.* (2002) constataram que aroeira possui uma regeneração rápida, competindo com a vegetação nativa formando monoculturas densas. Os mesmos autores concluíram que um dos atributos desta espécie que contribuem para sua invasão incluem o grande número de frutos produzidos e mecanismo eficaz de dispersão por pássaros.

Espécies de plantas exóticas mais capazes de lidar com condições de pouca luz podem ter maior sucesso na propagação em ambientes naturalmente sombreados (Martin *et al.*, 2009; van Kleunen *et al.*, 2011). Alguns estudos vêm mostrando que muitas espécies de plantas exóticas estabelecem populações em sub-bosques sombreados de florestas temperadas e tropicais que, no passado, eram vistas como fortemente resistentes às invasões dessas plantas (Gilbert & Lechowicz, 2005; Martin & Marks, 2006; Martin *et al.*, 2009). Todavia, não é ainda claro se a tolerância à sombra e a resposta ao sombreamento são responsáveis pelo estabelecimento bem-sucedido e a expansão de plantas exóticas em ambientes com baixa irradiância (Martin *et al.*, 2009; Funk, 2013).

Diante do exposto, o objetivo deste trabalho foi analisar o comportamento ecofisiológico de duas espécies pertencentes a um mesmo grupo ecológico (pioneiras) em resposta à disponibilidade de luz, com o intuito de compreender quais características diferenciariam essas duas espécies e que poderiam

contribuir para o sucesso na ocupação e invasão de aroeira nos mais variados ambientes. A nossa hipótese é que aroeira apresentaria um maior investimento em diferentes atributos (morfológicos, fisiológicos e anatômicos) frente a irradiâncias diferentes em comparação com boleira, o que lhe pode favorecer no processo de aclimação e invasão a ambientes diversos.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Material vegetal, condições de cultivo e desenho experimental

O estudo foi conduzido na área experimental do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo em Vitória (20°18'52"S e 40°19'06"O), ES. O experimento foi mantido entre março e setembro de 2014 (210 dias), com umidade relativa, precipitação e temperatura média de 80%, 120 mm, 24°C, respectivamente (Incaper, 2014). Duas espécies arbóreas da Mata Atlântica, de mesmo grupo sucessional, foram escolhidas: aroeira (*Schinus terebinthifolia* Raddi) e boleira (*Joannesia princeps* Vell.).

Em fevereiro de 2014, 60 mudas uniformes de cada espécie foram transplantadas para vasos de 12 L. As plantas, adubadas durante todo o experimento, foram submetidas a três tratamentos lumínicos: 20, 50 e 100% da luz solar direta. O sombreamento foi aplicado utilizando-se de telas de poliolefinas (sombrite) de diferentes malhas. As mudas permaneceram nestas condições lumínicas por cerca de sete meses.

As análises ecofisiológicas foram realizadas em folhas totalmente expandidas do terceiro ou quarto nó a partir do ápice das plantas. A parcela experimental foi composta por uma planta por recipiente de cultivo, totalizando 20 plantas por regime luminoso, para cada espécie. Todas as plantas foram irrigadas mediante um sistema de gotejamento automatizado, com vazão de 4 L/h, com a frequência de três vezes ao dia, procurando-se manter a umidade do solo próxima à capacidade de campo. Dentro de cada tratamento, foram realizadas rotações dos vasos para reduzir os efeitos do posicionamento.

2.2. Análise morfológica

A área foliar específica (*AFE*) foi calculada utilizando-se 10 discos foliares de área conhecida amostrados em quatro posições do limbo foliar, tomados de um conjunto de 10 folhas por tratamento, distribuídas simetricamente, evitando-se a amostragem da nervura central. Em seguida, os discos foliares foram secos em estufa a 70°C, até peso constante. A *AFE* foi calculada dividindo-se a área total dos discos (m²) por sua respectiva massa (kg) conforme o suplemento disponível em Hunt *et al.* (2002).

2.3. Relações hídricas, trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) e parâmetros de trocas gasosas foram medidos utilizando-se de folhas completamente expandidas do terceiro ou quarto par a partir do ápice das plantas, às 8h00, 12h00 e 15h00, em dias claros, sem nuvens. O Ψ_w foi medido com uma bomba de pressão do tipo Scholander (modelo 1000, PMS Instruments, Albany, NY, EUA).

Foram realizadas curvas de resposta às variações na intensidade luminosa (Marshall & Biscoe, 1980; Thornley & Johnson 1990), em 12 níveis de irradiância, em ordem decrescente, com 60 s de duração em cada nível, utilizando-se de um analisador de gases a infravermelho (LI-6400XT, Li-Cor Inc., Nebraska, EUA), equipado com uma fonte de luz azul/vermelho (modelo LI-6400-02B, LI-COR). As curvas foram normalizadas ajustando-se os dados a uma hipérbole retangular modificada, modelo proposto por Lobo *et al.*, (2013). O modelo foi ajustado aos dados, usando-se a análise de regressão não linear a partir da ferramenta Microsoft Solver do Excel (Microsoft Corporation, Redmond, WA, EUA), calculando-se, então, a taxa fotossintética máxima sob luz saturante em base de área ($A_{\max(a)}$; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Adicionalmente, foi calculado, a partir dessa variável e dos dados de área foliar específica, a taxa fotossintética máxima sob luz saturante em base de massa ($A_{\max(m)}$; $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$).

Parâmetros de trocas gasosas foram determinados simultaneamente com as medições de fluorescência da clorofila *a*, utilizando-se do sistema de trocas gasosas supramencionado. Na antemanhã, foi obtida a fluorescência mínima (F_0) via excitação dos tecidos foliares por luz vermelha modulada de baixa intensidade ($0,03 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A fluorescência m\u00e1xima (F_m) foi obtida pela aplica\u00e7\u00e3o de um pulso de 0,8 s de luz act\u00ednica saturante ($8000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). As folhas foram aclimatadas \u00e0 luz act\u00ednica ($1000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durante 60 s, a fim de se obter a fluoresc\u00eancia transiente (F_s), seguido por um pulso de luz saturante para estimar-se a fluoresc\u00eancia m\u00e1xima \u00e0 luz (F_m') e, por \u00faltimo, aplicou-se um pulso de luz vermelho-distante, para obter-se a fluoresc\u00eancia m\u00ednima ap\u00f3s aclima\u00e7\u00e3o \u00e0 luz act\u00ednica (F_0'). Com esses par\u00e2metros, foi calculado o coeficiente de extin\u00e7\u00e3o fotoqu\u00edmica (q_P) e n\u00e3o-fotoqu\u00edmica (NPQ), e a taxa de transporte de el\u00e9trons (ETR), conforme descrito em DaMatta *et al.*, (2002) e em Lima *et al.*, (2002).

A respira\u00e7\u00e3o mitocondrial durante o dia (R_L) foi estimada de acordo com Bai *et al.* (2008), usando-se os dados de respira\u00e7\u00e3o noturna ou a taxa de assimila\u00e7\u00e3o l\u00edquida de CO_2 antes do amanhecer (R_N). R_L foi estimada a diferentes temperaturas usando o $Q_{10}=2,2$ (Larcher, 1983) como a seguir:

$$R_L = R_N Q_{10}^{(T_d - T_n)/10};$$

em que T_n \u00e9 a temperatura foliar no qual a R_N foi medida, e T_d \u00e9 a temperatura foliar na qual a R_L foi calculada.

O fluxo de el\u00e9trons usado para carboxila\u00e7\u00e3o (J_c) e oxigena\u00e7\u00e3o (J_o) da Rubisco, bem como a taxa de fotorrespira\u00e7\u00e3o da Rubisco (R_p), foram obtidos usando-se as seguintes f\u00f3rmulas (Epron *et al.*, 1995; Valentini *et al.*, 1995):

$$J_c = 1/3 [J_T + 8 (A + R_L)]; \text{ onde } J_T = J_c + J_o$$

$$J_o = 2/3 [J_T + 4 (A + R_L)];$$

$$R_p = 1/12 [J_T - 4 (A + R_L)];$$

Adicionalmente, foi calculado o valor da fotoss\u00edntese bruta, A_b por meio da somat\u00f3ria de A , R_N e R_p .

As medi\u00e7\u00f5es foram feitas durante tr\u00eas per\u00edodos, ao longo do dia: 08:00h, 12:00h e 15:00h (tempo solar), sob PAR artificial, ou seja, $200 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (para o tratamento 20% de irradi\u00e2ncia no per\u00edodo da manh\u00e3 e da tarde e

350 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 12h00); 500 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (para o tratamento 50% de irradi\ancia na parte da manh\~a e da tarde e 750 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 12h00) e 1000 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (para o tratamento 100% de irradi\ancia no per\acute{odo da manh\~a e da tarde e 1500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 12h00). Esses valores de irradi\ancia corresponderam, aproximadamente, \aa irradi\ancias interceptadas pelas folhas, em suas posi\c\~oes naturais, para cada hor\ario de avalia\c\~ao.

2.4. *Composi\c\~ao isot\acute{o}pica do carbono*

A composi\c\~ao isot\acute{o}pica do carbono foi quantificada utilizando-se das mesmas folhas coletadas para o calculo da \rea foliar espec\acute{fica, que foram coletadas pr\acute{oximo ao meio-dia e imediatamente congeladas em nitrog\eanio l\acute{quido. As amostras foram liofilizadas a -48°C e trituradas num disruptor celular com esferas met\acute{licas de 3,2mm (Mini-BeadBeater-96, BioSpec Products, Bartlesville, OK, EUA). A propor\c\~ao da composi\c\~ao do is\acute{o}topo de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) foi medida em massa do tecido foliar e relacionada ao padr\~ao internacional de PDB utilizando um espectr\acute{ometro de massa isot\acute{o}pica (ANCA-GSL 20-20, Sercon, Crewe, UK), como descrito por DaMatta *et al.* (2002b).

2.5. *Determina\c\~ao de amido e amino\c{c}idos*

Amostras foliares foram coletadas pr\acute{oximo ao meio-dia e imediatamente congeladas em nitrog\eanio l\acute{quido. As amostras foram liofilizadas a -48°C e trituradas num disruptor celular com esferas met\acute{licas de 3,2mm (Mini-BeadBeater-96, BioSpec Products, Bartlesville, OK, EUA). Amostras de 10 mg de tecido mo\acute{do foram submetidas \aa extra\c\~ao etan\acute{o}lica, a quente, determinando-se, na fra\c\~ao sol\acute{vel em etanol, os teores de amino\c{c}idos totais (Gibon *et al.*, 2004). Na fra\c\~ao insol\acute{vel, determinaram-se os teores de amido e prote\acute{ina total (Fernie *et al.*, 2001; Gibon *et al.*, 2004).

2.6. Análises estatísticas

O experimento foi instalado e analisado segundo o delineamento experimental inteiramente casualizado, em esquema fatorial 2 x 3 x 3 (duas espécies x três níveis de irradiância x três horários ao longo do dia), com seis repetições. Para as análises de aminoácidos, amido, $A_{\max(a)}$, $A_{\max(m)}$, AFE e $\delta^{13}C$, o experimento foi instalado em esquema fatorial 2 x 3 (duas espécies x três níveis de irradiância).

Os dados obtidos foram submetidos à análise de distribuição de normalidade com o teste de Shapiro–Wilk e de variância (ANOVA), e as médias comparadas entre si pelo teste de Tukey. Foram também feitas análises de correlações simples de Pearson entre algumas variáveis analisadas. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se do software estatístico InfoStat (Versão 2011, Grupo InfoStat, FCA, Universidade Nacional de Córdoba, Argentina).

3. RESULTADOS

3.1. Trocas gasosas, fluorescência da clorofila a e relações hídricas

Aroeira exibiu maiores valores de $A_{\max}$ tanto por área ($A_{\max(a)}$) quanto por massa ($A_{\max(m)}$), independentemente da irradiância, apresentando valores de $A_{\max(a)}$ e $A_{\max(m)}$ superiores em cerca de 62% (pleno sol) e 44% (20% de luz) em comparação aos da boleira (Figura 1). Sobretudo a pleno sol e a 20% de irradiância, aroeira exibiu menor razão entre a taxa de fotorrespiração e fotossíntese bruta (R_p/A_b) em todos os horários avaliados (Figura 2). Especialmente em aroeira, os maiores valores de ETR foram encontrados ao meio-dia em todos os tratamentos. Levando-se em conta o ambiente de maior irradiância, aroeira exibiu, às 12h00, valores de ETR 49% maiores que os registrados para boleira (Figura 2).

Em consonância com os menores valores de R_p/A_b e maiores valores de $A_{\max}$ em aroeira, os valores de q_P (Figura 2) foram maiores nessa espécie em relação aos encontrados em boleira, independentemente da disponibilidade de

luz. Em contraste, durante todos os horários analisados, os valores de NPQ foram maiores em *boleira*, sobretudo nos tratamentos com maior irradiância (Figura 2). Por fim, saliente-se que os valores de R_N foram mais elevados em ambas as espécies quando submetidas a pleno sol, com valores mais elevados em *aroeira*. Esses valores diminuíram em aproximadamente 70% nas duas espécies, com a redução da irradiância (Figura 1).

Independentemente da espécie avaliada, o Ψ_w no início do dia sempre foi em torno de -0.1 MPa (Figura 3). Registraram-se oscilações dos valores do Ψ_w ao longo do dia para ambas as espécies, entretanto, essas oscilações foram distintas. Independentemente da irradiância, em *aroeira*, valores mais negativos de Ψ_w foram observados às 12h00, com recuperação parcial de Ψ_w às 15h00, enquanto em *boleira* Ψ_w decresceu continuamente ao longo do dia. De modo geral, observaram-se valores mais negativos de Ψ_w em *aroeira* às 12h00, e em *boleira*, às 15h00 independentemente da disponibilidade de luz (Figura 3).

3.2. *Composição isotópica do carbono*

Os tratamentos lumínicos impactaram $\delta^{13}C$ foliar nas duas espécies estudadas, com reduções significativas da $\delta^{13}C$ nas plantas a pleno sol quando contrastadas com aquelas a 20% de irradiância (Figura 4). As duas espécies não apresentaram variação significativa na $\delta^{13}C$ entre os tratamentos pleno sol e 50% de irradiância. Comparado à *boleira*, *aroeira* apresentou maior valor de $\delta^{13}C$, independentemente do regime de luz imposto (Figura 4).

3.3. *Amido e aminoácidos*

A pleno sol, *aroeira* apresentou as maiores concentrações de amido, valor este 34% maior do que o encontrado em *boleira* sob a mesma irradiância (Figura 5). Contudo, quando expostas a 50 e 20% de irradiância, as duas espécies não apresentaram diferenças estatísticas entre si, com concentrações em torno de 20 g kg⁻¹ MS, correspondente a uma redução na concentração de amido da

ordem de 65 e 33% para aroeira e boleira, respectivamente, em relação às plantas a pleno sol. As concentrações de aminoácidos não variaram em resposta à irradiância em ambas as espécies. Entretanto, as maiores concentrações de aminoácidos foram observadas em boleira, independentemente da irradiância (Figura 5).

3.4. Área foliar específica

As duas espécies estudadas apresentaram uma elevação nos valores da *AFE* em resposta à diminuição da irradiância (Figura 4). Contudo, independentemente da irradiância, aroeira apresentou os maiores valores de *AFE* em comparação com os da boleira, sobretudo a 20% de irradiância, em que a aroeira apresentou valor de *AFE* aproximadamente 40% maior que o encontrado em boleira sob o mesmo regime lumínico (Figura 4).

4. DISCUSSÃO

Os dados encontrados neste trabalho são consistentes com o maior potencial invasor de aroeira em relação ao da boleira e, ao mesmo tempo, demonstra que essa capacidade de ocupação de diferentes fitofisionomias encontrada em aroeira está mais relacionada aos processos evolutivos inerentes à espécie do que a sua classificação ecológica como pioneira.

Sobretudo a pleno sol e a 50% de irradiância, aroeira exibiu maior capacidade de fixação de CO₂ sob luz saturante. Entretanto, quando submetidas a 20% de irradiância, tanto aroeira quanto boleira apresentaram valores de $A_{max(a)}$ próximos a 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Essa faixa de valor ($< 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) corresponde a valores de $A_{max(a)}$ encontrados em espécies crescendo em sub-bosque (Mendes & Marengo 2010; Domingues *et al.*, 2014). Os valores de $A_{max(a)}$ revelam não só o potencial de assimilação líquida de carbono, mas fornecem informações que podem ser relacionadas com a eficiência do uso de recursos disponíveis no ambiente (Reich, 1991; Larcher, 2000). Sendo assim, estes dados chamam atenção para a capacidade de aclimação das espécies

estudadas ao sombreamento, ajustando os valores de $A_{\max(a)}$ próximos àqueles encontrados em espécies secundárias no sub-bosque das florestas.

A capacidade fotossintética também pode ser expressa em massa foliar (Prado & Moraes, 1997). Para o presente trabalho, os valores de $A_{\max(m)}$ em base de massa foram mais expressivos em aroeira que em boleira, em relação aos resultados encontrados em base de área $A_{\max(a)}$. Os valores expressos em massa são mais significativos que os valores expressos em base de área, pois demonstram maior eficiência fotossintética por unidade de recursos investida na construção dos tecidos foliares; além disso, guardam uma relação mais estreita com a longevidade das folhas (Reich, 1993; Ceulemans, 1991; Prado & Moraes, 1997). Isso sugere maior efetividade de aroeira em utilizar os recursos disponíveis na aquisição de biomassa o que pode ser preponderante para a característica invasora desta espécie, ocupando ambientes variados onde os recursos são muitas vezes escassos.

No presente estudo, os efeitos dos níveis de irradiância na $\delta^{13}C$ foram encontrados nas duas espécies estudadas, mostrando redução consistente (valores mais negativos) da $\delta^{13}C$ com a diminuição da irradiância, corroborando com estudos prévios (Duursma & Marshall 2006; Mingcai *et al.*, 2013). Entretanto, aroeira apresentou valores de $\delta^{13}C$ mais negativos, em todos os tratamentos em comparação com boleira (figura 4). Em adição, foi encontrada uma forte correlação entre $\delta^{13}C$ e $A_{\max(m)}$ (figura 6). A variação na $\delta^{13}C$ na folha ao longo de um gradiente de luz está, geralmente, relacionada com os efeitos da luz na capacidade fotossintética (Duursma & Marshall 2006; Macfarlane *et al.*, 2004; Wei *et al.*, 2011). Estes resultados podem refletir num aumento da $\delta^{13}C$ sob baixa irradiância, o que pode estar relacionado a uma redução na capacidade fotossintética sob baixos níveis de luz, o que mantém altas concentrações de CO_2 nas folhas aumentando a composição do ^{13}C . Maior $A_{\max(m)}$ encontrado em aroeira com maior $\delta^{13}C$ pode ser considerado como uma evidência de maior g_s , medidas integradas ao longo tempo, nesta espécie. Para manter esse maior uso da água, faz-se necessário maior condutância hidráulica que pode ser aqui inferida, principalmente em aroeira, pelos valores menos negativos do Ψ_w ao longo do dia (Figura 3). Ao contrário de aroeira, boleira não apresentou sinais de reidratação no ultimo horário de coleta de

dados do Ψ_w (Figura 3), o que pode ser um indicativo de menor condutividade hidráulica dessa espécie, podendo limitar a maximização de suas trocas gasosas, especialmente à tarde.

A área foliar específica das espécies estudadas mostrou uma tendência similar em resposta aos níveis de irradiância impostos no presente estudo. Entretanto, aroeira se mostrou mais efetiva na eficiência de uso da luz, fato este comprovado pelos maiores valores na $\delta^{13}C$, q_p e AFE encontrados nesta espécie (Figura 1 e 4). Estes resultados podem indicar que sob baixa disponibilidade de luz, como por exemplo, no tratamento a 20% de irradiância, aroeira pode investir mais no aumento da eficiência da captura de luz (Rozendaal *et al.*, 2006), conferindo a esta espécie uma vantagem na utilização de recursos limitantes, como aqui exemplificado pela baixa disponibilidade de irradiância, o que pode ser preponderante no processo de invasão em ambientes sombreados.

Para suportar maiores taxas fotossintéticas, representadas neste estudo pelos valores de $A_{max(a,m)}$ (Figura 1), sobretudo aroeira apresentou uma maior eficiência na utilização da irradiância no processo fotoquímico (q_p) (Figura 2). De acordo com Chaloub *et al.* (2010), altos valores de q_p podem resultar de altas taxas de transferência de elétrons ao redor de PSII, fato este confirmado pelos valores de ETR , que também foram maiores em aroeira, acima de tudo, a pleno sol e a 50% de irradiância (Figura 2). Os maiores valores de ETR encontrados em aroeira são consistentes com uma maior taxa fotossintética registrada para essa espécie, indicando uma maior utilização da energia luminosa nas vias fotoquímicas, aqui demonstrada pelos maiores valores de q_p com uma menor dissipação de energia representado pelo NPQ e R_p/A_b (Figura 2). Essa menor dissipação de energia, sobretudo registrada por um menor R_p/A_b , está associada com uma maior A_{max} registrada para aroeira.

As menores razões R_p/A_b , parâmetro que indica um direcionamento de maior proporção de elétrons para o processo fotorrespiratório (Bai *et al.*, 2008), bem como de NPQ observadas em aroeira em comparação a boeira, poderiam suportar um balanço de carbono mais favorável, acarretando, em última instância, em maior produção líquida de carboidratos. Em outras palavras, este

resultado demonstrou que aroeira apresentou uma menor perda de energia, uma vez que a fotorrespiração pode atuar como concorrente a maiores taxas de fotossíntese líquida.

Além de R_p/A_b , o aumento do NPQ observado nas espécies aqui estudadas também contribuiu para evitar fotoinibição da fotossíntese. Plantas expostas a altos níveis de irradiância podem sofrer mudanças na direção da energia fotoquímica (Demmig Adams *et al.*, 1996; Santos Jr. *et al.*, 2006; Gonçalves *et al.*, 2007). Neste trabalho, apesar de ambas as espécies estudadas serem classificadas como pioneiras, aroeira mostrou-se mais robusta em termos de aproveitamento da energia luminosa disponível. Esses registros encontrados em aroeira são consistentes com o perfil desta espécie que possui características invasoras agressivas em diversas localidades do mundo.

Boleira mostrou os menores valores de A_{max} , ETR e de q_p em comparação a aroeira em todos os tratamentos, apresentando uma menor habilidade em utilizar a energia radiante para fixação de carbono tendo assim, maiores necessidades de dissipar o excesso de energia via fotorrespiração bem como na forma de calor (Figura 2). Em todo o caso, sobretudo para boleira, os presentes dados reforçam o papel da fotorrespiração na proteção da maquinaria fotossintética, uma vez que esse processo pode dissipar o excesso de equivalentes redutores, promovendo a manutenção do balanço redox e, ainda, suportando um *pool* interno de CO_2 (Voss *et al.*, 2013). Obviamente, essa maior dissipação de energia registrada em boleira refletiu na sua menor capacidade fotossintética (Figura 1).

Neste estudo, foi constatado que ambas as espécies estudadas diminuíram a R_N com a redução da irradiância (Figura 1). Esse comportamento reflete no ajustamento das espécies mediante a baixa disponibilidade de recursos (Valladares & Niinemets, 2008; Funk, 2013) (e.g. irradiância), diminuindo gastos energéticos. Já com o aumento da irradiância, aroeira mostrou uma maior tendência na elevação da taxa respiratória, especialmente a pleno sol. A elevada R_N dessa espécie pode estar relacionada ao fornecimento de ATP e NADH para subsidiar o processo de degradação do amido, sustentando sua

robustez e justificando uma maior taxa de crescimento em comparação a boleira (dados não mostrados).

Neste experimento, aroeira apresentou as maiores concentrações de amido foliar a pleno sol (Figura 5). Além disso, registrou-se uma forte correlação positiva entre R_N e amido (Figura 6), resultado este observado em outras espécies (Gibon *et al.*, 2009; Pilkington *et al.*, 2014). Respostas a modificações no metabolismo do amido foliar podem ser causadas por fatores ambientais, tais como temperatura (Sicher, 2011; Pyl *et al.*, 2012), concentração de CO_2 (Walter *et al.*, 2005), fotoperíodo (Graf & Smith, 2011) e intensidade de luz (Walters *et al.*, 2004). Esses dados sugerem que a maior produção do amido foliar em aroeira a pleno sol pode contribuir para esta espécie como um mecanismo de proteção evitando o acúmulo de produtos finais durante o dia e ao mesmo tempo contribuindo para o suprimento de carbono utilizado na R_N que também apresentou os maiores valores nesta espécie em comparação com boleira, contribuindo para a alta taxa de crescimento de aroeira (dados não mostrados). Com efeito, as taxas de crescimento são severamente restringidas em mutantes nos quais o metabolismo de amido foliar é bloqueado (Streb *et al.*, 2012).

5. CONCLUSÕES

Os dados analisados explicam, em parte, a presença de aroeira em diferentes fitofisionomias ao redor do planeta, caracterizando-se como uma espécie exótica invasora agressiva em diversos ambientes. Esta espécie mostrou maior capacidade de ajuste morfofisiológico e bioquímico frente às intensidades de irradiância impostos neste estudo. Além disso, ficou evidente neste trabalho que espécies pertencentes a um mesmo grupo ecológico podem apresentar características distintas em relação à aclimatação a ambientes com disponibilidade de luz contrastante, o que demonstra uma capacidade de ajustamento muitas vezes ligada mais à espécie do que ao seu grupo ecológico. Boleira, mesmo sendo classificada como uma espécie pioneira, adaptada a altas irradiâncias, apresentou maior gasto energético com mecanismos de dissipação de energia, bem como uma possível menor

condutividade hidráulica em comparação com aroeira, o que, provavelmente, junto com outras características, contribui para uma ocupação restrita dessa espécie a determinados ambientes, fato comprovado pela ausência de registros de boeira fora de seu ambiente evolutivo, não sendo encontrado na bibliografia dados que classifiquem esta espécie como exótica invasora.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BAI J.; XU D.H.; KANG H.M.; CHEN K.; WANG G. Photoprotective function of photorespiration in *Reaumuria soongorica* during different levels of drought stress in natural high irradiance. **Photosynthetica**. v.46, p.232-237, 2008.

BAZZAZ F. A. Physiological ecology of plant succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v.10, p.351-371, 1979.

BUDOWSKI G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**. v.15, p.40-42, 1965.

CARNEIRO J.W.P. Determinação do número de sementes para avaliar o desempenho germinativo de sementes de *Stevia rebaudiana* (Bertoni). **Revista Brasileira de Sementes**. v.18, p.1-5, 1996.

CEULEMANS R. J. & SAUGIER, B. Photosynthesis. **Physiology and trees**. v.2, p21-50, 1991.

CHALOUB R. M.; REINERT F.; NASSAR C.A. G.; FLEURY B. G.; MANTUANO D. G.; LARKUM A. W. D. Photosynthetic properties of three Brazilian seaweeds. **Revista Brasileira de Botânica**. v.33, p.371-374, 2010.

CNCFlora. *Joannesia princeps* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 **Centro Nacional de Conservação da Flora**. Disponível em http://cncflora.ibrij.gov.br/porta/pt-br/profile/Joannesia_princeps. Acesso em 27 de abril de 2017.

DAI Y.; SHEN Z.; LIU Y.; WANG L.; HANNAWAY D.; LU H. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. **Environmental and Experimental Botany**. v.65, p.177–182, 2009.

DAMATTA F. M.; LOOS R. A.; SILVA E. A.; LOUREIRO M. E. Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. **Journal of Plant Physiology**. v.159, p.975-981, 2002.

DAMATTA F. M. & RENA A. B. Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno sol. In: Zambolim L, Ed. O estado da arte de tecnologias na produção de café. Viçosa, **UFV**. p.93-135, 2002.

DEMMIG-ADAMS B.; ADAMS III W.W.; BARKER D.H.; LOGAN B.A.; BOWLING D.R.; VERHOEVEN A.S. Using chlorophyll fluorescence to access the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. **Plant Physiology**. v.98, p.253-264, 1996.

DOMINGUES T. F.; MARTINELLI L.A.; EHLERINGER J. R. Seasonal patterns of leaf-level photosynthetic gas exchange in an eastern Amazonian rain forest. **Plant Ecology and Diversity**. v.7, p.189-203, 2014.

DONNELLY M.J.; GREEN D.M.; WALTERS L.J. Allelopathic effects of fruits of the Brazilian pepper *Schinus terebinthifolius* on growth, leaf production and biomass of seedlings of the red mangrove *Rhizophora mangle* and the black mangrove *Avicennia germinans*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. v.357, p.149–156, 2008.

DOREN R. F.; WHITEAKER L. D.; LAROSA L. M. Evaluation of fire as a management tool for controlling *Schinus terebinthifolius* as secondary successional growth on abandoned agricultural Land. **Environmental Management**. v.15, p.121-129, 1991.

DOSANJOS L.; OLIVA A. M.; KUKI N. K.; MIELKE S. M.; VENTRELLA C. M.; GALVAO F. M.; PINTO M. R. L. Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. **Trees**. v. 29, p.247–258, 2015.

DUUSMA R.A. & MARSHALL J.D. Vertical canopy gradients $\delta^{13}\text{C}$ in correspond with leaf nitrogen content in a mixed-species conifer forest. **Trees**. v.20, p.496-506, 2006.

EPRON D.; GODARD D.; CORNIC G.; GENTY B. Limitation of net CO_2 assimilation rate by internal resistances to CO_2 transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). **Plant, Cell and Environment**. v.18, p.43-51, 1995.

EWE S. M. L. & STERNBERG L. S. L. Water uptake patterns of an invasive exotic plant in coastal saline habitats. **Journal of Coastal Research**. v.23, p.255-264, 2007.

FAVARETTO V. F. Estudo comparativo dos mecanismos de defesa contra radicais livres em espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras de Mata Mesófila Semidecidual. **Tese (Doutorado)** - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, USP, Ribeirão Preto, São Paulo. P.196, 2009.

FERNIE A.R.; ROSCHER A.; RATCLIFFE R.G.; KRUGER N.J. Fructose 2,6-bisphosphate activates pyrophosphate: fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase and increases triose phosphate to hexose phosphate cycling in heterotrophic cells. **Planta**. v.212, p.250-263, 2001.

FRANCIS J.K. & LIOGIER A. H. Naturalized exotic tree species in Porto Rico. New Orleans. LA: U.S. **Department of Agriculture, Forest Service, Southern forest Experiment Station**. 1991.

FUNK L. J. The physiology of invasive plants in low-resource environments. **Conservation Physiology**. v.1, p.1-16, 2013.

GANDOLFI S.; JOLY, C.A.; FILHO, H.F.L. "Gaps of deciduousness": cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola**. v.6, p.280-284, 2009.

GIBON Y.; BLAESING O.E.; HANNEMANN J.; CARILLO P.; HÖHNE M.; HENDRIKS J.H.M.; PALACIOS N.; CROSS J.; SELBIG J.; STITT M. A robot-based platform to measure multiple enzyme activities in Arabidopsis using a set of cycling assays: comparison of changes of enzyme activities and transcript levels during diurnal cycles and in prolonged darkness. **Plant Cell and Environment**. v.16, p.3304-3325, 2004.

GIBON Y.; PYL E.T.; SULPICE R.; LUNN J.; HÖHNE M.; GÜNTHER M.; STITT M. Adjustment of growth, starch turnover, protein content and central metabolism to a decrease of the carbon supply when Arabidopsis is grown in very short photoperiods. **Plant, Cell and Environment**. v.32, p.859-874, 2009.

GILBERT B. & LECHOWICZ, M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity. **Ithaca**. v. 86, p1848-1855, 2005.

GONÇALVES J.F.C.; SANTOS J.R U.M.; NINA J.R.; CHEVREUIL L.R. Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings under two irradiance environments. **Brazilian Journal Plant Physiology**. v.19, p.171-184, 2007.

GRAF A. & SMITH A.M. Starch and the clock: the dark side of plant productivity. **Trends in Plant Science**. v.16, p.169-175, 2011.

GRUBB P. J. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. Perspectives in **Plant Ecology Evolution and Systematics**. v.1, p.3-31, 1998.

HENDERSON L. Invasive, naturalized and casual alien plants in southern Africa: a summary based on the Southern African Plant Invaders Atlas (SAPIA). **Bothalia**. v.37, p.215-248, 2007.

HIGHT S.D.I.; HORIUCHI M.D.; VITORINO C.W.; WIKLER J.H.; PEDROSA M. Biology, host specificity tests, and risk assessment of the sawfly *Heteroperreyia hubrichi*, a potential biological control agent of *Schinus terebinthifolius* in Hawaii. **BioControl**. v.68, p.461-476, 2003.

HUNT R, CAUSTON DR, SHIPLEY B, ASKEW AP. A modern tool for classical plant growth analysis. **Annals of Botany** v.90, p.485-488, 2002.

Invasive Species Specialist Group. Newsletter of the IUCN/SSC. Aliens: The Invasive Species Bulletin. **Base de Dados Global sobre Espécies Exóticas Invasoras** (www.issg.org/database). Acessado em 12/08/2011.

KITAJIMA K. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: Mulkey S. S., Chazdon R. L.; SMITH A. P. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. p. 559-597, 1996.

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**. v.24, p.1345-1352, 2001.

LAGE-PINTO F.; BERNINI, E.; OLIVEIRA, J.G.; VITÓRIA, A.P. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. **Brazilian Journal Plant Physiology**. v.24, p.95- 106, 2012.

LANGELAND K.A.; CHERRY, H.M.; MCCORMICK, C.M.; CRADDOCK BURKS, K.A. Identification & Biology of Non-Native Plants in Florida's Natural Areas. University of Florida, **Institute of Food and Agricultural Sciences**. p.210, 2008.

LARCHER W. **Physiological Plant Ecology**. Springer-Verlag, Berlin. 1983.

LARCHER W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, p.531, 2000.

LENZI M. & ORTH, A.I. Characterization of the functional reproductive system of the pink-pepper (*Schinus terebinthifolius* Raddi). **Revista Brasileira de Fruticultura**. v.26, p.198-201, 2004.

LIMA A.L.S.; DAMATTA F.M.; PINHEIRO H.A.; TOTOLA M.R.; LOUREIRO M.E. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**. v.47, p.239-247, 2002.

LOBO F.A.; BARROS M.P.; DALMAGRO H.J.; DALMOLIN Â.C.; PEREIRA W.E.; SOUZA E.C.; VOURLITIS G.L.; RODRÍGUEZ O.C.E. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel - a critical look at the models. **Photosynthetica**. v.51, p.445-456, 2013.

LOVELOCK C. E.; OSMOND C. B.; JEBB M. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. **Oecologia**, v.97, p. 297, 1994.

MCFARLAND D.G.; NELSON L.S.; GRODOWITZ M.J.; SMART R.M.; OWENS C.S. *Salvinia molesta* D.S. Mitchell (*giant salvinia*) in the United States: A review of species ecology and approaches to management. Special Report, SR-04-2. Vicksburg, MS, USA. **Army Engineer Research and Development Center**. 2004.

MARSHALL B. & BISCOE P.V. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. **Journal of Experimental Botany**. v.31, p.29-39, 1980.

MARTIN P.H. & MARKS P.L. Intact forests provide weak resistance to a shade-tolerant invasive Norway maple (*Acer platanoides* L.) **Journal of Ecology**. v.94, p.1070-1079, 2006.

MARTIN P.H.; CANHAM C.D.; MARKS P.L. Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance. **Frontiers in Ecology and the Environment**. v.7, p.142-149, 2009.

MENDES K.R & MARENCO R.A. Leaf traits and gas exchange in saplings of native tree species in the Central Amazon. **Scientia Agricola**. v.67, p.624-632, 2010.

MIELKE M.S.; ALMEIDA, A-A.F.; GOMES, F.P.; MANGABEIRA, P.A.O.; SILVA, D.C. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. **New Forests**. v. 29, p.161-168, 2005.

MINGCAI L.; JIAOJUN Z.; MIN Z. Foliar carbon isotope discrimination and related traits along light gradients in two different functional-type tree species. **European Journal of Forest Research**. v.132, p. 815, 2013.

MORGAN E.C. & OVERHOLT W.A. Potential allelopathic effects of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius* Raddi) aqueous extract on germination and growth of selected Florida native plants. **The Journal of the Torrey Botanical Society**. v.132, p.11–15, 2005.

NICKERSON K. & FLORY S. L. Competitive and allelopathic effects of the invasive shrub *Schinus terebinthifolius* (Brazilian pepper tree). **Biological Invasions**. v.17, p.555–564, 2014.

NILSEN E. & MULLER W. A comparison of the relative naturalizing ability of two *Schinus* species (Anacardiaceae) in southern California.II: seedling establishment. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**. v.107, p. 232–237, 1980.

PATTISON R.R.; GOLDSTEIN G.; ARES A. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. **Oecologia**. v.117, p.449–459, 1998.

PILKINGTON S.M.; ENCKE B.; KRONH N.; HÖHNE M.; STITT M.; PYL E.T. Relationship between starch degradation and carbon demand for maintenance and growth in *Arabidopsis thaliana* in different irradiance and temperature regimes. **Plant, Cell and Environment**. v.38, p.157-171, 2014.

POLIZZI G.; VITALE A.; CATARA V. First report of occurrence of *Verticillium* wilt on some ornamental trees in Sicily. **Plant Disease**. v.85, p.924, 2001.

PORTES M.T.; ALVES T.H.; SOUZA G.M. Time-course of photosynthetic induction in four tropical woody species grown in contrasting irradiance habitats. **Photosynthetica**. v.46, p.431-440, 2008.

PRADO C.H.B.A. & MORAES, J.A.P.V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. **Photosynthetica**. v.33, p.103-112, 1997.

PYL E.T.; PIQUES M.; IVAKOV A.; SCHULZE W.; ISHIHARA H.; STITT M.; SULPICE R. Metabolism and Growth in *Arabidopsis* Depend on the Daytime Temperature but Are Temperature-Compensated against Cool Nights. **Plant Cell**. v.24, p.2443-2469, 2012.

REICH P.B.; UHL, C.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. **Oecologia**. v.86, p.16-24, 1991.

REICH P.B. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: “the blind men and the elephant retold”. **Functional Ecology**. v.7, p.721-725, 1993.

RIBEIRO R.V.; SOUZA G.M.; OLIVEIRA, R.F.; MACHADO, E.C. Photosynthetic responses of tropical tree species from different sucessional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**. v.28, p.149-161, 2005.

ROZENDAAL D.M.A.; HURTADO V.H. & POORTER L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**. v.20, p.207-216, 2006.

SANTOS Jr. U.M.; GONÇALVES J.F.C.; FELDPAUSCH. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. **Forest Ecology and Management**. v.226, p.299-309, 2006.

SCHOLANDER P.F.; HAMMEL H.T.; BRADSTREET E.D.; HEMMINGSEN E.A. Sap pressure on vacuolar plants. **Science**. v.148, p.339–346, 1965.

SHETTY K.G.; MINNIS A.M.; ROSSMAN A.Y.; JAYACHANDRAN K. The Brazilian pepper tree seed-borne pathogen, *Neofusicoccum batangarum*, a potential biocontrol agent. **Biological Control**. v.56, p.91-97, 2011.

SICHER R. Carbon partitioning and the impact of starch deficiency on the initial response of *Arabidopsis* to chilling temperatures. **Plant Science**. v.181, p.167-176, 2011.

SILVA A.S; OLIVEIRA J.G.; DACUNHA M.; VITÓRIA A.P. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. v.22, p.245-254, 2010.

SILVERTOWN J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology and Evolution**. v.19, p.605–611, 2004.

SILVESTRINE M.; VÁLIO I.F.M.; MATTOS E.A. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian semideciduous Tropical Forest. **Revista Brasileira de Botânica**. v.30, p.463-474, 2007.

SILVA K.A.; MARTINS S.V.; MIRANDA NETO A.; DEMOLINARI R.A.; LOPES A.T. Restauração Florestal de uma Mina de Bauxita: Avaliação do Desenvolvimento das Espécies Arbóreas Plantadas. **Floresta e Ambiente**. v.23, p.309-319, 2016.

Sistema de Informações Meteorológicas. Vitória, ES: **Incaper**. Disponível em:< <https://meteorologia.incaper.es.gov.br/graficos-da-serie-historica>>. Acesso em: set.2014.

SOUZA GM.; RIBEIRO RV.; SATO AM.; OLIVEIRA M.S. Diurnal and seasonal carbon balance of four tropical tree species differing in successional status. **Brazilian Journal Biology**. v.68, p.781-793, 2008.

SOUZA G.M.; RIBEIRO R.V.; PRADO S.H.B.A.; DAMINELLI D.S.C.; SATO A.M.; OLIVEIRA, M.S. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. **Ecological Complexity**. v.6, p.16-26, 2009.

STREB S.; EICKE S.; ZEEMAN S.C. The Simultaneous Abolition of Three Starch Hydrolases Blocks Transient Starch Breakdown in Arabidopsis. **Journal of Biological Chemistry**. v.287, p.41745-41756, 2012.

THORNLEY J.H.M. & JOHNSON I.R. A Mathematical Approach to Plant and Crop Physiology. **Plant and Crop Modeling**. v.19, p.534-577, 1990.

[USDA NRCS. The Plants Database. Baton Rouge, USA: National Plant Data Center. http://plants.usda.gov/](http://plants.usda.gov/) USDA-ARS, 2007. **Germplasm Resources Information Network** (GRIN). Online Database. Beltsville, Maryland, USA: National Germplasm Resources Laboratory. <https://npgsweb.arsgrin.gov/grin/global/taxon/taxonomysearch.aspx>. Acesso em 10 de nov. 2014.

VALENTINI R.; EPRON D.; DE ANGELIS P.; MATTEUCCI G.; DREYER E. *In situ* estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. **Plant, Cell and Environment**. v.18, p.631-640, 1995.

VALLADARES F. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In: Esser K.; Lu'ttge U.; Beyschlag W.; Hellwig F. eds. **Progress in botany**. Heidelberg: Springer-Verlag. v.64, p.439–471, 2003.

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

VAN KLEUNEN M.; DAWSON W.; DOSTÁL P. Research on invasive plant traits tells us a lot. **Trends in Ecology and Evolution**. v.26, p.317, 2011.

VIEIRA T.O.; LAGE-PINTO F.; RIBEIRO D.R.; ALENCAR T.S.; VITÓRIA A.P. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades luminosas. **Vértices**. v. 13, p.129-142, 2012.

VOSS I.; SUNIL B.; SCHEIBE R.; RAGHAVENDRA A.S. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. **Plant Biology**. v.15, p.713-722, 2013.

WALTER A.; CHRIST M.M.; BARRON-GAFFORD A.; GRIEVE K.A.; MURTHY R.; RASCHER W. The effect of elevated CO₂ on diel leaf growth cycle, leaf carbohydrate content and canopy growth performance of *Populus deltoids*. **Global Change Biology**. v.11, p.1207-1219, 2005.

WALTERS R.G.; IBRAHIM D.G.; HORTON P.; KRUGER N.J. A mutant of *Arabidopsis* lacking the triose-phosphate/phosphate translocator reveals metabolic regulation of starch breakdown in the light. **Plant Physiology**. v.135, p.891–906, 2004.

WAY D.A. & PEARCY R.W. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. **Tree Physiology**. v.32, p.1066-1081, 2012.

ZAVALA M.A.; ANGULO O.; DE LA PARRA R.B.; LOPEZ-MARCOS J.C. An analytical model of stand dynamics as a function of tree growth, mortality and recruitment: the shade tolerance–stand structure hypothesis revisited. **Journal of Theoretical Biology**. v.244, p.440–450, 2007.

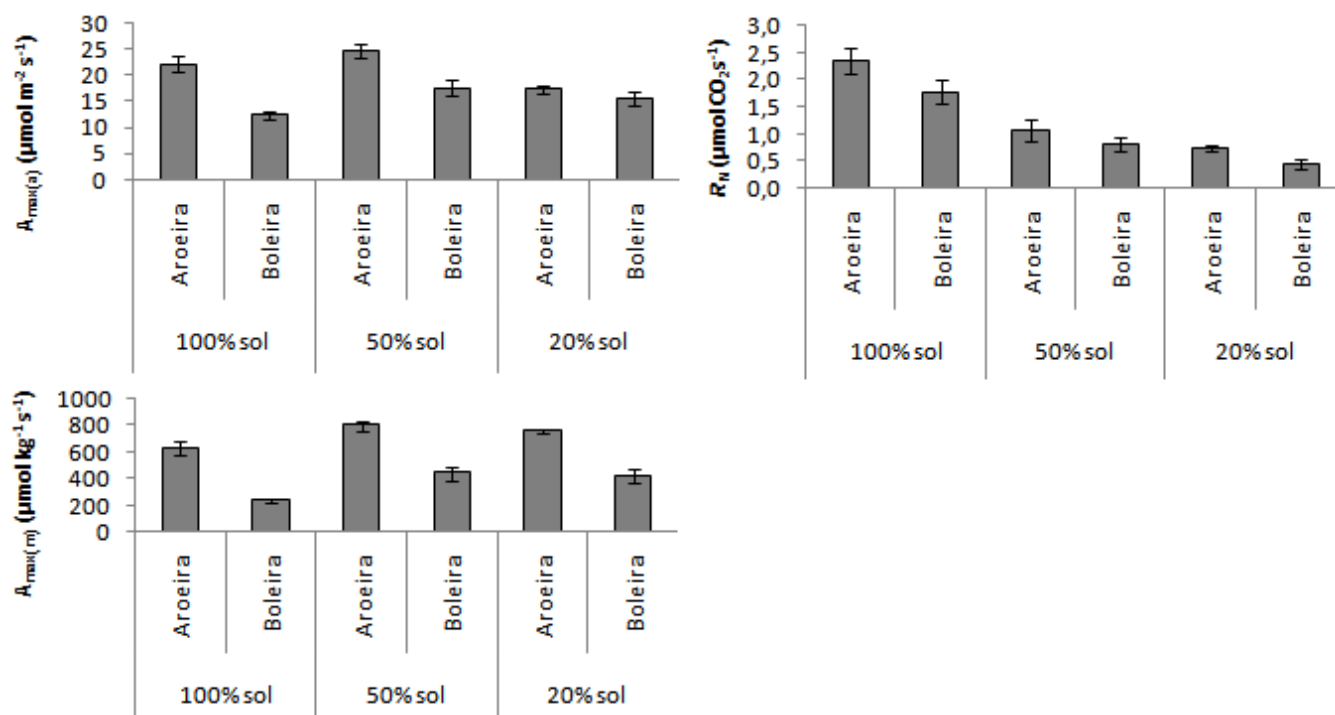


Figura 1: $A_{max(a)}$, Capacidade fotossintética máxima sob luz saturante por área; $A_{max(m)}$, por unidade de massa e R_N , Taxa de respiração noturna de duas espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% de radiação solar direta. Valores representam as médias de seis repetições e as barras o erro-padrão.

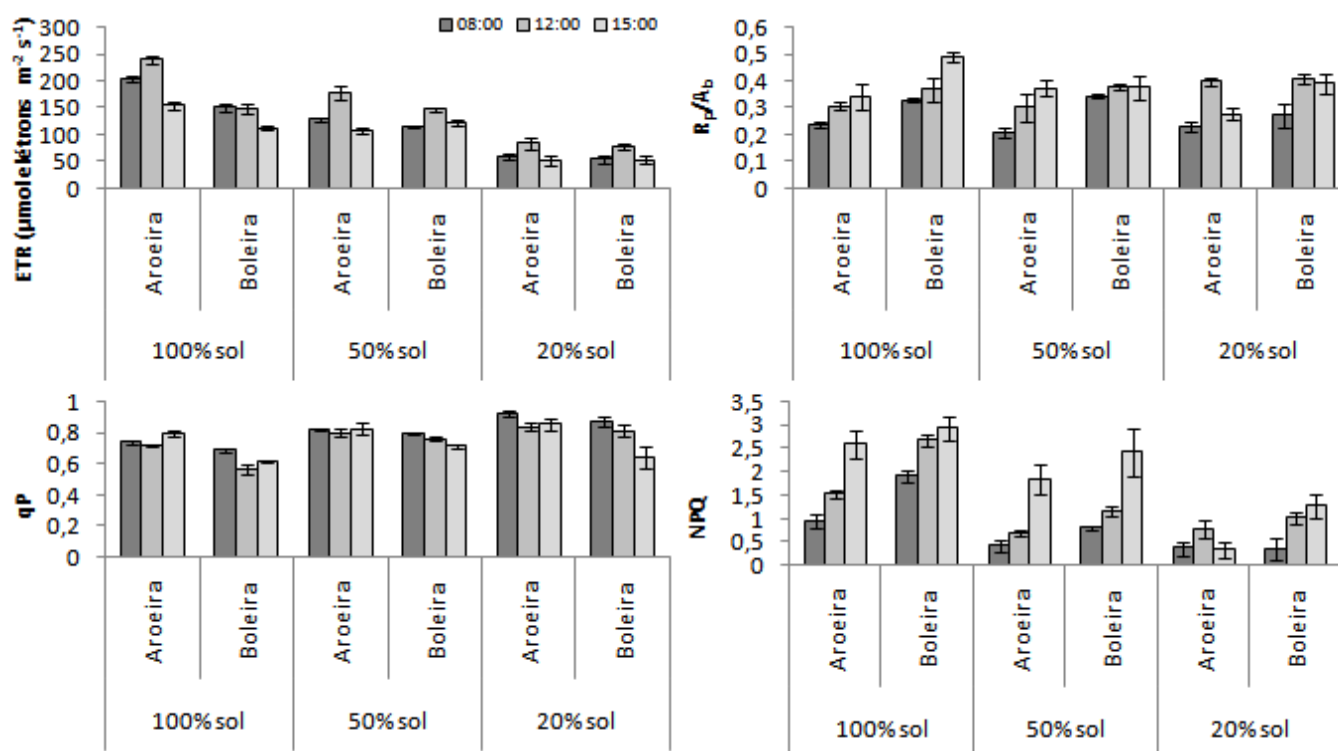


Figura 2: ETR, Taxa de transporte de elétrons; NPQ, Coeficiente de extinção não fotoquímica; qP , Coeficiente de extinção fotoquímica e R_p/A_b , Razão fotorrespiração/fotossíntese bruta de duas espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% de radiação solar direta em três horários do dia. Valores representam as médias de seis repetições e as barras o erro-padrão.

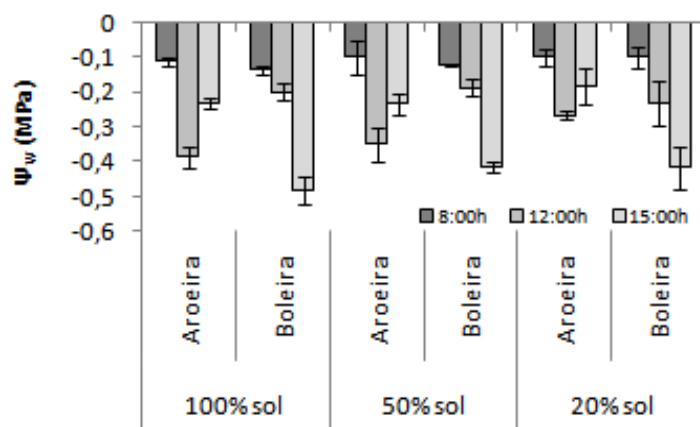


Figura 3: Ψ_w , Potencial hídrico foliar de duas espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% de radiação solar direta em três horários do dia. Valores representam as médias de cinco repetições e as barras o erro-padrão.

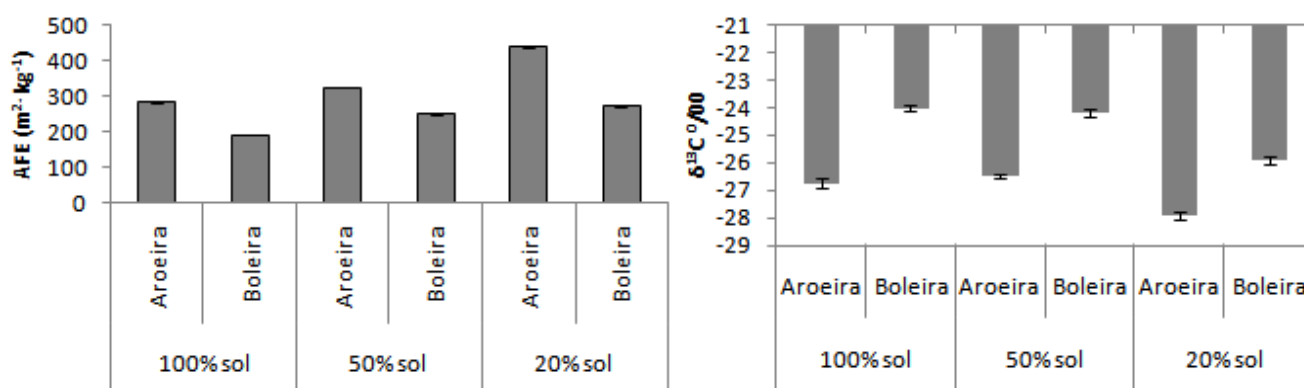


Figura 4: AFE, Área foliar específica e $\delta^{13}C$, Composição isotópica de carbono de duas espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% de radiação solar direta. Valores representam as médias de seis repetições e as barras o erro-padrão.

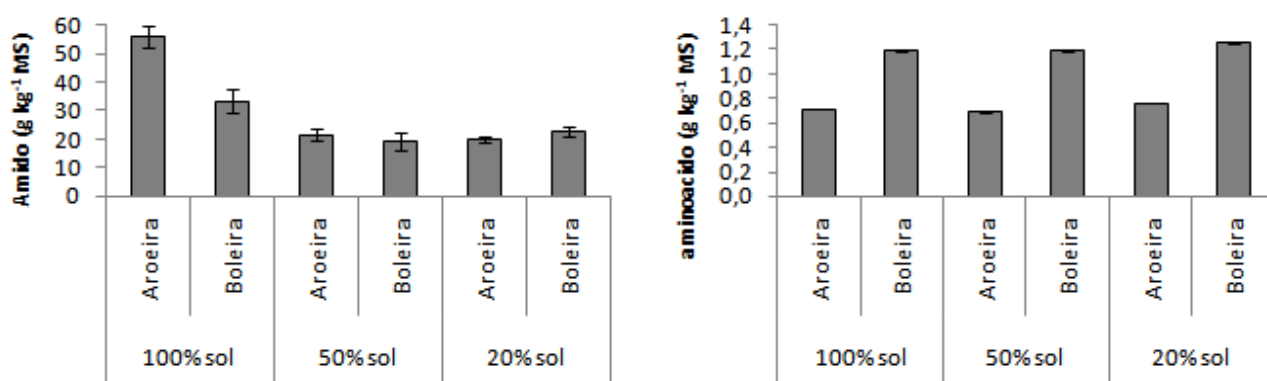


Figura 5: Aminoácidos totais e Amido foliar de duas espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% de radiação solar direta. Valores representam as médias de seis repetições e as barras o erro-padrão.

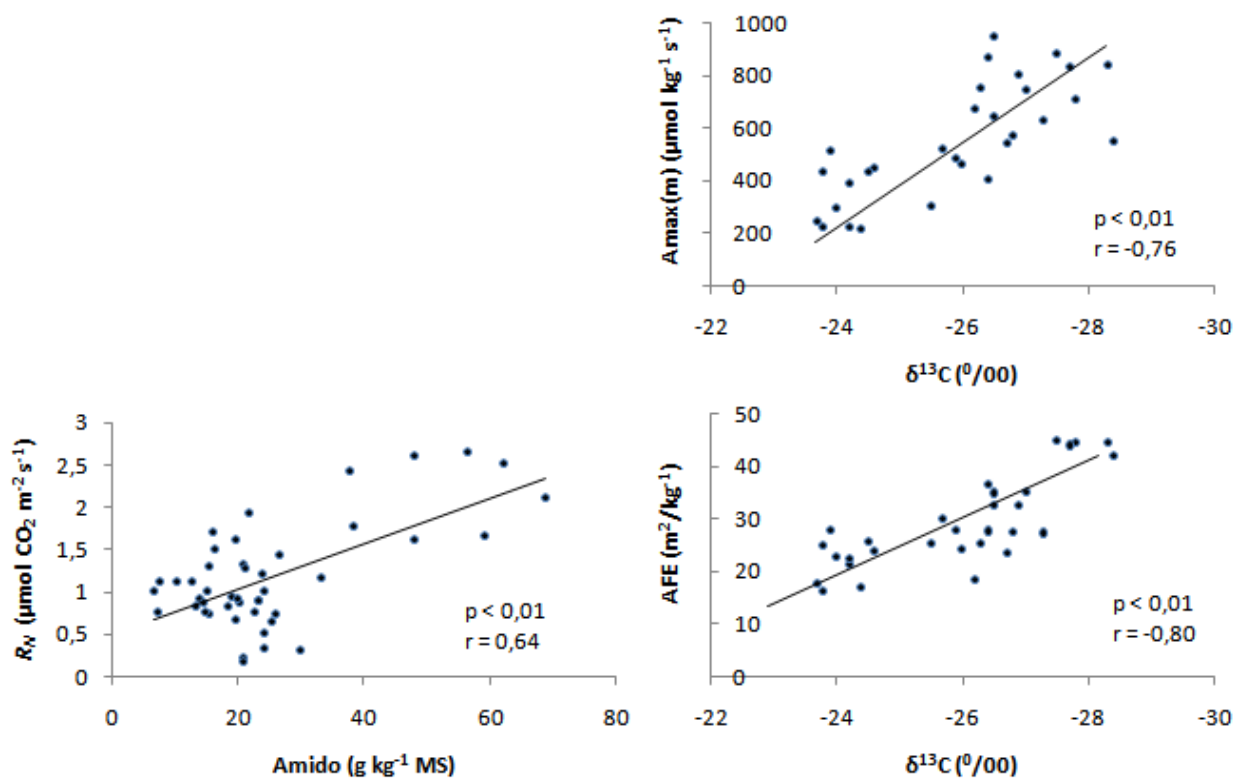


Figura 6: Correlação de Pearson entre: R_N , Respiração noturna e o teor de amido foliar; Área foliar específica (AFE) e $\delta^{13}\text{C}$, Composição isotópica do ^{13}C ; $A_{\text{max(m)}}$, Capacidade fotossintética máxima sob luz saturante por unidade de massa e Composição isotópica do ^{13}C , de duas espécies da Mata Atlântica após sete meses, sob três regimes de irradiância: 100, 50 e 20% de radiação solar direta.

Tabela 1 – Efeito dos fatores: espécie (n=2), luz (n=3) e horário (n=3), e as interações entre esses fatores, em variáveis fisiológicas de acordo com a análise de variância (ANOVA) de dois e três fatores.

Variáveis	Fatores			Interações				R ²	CV (%)
	Espécies (E)	Luz (L)	Horário (H)	E x L	E x H	L x H	E x L x H		
q_p	***	***	***	***	**	*	***	0,91	3,97
NPQ	***	***	***	**	ns	***	ns	0,90	24,62
ETR	***	***	***	***	**	***	**	0,96	9,64
Rp/A_b	***	ns	***	ns	ns	***	**	0,73	14,35
Ψ_w	***	**	***	*	***	ns	*	0,92	16,87
R_N	***	***	-	ns	-	-	-	0,90	21,03
<i>Aminoácido</i>	***	ns	-	ns	-	-	-	0,72	16,90
<i>Amido</i>	***	**	-	**	-	-	-	0,84	23,87
$A_{max(a)}$	***	**	-	**	-	-	-	0,73	14,98
$A_{max(m)}$	***	***	-	ns	-	-	-	0,86	16,20
AFE	***	***	-	ns	-	-	-	0,90	21,03
$\delta^{13}C$	***	***	-	ns	-	-	-	0,96	1,31

q_p , coeficiente de extinção fotoquímica; NPQ , coeficiente de extinção não fotoquímica; ETR , Taxa de transporte de elétrons ($\mu\text{mol elétrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Rp/A_b , razão fotorrespiração/fotossíntese bruta; Ψ_w , potencial hídrico foliar (MPa); R_N , Taxa de respiração no escuro ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$); aminoácidos totais ($\text{g kg}^{-1} \text{MS}$); Amido foliar ($\text{g kg}^{-1} \text{MS}$); $A_{max(a)}$, Capacidade fotossintética máxima sob luz saturante por área ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$); $A_{max(m)}$, Capacidade fotossintética máxima sob luz saturante por unidade de massa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{MS s}^{-1}$); AFE , Área foliar específica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$); $\delta^{13}C$, Composição isotópica de carbono (‰). O nível de significância, avaliado pelo teste F (* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$ e ns $P > 0,05$) para cada fator e as interações são indicados pelo *. A variabilidade dos dados em relação a média é representado pelo coeficiente de variação (CV). R^2 é a proporção da variância total explicada pelo modelo.