



**PAULA RODRIGUES GAYER RIBEIRO**

**PLASTICIDADE DE ESPÉCIES DE  
FITOFISIONOMIAS DO CERRADO À  
DISPONIBILIDADE DE LUZ E ÁGUA**

**LAVRAS - MG**

**2015**

**PAULA RODRIGUES GAYER RIBEIRO**

**PLASTICIDADE DE ESPÉCIES DE FITOFISIONOMIAS DO  
CERRADO À DISPONIBILIDADE DE LUZ E ÁGUA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Ecofisiologia Vegetal para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa

**LAVRAS - MG**

**2015**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Ribeiro, Paula Rodrigues Gayer.

Plasticidade de espécies de fitofisionomias do cerrado à  
disponibilidade de luz e água / Paula Rodrigues Gayer Ribeiro. –  
Lavras : UFLA, 2015.

61 p. : il.

Dissertação (mestrado acadêmico)–Universidade Federal de  
Lavras, 2015.

Orientador: João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa.  
Bibliografia.

1. Fitofisionomia savânica. 2. Fitofisionomia florestal. 3.  
Aclimação. 4. Antioxidante. 5. Trocas gasosas. I. Universidade  
Federal de Lavras. II. Título.

**PAULA RODRIGUES GAYER RIBEIRO**

**PLASTICIDADE DE ESPÉCIES DE FITOFISIONOMIAS DO  
CERRADO À DISPONIBILIDADE DE LUZ E ÁGUA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Ecofisiologia Vegetal para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 24 de julho de 2015.

Dr. Marcelo Polo UNIFAL

Dra. Grazielle Sales Teodoro UFLA

Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa  
Orientador

**LAVRAS - MG**

**2015**

*À minha família, que, apesar da distância, todos os dias, fez-se presente em  
minha vida fornecendo-me força em todos os momentos.*

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

A Deus, por me amar e permitir a conclusão de mais uma etapa de minha vida.

À Universidade Federal de Lavras e ao Setor de Fisiologia Vegetal, pela oportunidade de realizar o mestrado.

Ao CNPq, pela concessão de bolsa de estudo.

Ao professor João Paulo por me escolher como orientada, pela atenção, paciência e auxílio em todos os momentos.

Aos meus pais, Pedro e Mariza, que sempre me deram muita força e amor e priorizaram pela minha educação, mesmo distante de casa. À minha irmã Pâmela e ao meu cunhado Rodrigo pela amizade, amor e companheirismo. À minha sogra Luci e ao sogro José, por me apoiar nas minhas decisões.

Ao meu marido Saul, por todo amor, carinho, dedicação, paciência e força em todos os dias de saudade, mesmo pelo Skype ou telefone. Esta conquista é nossa!

Às minhas amigas Fabíola e Chaiane pelos bons momentos e companheirismo nos momentos de saudade.

Aos amigos do Laboratório de Ecofisiologia e Funcionamento de Ecossistemas, pelos momentos de auxílio. Agradeço à Ana Luiza, Vanessa, Suelen e Maíra pela ajuda nas análises. Ao Marcelo, pela mais valiosa ajuda no experimento.

À Kamila e Daiane, que foram essenciais para este trabalho, principalmente nas análises enzimáticas. Sem a ajuda de vocês eu não teria conseguido.

Aos membros da banca, por aceitar participar da banca, contribuindo para aprimorar este projeto.

Aos colegas da Fisiologia, com os quais pude compartilhar bons momentos.

Evite menosprezar-se. Você é uma criação de Deus. Terás deficiências, é claro, mas é justo observar que todos nós achamos no cadinho do progresso.

Dificuldades é medida de avaliação dos nossos recursos.

Dor é sublimação.

Erro é experiência.

Recorde a sua originalidade.

Ninguém possui ideias totalmente iguais às suas. Sua voz e suas mãos são únicas.

As marcas de sua presença destacam-se inconfundíveis.

Aceite-se, desse modo, tal qual é, procurando melhorar-se.

Trabalhe, quando se lhe faça possível, no bem geral, reconhecendo que se os outros precisam de você, também você necessita dos outros.

Guarde a consciência tranquila, vivendo a existência que Deus lhe concedeu.

E lembre-se: cada qual de nós, até que se integre na Grandeza Suprema, é uma obra-prima de inteligência em processo de habilitação na oficina da vida, a caminho de perfeição.

*André Luiz*

## RESUMO

O Cerrado é um domínio vegetacional composto por fitofisionomias que variam desde florestas a campestre. Apesar de estarem sob condições climáticas semelhantes, as condições topográficas criam diferentes condições de disponibilidade hídrica e de radiação. Assim, as fitofisionomias florestais tendem ocorrer em maior disponibilidade de água, e o padrão contrário pode ser observado nas fitofisionomias savânicas. *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum, *Machaerium opacum* Vogel ocorrem em fitofisionomias florestais, *Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nich e *Zeyheria montana* Mart são espécies encontradas em savânicas, o que pode levar a padrões de respostas diferentes. Objetivou-se, neste trabalho, verificar o comportamento fisiológico contrastante em relação às diferentes disponibilidades hídrica e radiação das espécies, compondo um delineamento inteiramente casualizado em esquema fatorial 2x3x2. Durante o período experimental, foram realizadas avaliações em relação às trocas gasosas, fluorescência e análises bioquímicas. Todos os dados foram submetidos à Análise de Componentes Principais (PCA). Assim, notou-se que *T. serratifolia* consegue ajustar sua rede de respostas fisiológicas de forma a controlar as trocas gasosas conforme a disponibilidade de água e ambiente luminoso. Para *Z. montana* em geral em pleno sol, independente da disponibilidade hídrica, apresenta maior fotossíntese e condutância estomática. Para as plantas em insuflm, houve diferença dos comportamentos de acordo com a disponibilidade hídrica. As plantas de *P. pseudocaryophyllus* em ambiente PS e S apresentaram comportamento muito semelhante, com forte dependência das variáveis de trocas gasosas, e à baixa dependência do sistema antioxidante. As plantas de *M. opacum* apresentaram o mesmo comportamento, em todas as condições estudadas, apresentando maior dependência das trocas gasosas e dos sistemas antioxidantes. Pode-se concluir, *T. serratifolia* possui pouca plasticidade e *Z. montana* exibe elevada plasticidade, já a *P. pseudocaryophyllus* tem comportamento típico de ambiente florestal e *M. opacum* é uma das mais hábeis para enfrentar as mudanças climáticas globais.

Palavras-chave: Fitofisionomia savânica. Fitofisionomia florestal. Aclimação. Antioxidante. Trocas gasosas.

## ABSTRACT

The Cerrado is a vegetational domain comprised by phytophysiognomies that range from forests to fields. Despite being submitted to similar climatic conditions, the topographic conditions cause distinct water and radiation availability. Therefore, forest phytophysiognomies tend to occur with higher water availability. The opposite pattern can be observed in savanna phytophysiognomies. *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum and *Machaerium opacum* Vogel occur in forest phytophysiognomies, while *Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nich and *Zeyheria montana* Mart are found in savanna phytophysiognomies. This might lead to distinct response patterns. In this work, we aimed at verifying the contrasting physiological behavior in relation to the different water and radiation availabilities of the species, using a completely randomized design in a 2x3x2 factorial scheme. During the experimental period, we performed evaluations regarding gas exchange, fluorescence and biochemical analyses. All data were submitted to Principal Component Analysis (PCA). We verified that *T. serratifolia* is capable of adjusting its physiological responses, enabling the control of gas exchanges according to water availability and environment lighting. In general, *Z. montana*, under full sunlight, regardless of water availability, presents higher photosynthesis and stomatal conductance. For plants in insulfilm, there was difference in behavior according to water availability. *P. pseudocaryophyllus* plants, in PS and S environments, presents very similar behavior, with strong dependence of gas exchange variables, and low dependence of the antioxidant system. *M. opacum* plants presented the same behavior in all studied conditions, presenting higher dependency of gas exchanges and antioxidant systems. We can conclude that *T. serratifolia* presents low plasticity, and *Z. montana* shows high plasticity. *P. pseudocaryophyllus* presents typical behavior in forest environment, and *M. opacum* is one of the most capable of overcoming global climatic changes.

Keywords: Savanna phytophysiognomy. Forest phytophysiognomy. Acclimatization. Antioxidant. Gas Exchanges.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Radiação normalizada dos comprimentos de onda nos três ambientes em casa de vegetação: *PS* pleno sol (linha contínua); *S* sombrite (linha pontilhada) e *I* insulfilm<sup>®</sup> (linha tracejada) nos horários de 8:00 (A), 12..... 33
- Figura 2 A primeira (CP-1) e a segunda (CP-2) componente principal com base nas características fisiológicas de *T. serratifolia* em duas condições de disponibilidade de água (30% e 100% da capacidade de campo) e nos três ambientes da casa de vegetação (Pleno sol, Sombrite e Insufilm). (A) 30 dias após o tratamento (B) 60 dias após o tratamento. .... 35
- Figura 3 A primeira (CP-1) e a segunda (CP-2) componente principal com base nas características fisiológicas de *Z. montana* em duas condições de disponibilidade de água (30% e 100% da capacidade de campo) e nos três ambientes da casa de vegetação (Pleno sol, Sombrite e Insufilm). (A) 30 dias após o tratamento (B) 60 dias após o tratamento ..... 38
- Figura 4 A primeira (CP-1) e a segunda (CP-2) componente principal com base nas características fisiológicas de *P. pseudocaryophyllus* em duas condições de disponibilidade de água (30% e 100% da capacidade de campo) e nos três ambientes da casa de vegetação (Pleno sol, Sombrite e Insufilm). (A) 30 dias após o tratamento (B) 60 dias após o tratamento ..... 41

Figura 5 A primeira (CP-1) e a segunda (CP-2) componente principal com base nas características fisiológicas de *M. opacum* em duas condições de disponibilidade de água (30% e 100% da capacidade de campo) e nos três ambientes da casa de vegetação (Pleno sol, Sombrite e Insufilm). (A) 30 dias após o tratamento (B) 60 dias ..... 43

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Autovalores das variáveis fisiológicas contribuintes para a CP-1 e CP-2 para <i>T. serratifolia</i> aos 30 e aos 60 dias após imposição das condições de disponibilidade hídrica.....	36
Tabela 2	Autovalores das variáveis fisiológicas contribuintes para a CP-1 e CP-2 para <i>Z. montana</i> aos 30 e aos 60 dias após imposição das condições de disponibilidade hídrica.....	39
Tabela 3	Autovalores das variáveis fisiológicas contribuintes para a CP-1 e CP-2 para <i>P. pseudocaryophyllus</i> aos 30 e aos 60 dias após imposição das condições de disponibilidade hídrica.....	41
Tabela 4	Autovalores das variáveis fisiológicas contribuintes para a CP-1 e CP-2 para <i>M. opacum</i> aos 30 e aos 60 dias após imposição das condições de disponibilidade hídrica.....	44

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO .....	14
2	REFERENCIAL TEÓRICO .....	16
2.1	Fitofisionomias do Cerrado .....	16
2.2	Descrição das espécies estudadas .....	18
2.3	Plasticidade .....	20
3	MATERIAL E MÉTODOS .....	24
3.1	Caracterização Experimental .....	24
3.2	Disponibilidade hídrica .....	25
3.3	Características Fisiológicas .....	26
3.3.1	Análises de trocas gasosas e fluorescência foliar .....	26
3.3.2	Análises bioquímicas .....	27
3.3.2.1	Quantificação de peróxido de hidrogênio .....	27
3.3.2.2	Quantificação de ascorbato .....	28
3.3.2.3	Peroxidação lipídica .....	28
3.3.2.4	Atividade das enzimas do sistema antioxidante .....	29
3.4	Análises dos dados .....	30
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	32
4.1	Caracterização ambiental da casa de vegetação .....	32
4.2	Análises fisiológicas .....	33
5	CONCLUSÕES .....	51
	REFERÊNCIAS .....	52
	APÊNDICES .....	58

## 1 INTRODUÇÃO

O Cerrado é um domínio verticalmente estruturado, que ocorre em sua maior parte na porção Centro-Sul do Brasil e é composto por fitofisionomias que variam de florestas a campestres. As características das diferentes fitofisionomias do Cerrado podem ser explicadas pela sua localização, que favorece a ocorrência de uma grande variedade de solos e formas de relevo e, portanto, de disponibilidade hídrica. As espécies que se estabelecem nessas fisionomias possuem características relacionadas a estes ambientes.

As espécies de fisionomias florestais são encontradas em locais com maior disponibilidade hídrica, sendo a baixa radiação o principal fator limitante para o estabelecimento de diversas espécies nesse ambiente. Enquanto as espécies savânicas estão sujeitas à baixa disponibilidade hídrica e alta radiação, o que resulta em déficit hídrico, condição que limita o estabelecimento de diversas espécies. Portanto, percebe-se que as espécies possuem nichos bastante restritos no domínio Cerrado, o que provavelmente é resultado de características funcionais bastante particulares das espécies que ocupam determinadas fisionomias em detrimento a outras, mesmo estando muito próximas. Essa hipótese vai de encontro a relatos de que as espécies do Cerrado apresentam elevado grau de plasticidade fenotípica, ou seja, são capazes de modificar características funcionais em respostas às variações nas condições ambientais, garantindo a manutenção e sobrevivência em condições limitantes.

Neste contexto, estudar as características fisiológicas nas plantas e determinar a plasticidade das espécies do domínio Cerrado, frente a condições ambientais contrastantes, pode auxiliar a elucidar essa questão. Esse tipo de conhecimento é importante para determinar estratégias de conservação da biodiversidade existente nesse domínio. Este trabalho teve como objetivo verificar comportamentos fisiológicos contrastantes em relação às diferentes

disponibilidades de água e radiação das espécies *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum, *Machaerium opacum* Vogel, *Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nich e *Zeyheria montana* Mart. pertencentes a diferentes fitofisionomias do Cerrado.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 Fitofisionomias do Cerrado

O cerrado é o segundo domínio mais extenso da América do Sul, formado por um complexo de fitofisionomias que variam de formações florestais a campestres (SANO et al., 2010) e tem sido considerado um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade (MYERS et al., 2000). Essa ampla biodiversidade da vegetação é determinada por fatores principalmente edáficos, radiativos, variações no regime de precipitação pluviométrica e na profundidade do solo (ROSSATTO et al., 2012). O clima característico das regiões do Cerrado é o sazonal úmido, de outubro a março, e seco, de abril a setembro, com temperaturas médias que variam de 22° a 27°C, durante o ano, com média de precipitação anual de 800 a 1800 mm (BUSTAMANTE et al., 2012).

Segundo o modelo de fitofisionomias, propostos por Ribeiro e Walter (1998), o Cerrado é composto por formações campestres, caracterizadas principalmente por espécies herbáceas; formações savânicas, onde são evidentes um estrato herbáceo arbustivo bem desenvolvido e um estrato arbóreo esparsos; e formações florestais, onde o componente arbóreo é dominante e bem desenvolvido. Dentre as formações florestais presentes no Cerrado, as principais são as matas de galeria, que caracterizam faixas estreitas de vegetação florestal, que margeiam os rios, sendo também chamadas de mata ciliar, quando as copas das duas margens não se tocam como ocorre em rios de maior largura.

Nos ambientes florestais do Cerrado, a quantidade e a qualidade da radiação sofrem modificações, podendo interferir no crescimento e desenvolvimento das plantas, logo é necessário que haja mecanismos de estabelecimento dessas espécies vegetais, às condições de radiação, principalmente de sub-bosque, cuja quantidade de energia luminosa é muito

pequena em relação às áreas abertas. Como representante dessa fitofisionomia a *M. opacum* e *P. pseudocaryophyllus* são encontradas na vegetação densa, onde a incidência luminosa nos extratos inferiores da vegetação é limitada em virtude da formação de um dossel contínuo (MACIEL et al., 2002).

Geralmente o padrão de crescimento dessas espécies é relativamente rápido, pois possui o diâmetro da copa mais largo em relação à área basal, casca mais fina e, na fase juvenil, uma arquitetura mais ramificada (RATMAM et al., 2011), atinge taxas máximas de fotossíntese de forma rápida e condições de alta radiação promovem fotoinibição (HOFFMANN, 2003). Além disso, nessa fitofisionomia ocorre maior disponibilidade hídrica, podendo estar sujeita a períodos de alagamento sazonais (ROSSATO et al., 2012).

Por outro lado, há as fitofisionomias savânicas do Cerrado, compostas em grande parte pelo cerrado *stricto sensu*, no qual predomina como estrato herbáceo e árvores esparsas. De modo geral, encontradas em maiores altitudes na paisagem, com menor disponibilidade de água e alta radiação, onde ocorrem as espécies *T. serratifolia* e *Z. montana*. Diante dessas condições, as folhas das plantas de ambientes savânicos apresentam mecanismos de dissipação de energia mais eficiente, evitando danos, principalmente, na proteína D1 que faz parte do centro de reação do fotossistema II. Mas também, há uma tendência em se atingir a saturação máxima de fotossíntese, em intensidades mais elevadas de radiação fotossinteticamente ativa, quando comparadas às folhas de espécies de fitofisionomias florestais (ROSSATTO et al., 2010).

Ainda mais, sob condições de baixa disponibilidade hídrica, as árvores de savana são capazes de manter altos valores de condutância estomática e desenvolver maior quantidade de órgãos de reserva ou raízes profundas, que absorvem água nas camadas mais profundas do solo; bem como menor área foliar específica. Tais mecanismos são capazes de conservar a homeostase da planta sob condições de elevado déficit hídrico (GOTSCH et al., 2010).

A análise das alterações de características fisiológicas, em resposta à disponibilidade de recursos e avaliação da plasticidade fenotípica, pode permitir uma melhor interpretação das preferências de habitat dessas espécies, explicando a limitação da capacidade de espécies de campo expandir sobre áreas florestais e espécies florestais expandir sobre áreas campestres (GOULART et al., 2011).

## 2.2 Descrição das espécies estudadas

Para avaliarmos as diferentes respostas de espécies à variação na disponibilidade hídrica e radiação, selecionamos quatro espécies que ocorrem em diferentes tipos vegetacionais sendo: *P. pseudocaryophyllus* e *M. opacum* características de mata de galeria nas quais ocorrem em áreas com menor disponibilidade de luz e mais água, já as espécies *T. serratifolia* e *Zeyheria montana* ocorrem em ambiente tipo savana com menor disponibilidade hídrica e maior radiação.

*Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum. é uma espécie nativa do Brasil, pertencente à família Myrtaceae, popularmente conhecida como craveiro do mato ou louro cravo, suas folhas são usadas para a produção de chá em caso de sintomas de gripe, além de sua utilização como madeira, por ser pesada e dura, sendo empregada para lenha e carvão (LORENZI, 2002). Caracterizam-se como indivíduos arbóreos, apresentando de 4 a 10 m de altura, semidecíduos, com folhas simples, coriáceas e filotaxia oposta. O período de floração ocorre durante os meses de dezembro a janeiro, e sua frutificação ocorre a partir de maio. É uma espécie pioneira, pode ocorrer em áreas de Caatinga e Mata Atlântica, e suas formas podem apresentar características distintas. No domínio Cerrado, indivíduos dessa espécie são encontrados geralmente em mata de galeria, tendo este ambiente uma menor disponibilidade de luz e maior disponibilidade hídrica (LORENZI, 2009).

A espécie *Machaerium opacum* Vogel é considerada uma espécie nativa brasileira, pertencente à família Fabaceae, popularmente conhecida como jacarandá do cerrado; é utilizada na fabricação de móveis e estruturas residenciais (EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA-EMBRAPA, 2008). Esta espécie possui porte arbóreo com aproximadamente 7 m de altura e um caule com base muito fendida, ramos tortuosos, folhas compostas e folíolos alternados. Planta heliófila, característica de florestas de terrenos bem drenados em topos de morro e encostas. Pode ser encontrada tanto no interior da mata primária densa como em formações secundárias e no domínio cerrado esta espécie ocorre na área de cerradão (LORENZI, 2009).

A espécie *Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nich é conhecida como Ipê Amarelo, pertencente à família Bignoniaceae, com altura de 8 a 20 m, dotada de copa mais ou menos globosa com folhagem, que é renovada anualmente, pois no inverno as folhas caem e aparecem após a floração. Assim o Ipê é reconhecido comercialmente por conter uma madeira dura e resistente a ataques de fungos e cupins. Além de ser uma espécie decídua, heliófita, adapta-se melhor a solos bem drenados e situados nas encostas onde seus frutos amadurecem de outubro a dezembro, apresentando grande quantidade de sementes (LORENZI, 1992).

Dentre as espécies que compõem a fitofisionomia campestres do Cerrado, encontra-se a *Zeyheria montana* Mart. (Bignoniaceae), conhecida popularmente como bolsa de pastor. Caracteriza-se como um arbusto endêmico, que se destaca por ser utilizada para tratamentos da pele e como agente anti-inflamatório, apresentando potencial fitoquímico e farmacológico (ALMEIDA et al., 1990). Possui ampla distribuição geográfica, sendo encontrada em áreas de cerrado *stricto sensu*, campo sujo e campo rupestre dos estados do Pará, Tocantins, Maranhão, Piauí, Bahia, Mato Grosso, Goiás, Distrito Federal, Minas Gerais, São Paulo e Paraná (MEDEIROS, 2011).

### 2.3 Plasticidade

A plasticidade pode ser definida como a capacidade de mudanças de um organismo em relação às condições do ambiente, podendo ocorrer em vários níveis, sendo particularmente importante para as plantas em razão de seu modo de vida sésstil (NOVOPLANSKY, 2002). As modificações podem ser de caráter morfológico, em que há alterações de característica estruturais, e fisiológico, que compreende alterações como a diminuição de água nas células e fechamento dos estômatos (SCHLICHTING; SMITH, 2002). No caso do fechamento estomático, esse pode conduzir à diminuição da assimilação de CO<sub>2</sub>, o que promove a maior geração de espécies reativas de oxigênio, tais como o peróxido de hidrogênio, que pode ser eliminado pela enzima catalase e peroxidase do ascorbato. Assim, o aumento na atividade antioxidante pode ser uma resposta adaptativa das células à produção das espécies reativas de oxigênio oriundas da rede de respostas fisiológicas a condições ambientais adversas (SPANNO et al., 2013). Ambos os tipos de plasticidade contribuem para o ajuste da planta à disponibilidade de recursos a fim de manter a homeostase (SCHLICHTING; SMITH, 2002).

O grau de plasticidade das plantas para a utilização de recursos, como exemplo à luz no processo fotossintético ou a dissipação da radiação global incidente, é um fator determinante na distribuição das espécies vegetais em ambientes heterogêneos, como o do domínio Cerrado (VIEIRA et al., 2012). A capacidade de aclimação a mudanças na intensidade de radiação incidente, varia inter- e intraespécies, o que está relacionado a um conjunto de características morfofisiológicas (GANDOLFI; JOLY; LEITÃO FILHO, 2009) e a condições de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (VIEIRA et al., 2012).

A alta heterogeneidade ambiental entre as fisionomias campestres e florestais pode indicar que as espécies do Cerrado devem beneficiar de alta plasticidade fenotípica em relação à disponibilidade de recursos (BARROS et al., 2012). No entanto, espécies de ambientes abertos, que se encontram sob alta radiação, apresentam a tendência de possuir menor plasticidade morfológica, investindo mais em modificações fisiológicas. Por outro lado, espécies de ambientes florestais tendem a modificar aspectos morfológicos em condições ambientais restritivas ao seu crescimento (GOULART et al., 2011). De modo geral, as espécies das formações florestais apresentam baixa plasticidade em condições de alta luminosidade, o que poderia indicar que essas espécies não são adequadas para se estabelecerem em áreas abertas (HOFFMANN, 2003). Entretanto, espécies de ambientes abertos são mais intolerantes às condições de sombra e aos solos das áreas florestais (RATNAM et al., 2011).

Essas modificações morfológicas envolvem ajustes dos órgãos e organelas fotossintetizantes, como mudanças na espessura da lâmina foliar e na proporção de tecidos fotossintetizantes (RABELO et al., 2013) que, conseqüentemente, influenciam na capacidade fotossintética, respiração e eficiência máxima do fotossistema II (KOEHN et al., 2010).

As espécies florestais, quando expostas às altas intensidades luminosas, possuem maior capacidade fotossintética, em função da maior eficiência na carboxilação, que está relacionada à quantidade da enzima Rubisco e expansão do complexo coletor de luz do fotossistema II (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003), além de eficiente controle estomático (ROSSATTO; HOFFMANN; FRANCO, 2009; SILVA; ANAND, 2013). Por outro lado, em indivíduos em ambientes de menor radiação, observam-se menores taxas de respiração e, portanto, redução do ponto de compensação luminoso, reparando, desta forma, a redução do ganho de carbono nesta condição (LARCHER, 2003).

A alta radiação pode induzir a fotoinibição, a baixa disponibilidade de radiação reduz as taxas fotossintéticas, atuando diretamente sob o aparato fotossintético, conseqüentemente, no ganho de carbono pela planta. Sendo assim, as plantas adaptadas ao ambiente de radiação solar plena devem desenvolver mecanismos de dissipação de energia, para minimizar a degradação dos pigmentos nos cloroplastos e membranas lipídicas, enquanto as plantas de ambiente sombreados devem apresentar estratégias para tentar maximizar os processos de captura de luz e, assim, conseguir um maior ganho de carbono (VALLADARES; PERCY, 1998).

Uma forma de medir a plasticidade de uma espécie vegetal é por meio da atividade de seu sistema antioxidante, que contém enzimas, como exemplo a dismutase do superóxido (SOD), peroxidase do ascorbato (APX), catalase (CAT), e compostos como o ácido ascórbico, que ajudam na remoção de espécies reativas de oxigênio (EROs) (MITTLER et al., 2004). A SOD pode ser encontrada em vários compartimentos celulares susceptíveis ao estresse oxidativo (ADAMSKI, 2011). A CAT e a APX localizam-se, predominantemente, em peroxissomas, entretanto, pode ser encontrada também no citosol, em mitocôndrias ou em cloroplastos (PIRES, 2012).

Embora as EROs sejam produtos inevitáveis do metabolismo vegetal (MARTINEZ et al., 2001), em condições normais, a sua produção e remoção são bem equilibradas (MITTLER, 2002). Entretanto, em condições de estresse, a produção de EROs pode superar os mecanismos de remoção desencadeando o estresse oxidativo que pode ser altamente citotóxico e reagir com várias biomoléculas, tais como os lipídios na membrana lipídica, ácidos nucleicos e proteínas (PARIDA; DAS, 2005). Dentre as principais EROs, que causam tais danos, destacam-se radical superóxido ( $O_2^-$ ), peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e radical hidroxila ( $OH^\cdot$ ), que são gerados no transporte de elétrons no cloroplasto,

mitocôndria e membrana plasmática, ou como subproduto de rotas metabólicas localizadas em diferentes compartimentos celulares (SHARMA et al., 2012).

Assim, em condição de estresse, normalmente ocorre acúmulo de acetaldeído, que pode ser usado como doador de elétrons ativando o  $O_2^-$ , que, ao sofrer dismutação pela ação da SOD, forma peróxido de hidrogênio, cujo nível (desintoxicação) é regulado pela catalase (PEREIRA, 2012). Uma redução na atividade da APX pode provocar um aumento das EROs e induzir danos oxidativos, prejudicando o crescimento e desenvolvimento da planta. Esta enzima utiliza o ascorbato como doador específico de elétrons, para reduzir operóxido de hidrogênio à água, gerando monodeidro ascorbato, que pode ser diretamente reduzido a ascorbato pela ação da enzima monodehidroascorbato (MDHAR) (RIBEIRO, 2012; SHIGEOKA et al., 2002; ZANANDREA et al., 2010).

Evidências sugerem que as membranas são o principal alvo da injúria causada pelas EROs (CANDAN; TARHAN, 2003), uma vez que podem reagir com ácidos graxos insaturados desencadeando a peroxidação lipídica nas membranas plasmática e intracelular de organelas. A peroxidação de lipídios forma compostos como o malonaldeído (MDA) (PEREIRA, 2012). No entanto, a peroxidação lipídica é frequentemente utilizada como indicador de estresse oxidativo em plantas sob ambiente desfavorável (SPANNO et al., 2013). Nesse contexto, a capacidade da planta de reduzir as espécies reativas de oxigênios, minimizar os danos às macromoléculas e estruturas, representa uma importante característica de plasticidade (CARVALHO, 2008).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Caracterização Experimental

O experimento foi conduzido no período de outubro de 2012 a junho de 2014. As análises do material vegetal foram realizadas no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal e Funcionamento de Ecossistemas e, em casa de vegetação do Setor de Fisiologia Vegetal, e no Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Molecular de Plantas, situado no Departamento de Biologia na Universidade Federal de Lavras.

As sementes da espécie *P. pseudocaryophyllus* foram coletadas em fragmentos do Cerrado, em uma fisionomia do tipo cerradão, no município de Ijaci (21°10'12'' S e 44°55'31'' W GRW) ao sul de Minas Gerais. Já as sementes de *M. opacum* foram coletadas em fragmento do Cerrado, em fisionomia do tipo cerradão, no município de Monte Carmelo (18°43'29'' S e 47°29'55'' W GRW), na região do Triângulo Mineiro. As sementes de *T. serratifolia* e *Z. montana*, coletados em fragmentos de Cerrado, em fisionomia do tipo sentido restrito no município de Lavras (21°14'45'' S e 44°59'59'' W GRW) e Ingaí (21° 24' 04" S e 44° 55' 02" W GRW), respectivamente.

Após a coleta, foi realizada a assepsia das sementes em álcool 70 %, durante 1 minuto, seguida de hipoclorito de sódio a 2%, por 10 minutos, em sequência foram lavadas em água corrente por 5 minutos, em seguida, foram semeadas em bandeja plástica contendo como substrato areia. As bandejas foram colocadas em casa de vegetação com cobertura de plástico de baixa densidade e distribuídas em três ambientes: (PS)- sem subcobertura, com condições similares a um ambiente de pleno sol; (S)- com subcobertura de tela de sombreamento do tipo Sombrite® 50%; I- com subcobertura de Insufilme® colocado em plástico de baixa densidade que permite a passagem de 25% da radiação, além de modificar

sua qualidade espectral na faixa do vermelho, simulando radiação de sub-bosque.

Três meses, após a emergência das plântulas, foram selecionados indivíduos quanto a sua homogeneidade, sendo transplantados para Citropotes<sup>®</sup> (33,5 x 14 cm), contendo 4 litros de substrato de areia e mantidas nos três ambientes da casa de vegetação. As plantas nos Citropotes<sup>®</sup> foram adubadas com solução nutritiva, durante o período experimental, de acordo com Malavolta (2006) com um quarto de força. As mudas foram aclimatadas nos diferentes ambientes em relação à radiação (PS, S, I), por 30 dias após o transplante, então, submetidas a duas condições de disponibilidade hídrica, sendo avaliadas quanto às características fisiológicas aos 30 e aos 60 dias após a imposição dessas condições.

Durante o período experimental monitorou-se a cada 30 minutos a temperatura ( $T$  °C) e umidade relativa do ar (UR%) de cada ambiente, com o auxílio de um termo higrômetros *Extech Instruments*, modelo RHT10. Para caracterização da radiação em cada ambiente, foi realizada uma única avaliação da radiação global nos horários 8 h, 12 h e 16 h, utilizando o espectrorradiômetro portátil USB-650 RED TIDE.

### **3.2 Disponibilidade hídrica**

Os Citropotes<sup>®</sup> foram acomodados em vasos de 7 litros e foi realizada semanalmente irrigação, simulando eventos pluviométricos em um sistema fechado, referente a 100% CC (840 ml), simulando chuva de 54 mm.semana<sup>-1</sup> e 30% CC (250 ml), simulando chuva de 16 mm.semana<sup>-1</sup>. A umidade do substrato (utilizando o sensor de umidade ML2x *ThetaProbe*) foram mensurados três vezes ao longo de experimento; nos meses de abril, maio e junho de 2014, utilizando o sensor de umidade ML2x *ThetaProbe*.

A capacidade de campo (CC) do substrato foi determinada com o auxílio de uma sonda de umidade volumétrica (ML2x ThetraProbe - Delta-TDivices, UK) a partir de três amostras com volume de 250 ml, que foram secas em estufa de circulação de ar forçada a 70°C, pelo período de 72 horas. Decorrido esse tempo, foi realizada a medida de umidade volumétrica do solo seco e determinou-se a massa do solo seco. Em seguida foi feita a saturação das amostras com água, que foram postas sobre um suporte vazado, dentro de uma caixa de isopor para minimizar eventuais perdas por evaporação, deixando transcorrer mais 72 horas para que a água percolasse sob ação da gravidade, assim somente a quantidade de água aderida às partículas do substrato permaneceu e foi realizada nova leitura com a sonda de umidade. A partir disso foi determinado o valor de  $0,21 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$  para a capacidade decampo do substrato e de  $0,03 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$  para o substrato seco.

### **3.3 Características Fisiológicas**

Foram realizadas avaliações de trocas gasosas, fluorescência, atividade enzimática, peroxidação lipídica, peróxido de hidrogênio e ascorbato, para cada espécie em estudo aos 30 e 60 dias após indução de disponibilidade hídrica. As trocas gasosas e análises bioquímicas foram realizadas em três folhas por indivíduo em dez indivíduos, por condições ambientais. Para todas as avaliações, foram utilizadas folhas maduras, completamente expandidas e sem vestígios de injúrias por pragas ou patógenos.

#### **3.3.1 Análises de trocas gasosas e fluorescência foliar**

As trocas gasosas foram avaliadas no período da manhã entre 09 h e 11 h, com auxílio do analisador de gás-infravermelho (IRGA- modelo LI-6400XT,

Li-cor). Foram determinados os valores de fotossíntese líquida ( $A$ - $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-2}$ ), condutância estomática ( $g_s$ - $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ -  $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e concentração interna de carbono ( $C_i$ -ppm).

Nas mesmas folhas em que foram feitas as análises de trocas gasosas, determinou-se com o auxílio de um fluorômetro portátil MINI-PAM (*Walz Inc.*), entre as 14 h e 16h, a eficiência fotoquímica do fotossistema II diurno (*FSII-D*), o *quenching* fotoquímico ( $q_p$ ), o *quenching* não fotoquímico ( $q_n$ ), o coeficiente de extinção não fotoquímico (NPQ) e a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR).

### 3.3.2 Análises bioquímicas

Para as análises bioquímicas, foram utilizadas folhas coletadas, acondicionadas em nitrogênio líquido e armazenadas em ultrafreezer a  $-80^\circ \text{C}$ .

#### 3.3.2.1 Quantificação de peróxido de hidrogênio

Para quantificação de peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$  -  $\mu\text{M H}_2\text{O}_2 \text{ mim}^{-1} \text{mg}^{-1} \text{MF}$ ), 100 mg de tecido fresco de folha foram maceradas em nitrogênio líquido com PVPP e homogeneizado em 1500  $\mu\text{L}$  de ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (m/v) e centrifugado a 12.000 g por 15 minutos, a  $4^\circ\text{C}$ . Alíquotas do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação composto por tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,0) e iodeto de potássio 1 M. A concentração de  $\text{H}_2\text{O}_2$  foi determinada, medindo-se a absorbância das amostras a 390 nm, com base na curva-padrão de peróxido de hidrogênio (VELIKOVA; YORDANOV; EDREVA, 2000).

### 3.3.2.2 Quantificação de ascorbato

A concentração de ascorbato (AsA- $\mu\text{g g}^{-1}$  MF) foi determinada, conforme descrito por Arakawa et al. (1981). Foram macerados 50 mg do tecido de material fresco de folha em nitrogênio líquido com PVPP e homogeneizado em 1500 $\mu\text{L}$  TCA 5%, após centrifugado a 13000 g, por 15 minutos, a 4 °C. Em seguida, uma alíquota do sobrenadante foi adicionada ao meio de reação composto por TCA 5% (m/v), etanol 99,8% (v/v), ácido fosfórico ( $\text{H}_3\text{PO}_4$ ) 0,4% em etanol (v/v), bathophenantrolina 0,5% em etanol (p/v) e  $\text{FeCl}_3$  0,03% em etanol (m/v). A mistura foi homogeneizada e incubada, a 30°C, por 90 minutos. A concentração de ascorbato foi determinada, de acordo com a absorbância das amostras, a 534 nm, e com base na curva-padrão com concentrações conhecidas.

### 3.3.2.3 Peroxidação lipídica

A peroxidação lipídica foi determinada, por meio da quantificação de espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico, conforme descrito por Burger e Aust (1978). Duzentos miligramas de folha foram maceradas em nitrogênio líquido, acrescido de 20% de PVPP e homogeneizado com TCA 0,1%, centrifugado 1.000 g por 10 minutos, a 4 °C. Alíquotas (250 $\mu\text{L}$ ) do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação [0,5% de ácido tiobarbitúrico (TBA) e 10% de TCA], incubandose, em seguida, a 95 °C, por 30 minutos. A reação foi paralisada com o resfriamento rápido em gelo e as leituras foram realizadas a 535 nm a 600 nm. O TBA forma complexo de cor avermelhada, com aldeídos de baixa massa molecular, como o malondialdeído (MDA), produto secundário do processo de peroxidação lipídica. A concentração do complexo MDA/TBA foi calculada pela seguinte equação:  $[\text{MDA}] = (\text{A}_{535} - \text{A}_{600}) / (\xi \cdot b)$ , em que:  $\xi$  (coeficiente de extinção =  $1,56 \times 10^{-5} \text{ cm}^{-1}$ ), b (comprimento ótico = 1).

### 3.3.2.4 Atividade das enzimas do sistema antioxidante

Para a determinação da atividade das enzimas do sistema antioxidante, o extrato enzimático foi obtido pela maceração em nitrogênio líquido de 100 mg de folha. Posteriormente, aplicou-se o protocolo de extração segundo Biemelt, Keetman e Albrecht (1998). Os sobrenadantes coletados foram utilizados nas análises enzimáticas da dismutase do superóxido (SOD- $\text{Ug}^{-1}$  MF), catalase (CAT- $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ mim}^{-1} \text{ mg}^{-1}$  MF) e peroxidase do ascorbato (APX-  $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ mim}^{-1} \text{ mg}^{-1}$  MF).

A atividade da SOD foi avaliada pela capacidade da enzima em inibir a fotorredução do azul de nitrotetrazólio (NBT), proposto por Giannopolitis e Ries (1977). Diferentes alíquotas do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 100 mM e pH 7,8, metionina 70 mM, NBT 1 mM, Riboflavina 0,2 mM e água. Os tubos, contendo o meio de incubação e a amostra ou somente o meio de incubação com água (branco) foram iluminados com lâmpada fluorescente de 20 W por 7 minutos. As leituras foram realizadas a 560 nm. Uma unidade da SOD corresponde à quantidade de enzima necessária para inibir em 50% a fotorredução do NBT nas condições de ensaio.

A CAT foi avaliada segundo Havir e McHale (1987). Diferentes alíquotas do sobrenadante foram adicionadas ao meio de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 200 mM e pH 7,0, peróxido de hidrogênio 250 mM e água, incubado a 28°C. A atividade dessa enzima foi determinada pelo decréscimo na absorbância a 240 nm, a cada 15 segundos, por 3 minutos, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio. O coeficiente de extinção molar utilizado foi de  $18 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ .

A atividade da APX foi determinada pelo acompanhamento da taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm, a cada 15 segundos, por 3 minutos (NAKANO;

ASADA, 1981). Para isso, diferentes alíquotas do sobrenadante foram adicionadas ao meio de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 200 mM e pH 7,0, ácido ascórbico 10 mM, peróxido de hidrogênio 2 mM e água. O coeficiente de extinção molar utilizado foi  $2,8 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ .

### 3.4 Análises dos dados

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, em esquema fatorial (3x2x2) composto por três ambientes de radiação, duas condições de disponibilidade hídrica e duas datas de coleta. Foi utilizado um vaso contendo uma planta como parcela experimental. Foram utilizadas dez repetições por condição com 60 plantas por coleta totalizando 120 plantas no experimento.

Os dados coletados foram avaliados, utilizando a Análise de Componentes Principais (ACP) por meio do software Rstudio, versão 3.2.0 e os pacotes devtools, kassambara/factoextra, factoextra e ggbiplot. Foi criado um objeto prcomp (baseado em matriz de correlação) com dados descentralizados. Por meio da ACP foi estabelecida variável de comportamento fisiológico da planta pelos *scores* das duas componentes principais (explicam a maior variância dos dados) CP1 e CP2. Foram calculados a média e o desvio padrão dos *scores* (coordenadas das matrizes de correlação entre todas as variáveis dentro do *biplot*, formado pelos eixos ortogonais da CP1 e CP2) e comparados entre si. Além disso, foram extraídos valores de contribuição e de correlação das variáveis dentro das componentes principais. Com os *scores* médios e os desvios padrão foram avaliadas as diferenças entre as posições estabelecendo uma relação com a diferença encontrada entre os comportamentos fisiológicos das plantas nas diferentes condições testadas.

Foram construídos gráficos de barra para ilustrar os comportamentos fisiológicos estudados por essa abordagem, de forma que nesses gráficos o

tamanho da barra indica o grau de correlação entre as variáveis estudadas (maior a barra, maior a correlação) e a posição da barra indica o grau de dependência do comportamento fisiológico da planta às variáveis de maior contribuição para a CP.

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 Caracterização ambiental da casa de vegetação

Os valores médios de temperatura e umidade relativa do ar em cada ambiente ao longo do período experimental foram: 22 °C e 66 % no ambiente *PS*, com máximas de 48 °C e 96 % e mínimas de 8 °C e 11 %. No ambiente *S* as médias foram 19 °C e 72 %, atingindo máximas de 38 °C e 94 % e mínimas de 8 °C e 18 %, enquanto no ambiente *I*, as médias foram 19 °C e 72 %, com máximas de 38 °C e 96 % e mínimas de 8 °C e 18 %. Foram observados maiores valores de radiação incidente na faixa dos 200-850 nm no ambiente *PS*. Esse aumento é mais evidente no horário das 12h, havendo pouca diferença entre os ambientes *S* e *I*, onde foi observada redução na radiação incidente, nos comprimentos de onda utilizados pela fotossíntese. Entretanto, o ambiente *I*, independente do horário do dia, apresentou incremento de radiação incidente a partir de 680 nm, região do vermelho-distante (Figura 1).

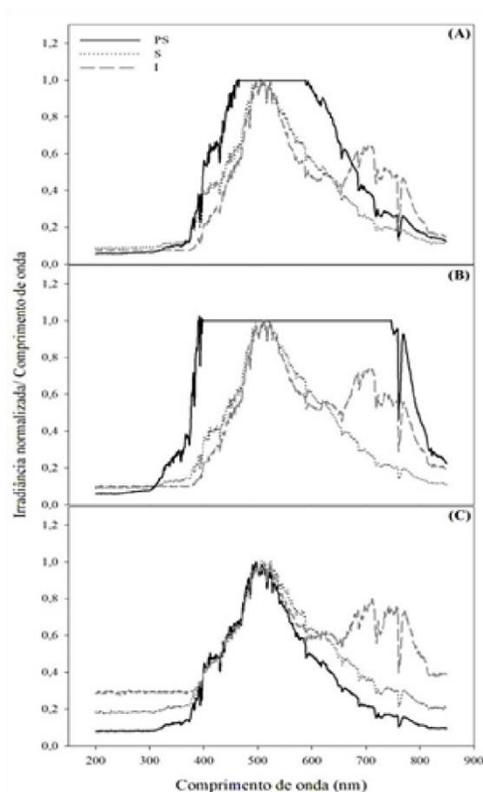


Figura 1 Radiação normalizada dos comprimentos de onda nos três ambientes em casa de vegetação: *PS* pleno sol (linha contínua); *S* sombrite (linha pontilhada) e *I* insulfilm<sup>®</sup> (linha tracejada) nos horários de 8:00 (A), 12

#### 4.2 Análises fisiológicas

Mais da metade da variância dos dados fisiológicos de *Tabebuia serratifolia*, nas diferentes condições hídricas e de radiação, aos trinta dias após a imposição das diferentes lâminas de água, foi explicada pelas componentes CP-1 (30,2%) e CP-2 (23,5%). As variáveis relacionadas às trocas gasosas foram as que mais contribuíram com a CP-1, apresentando uma correlação negativa em relação a essa componente. Já as variáveis APX, AsA, MDA, *FSII-D* e *ETR* foram as de maior contribuição para a CP-2, com correlação negativa para as

variáveis, relacionadas ao sistema antioxidante e correlação positiva para as variáveis relacionadas aos processos fotoquímicos.

De forma geral, observou-se que plantas em ambiente PS e S, quando submetidas à baixa disponibilidade hídrica, reduziram as trocas gasosas (CP-1), ao mesmo tempo em que, sob elevada radiação, tentam ajustar os processos fotoquímicos e o sistema antioxidante e sob sombreamento, apresentam maior atividade antioxidante (CP-2) (Figura 2A). Já os indivíduos de *T. serratifolia* em I apresentaram maiores valores de trocas gasosas (CP-1) e do sistema antioxidante (CP-1 e CP-2), independentemente da disponibilidade de água (Figura 2A e Tabela 1) (APÊNDICE A).

As diferentes condições hídricas e de radiação impostas a essa espécie explicaram mais de 50% das suas respostas fisiológicas aos 60 dias após imposição das diferentes condições de disponibilidade de água (CP1 - 31,7% e CP2 - 19%). As trocas gasosas continuaram a ser as variáveis de maior contribuição para a CP-1, apresentando uma correlação positiva em relação a essa componente (Tabela 1). Para a CP-2 as variáveis relacionadas aos processos fotoquímicos e do sistema antioxidante foram as de maior contribuição, com correlação positiva para as variáveis do sistema antioxidante e negativas para as do processo fotoquímico.

Observou-se que plantas em PS e I quando submetidas à menor disponibilidade hídrica aumentam a correlação entre as variáveis de trocas gasosas (CP-1) e sua dependência ao processo fotoquímico (CP-2) (Figura 2B e Tabela 1). Isso indica que os indivíduos dessa espécie conseguiram ajustar sua rede de respostas fisiológicas de forma a controlar as trocas gasosas conforme a disponibilidade de água e ambiente luminoso. Para as plantas em maior disponibilidade hídrica em PS, observaram-se maiores valores de trocas gasosas (CP-1) e das variáveis do processo fotoquímico (CP-2), porém para as plantas em I menores valores de trocas gasosas (CP-1) e pouca correlação com as

variáveis do sistema antioxidante ou processo fotoquímico. Contudo, em condições sombreadas (S), não houve influência da disponibilidade hídrica no comportamento fisiológico das plantas que apresentaram maiores valores das variáveis de trocas gasosas (CP-1) e do sistema antioxidante (CP-2) (APÊNDICE B).

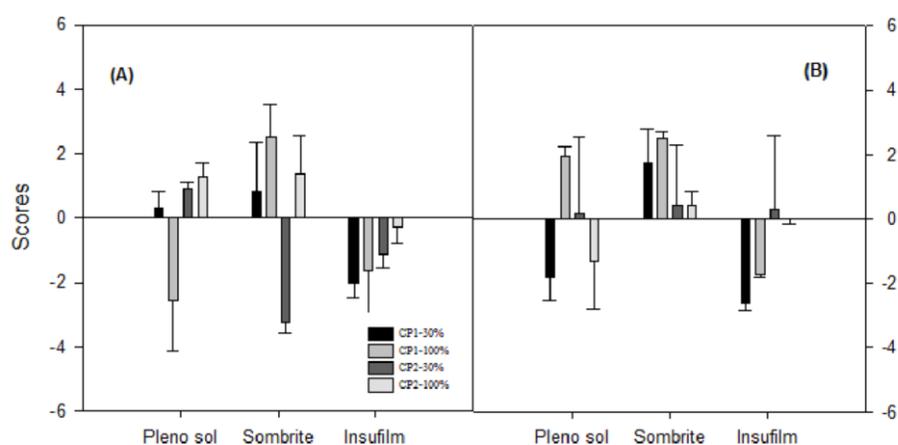


Figura 2 A primeira (CP-1) e a segunda (CP-2) componente principal com base nas características fisiológicas de *T. serratifolia* em duas condições de disponibilidade de água (30% e 100% da capacidade de campo) e nos três ambientes da casa de vegetação (Pleno sol, Sombrite e Insufilm). (A) 30 dias após o tratamento (B) 60 dias após o tratamento.

Tabela 1 Autovalores das variáveis fisiológicas contribuintes para a CP-1 e CP-2 para *T. serratifolia* aos 30 e aos 60 dias após imposição das condições de disponibilidade hídrica

30 DIAS				60 DIAS			
CP-1		CP-2		CP-1		CP-2	
Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor
SOD	0,314	FSII-D	0,288	G	0,446	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	0,366
MDA	0,265	ETR	0,288	A	0,438	MDA	0,332
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	0,263	CAT	0,224	E	0,419	AsA	0,135
AsA	0,259	qp	0,202	SOD	0,359	SOD	0,119
NPQ	0,194	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	0,103	CAT	0,281	A	0,001
CAT	0,155	qn	-0,083	AsA	0,280	g	-0,049
qn	0,075	A	-0,162	MDA	0,235	CAT	-0,085
APX	0,044	E	-0,181	Qp	0,170	E	-0,102
FSII-D	0,038	g	-0,197	Qn	0,154	NPQ	-0,209
ETR	0,035	NPQ	-0,199	Ci	0,122	ci	-0,228
qp	-0,164	ci	-0,213	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	0,097	qn	-0,241
A	-0,359	SOD	-0,262	APX	0,032	APX	-0,265
ci	-0,365	AsA	-0,357	FSII-D	0,007	qp	-0,310
g	-0,398	MDA	-0,376	ETR	0,005	ETR	-0,434
E	-0,418	APX	-0,453	NPQ	-0,118	FSII-D	-0,442

SOD- dismutase do superóxido, MDA- malondialdeído, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> – peróxido de hidrogênio, AsA- ácido ascórbico, NPQ- extinção não fotoquímica, CAT- catalase, qn- *quenching* não fotoquímico, APX- peroxidase do ascorbato, FSII-D- eficiência fotoquímica do fotossistema II diurno, ETR- taxa relativa de transporte de elétrons, qp- *quenching* fotoquímico, A- fotossíntese líquida, ci- carbono interno, g- condutância estomática, E- transpiração

O comportamento dos indivíduos de *Zeyheria montana* nas diferentes condições estudadas aos trinta dias após a imposição das diferentes condições de disponibilidade hídrica pode ser explicado, de forma geral, por correlação positiva da CP-1 (que explicou 28,6% da variância) com as variáveis de trocas gasosas e negativa com as atividades da CAT e da APX e com variáveis do processo fotoquímico (Figura 3A e Tabela 2). E pela CP-2 (que explicou 19,8%

da variância), que apresentou correlação positiva com as variáveis de trocas gasosas e do sistema antioxidante e negativa com as do processo fotoquímico.

As plantas em PS, quando submetidas à baixa disponibilidade hídrica, aumentaram a correlação entre as variáveis, apresentando baixos valores de trocas gasosas (CP-1) e alta atividade do sistema antioxidante (CP-1 e CP-2) (Tabela 2). Com o aumento da disponibilidade hídrica, ocorreu redução bastante acentuada da correlação entre as variáveis fisiológicas, com comportamento mais relacionado ao processo fotoquímico. Quando as plantas estão em S, observou-se que em menor disponibilidade hídrica há redução das trocas gasosas (CP-1) APÊNDICE A e o comportamento das plantas foi mais dependente dos processos fotoquímicos (CP-2) (Figura 3A). Já nas plantas em I, independente da disponibilidade hídrica, observou-se maior influência das trocas gasosas (CP-1) e do sistema antioxidante (CP-2) na definição das respostas fisiológicas (Figura 3A).

As diferentes condições hídricas e de radiação, impostas às plantas de *Z. montana* até os 60 dias, indicaram que as variáveis que mais influenciaram para CP-1 (que explicou 31,8% da variância) foram do sistema antioxidante com uma correlação negativa com a componente. Já para a CP-2 (que explicou 19,2% da variância) as variáveis de maior contribuição foram as relacionadas ao processo fotoquímico, em uma correlação positiva com essa componente (Figura 3B e Tabela 2). Em geral, as plantas em PS, independente da disponibilidade hídrica, apresentaram maior fotossíntese e condutância estomática, bem como atividade do sistema antioxidante (CP-1) e das variáveis do processo fotoquímico (CP-2). Já o comportamento das plantas em S, independente da disponibilidade hídrica, apresentou elevada dependência das respostas fotoquímicas. Para as plantas em I, houve diferença dos comportamentos de acordo com a disponibilidade hídrica e as plantas em restrição hídrica apresentaram maiores valores de fotossíntese e condutância estomática (CP-1), bem como maior atividade antioxidante (CP-1 e

CP-2), enquanto as plantas em maior disponibilidade hídrica apresentaram respostas mais relacionadas aos processos fotoquímicos (Figura 3B) (APÊNDICE B).

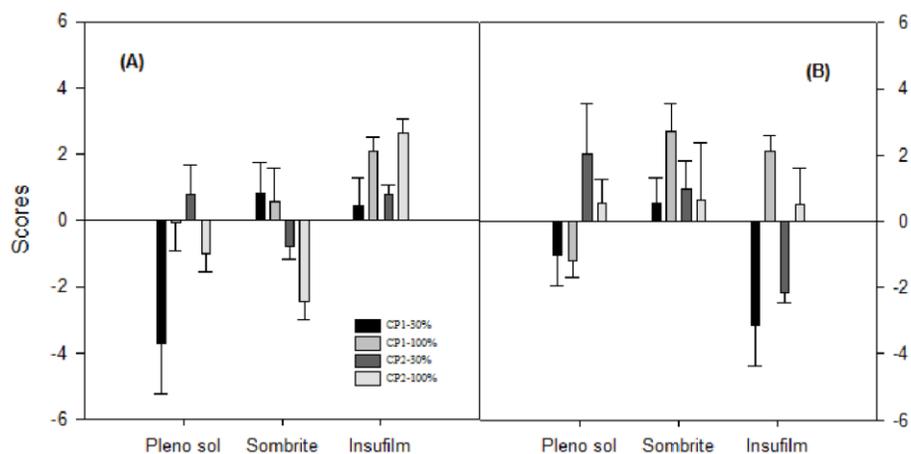


Figura 3 A primeira (CP-1) e a segunda (CP-2) componente principal com base nas características fisiológicas de *Z. montana* em duas condições de disponibilidade de água (30% e 100% da capacidade de campo) e nos três ambientes da casa de vegetação (Pleno sol, Sombrite e Insufilm). (A) 30 dias após o tratamento (B) 60 dias após o tratamento

Tabela 2 Autovalores das variáveis fisiológicas contribuintes para a CP-1 e CP-2 para *Z. montana* aos 30 e aos 60 dias após imposição das condições de disponibilidade hídrica

30 DIAS				60 DIAS			
CP-1		CP-2		CP-1		CP-2	
Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor
A	0,415	APX	0,378	E	0,399	FSII-D	0,389
E	0,389	PH	0,283	qn	0,298	ETR	0,379
G	0,376	MDA	0,264	SOD	0,287	PH	0,346
AsA	0,332	ci	0,255	PH	0,012	qp	0,314
NPQ	0,242	g	0,186	qp	-0,002	NPQ	0,297
PH	0,175	E	0,178	NPQ	-0,08	A	0,271
MDA	0,128	qn	0,14	CAT	-0,135	CAT	0,246
FSII-D	0,124	CAT	0,115	ci	-0,151	SOD	0,146
ETR	0,116	A	0,065	MDA	-0,167	qn	0,132
SOD	0,112	SOD	0,008	FSII-D	-0,198	E	0,021
Ci	-0,037	AsA	-0,1	ETR	-0,201	MDA	0,005
APX	-0,138	NPQ	-0,149	A	-0,307	APX	-0,008
Qp	-0,273	qp	-0,257	AsA	-0,341	g	-0,119
Qn	-0,297	ETR	-0,428	APX	-0,355	AsA	-0,265
CAT	-0,307	FSII-D	-0,507	g	-0,421	ci	-0,376

SOD- dismutase do superóxido, MDA- malondialdeído, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> – peróxido de hidrogênio, AsA- ácido ascórbico, NPQ- extinção não fotoquímica, CAT- catalase, qn- *quenching* não fotoquímico, APX- peroxidase do ascorbato, FSII-D- eficiência fotoquímica do fotossistema II diurno, ETR- taxa relativa de transporte de elétrons, qp- *quenching* fotoquímico, A- fotossíntese líquida, ci- carbono interno, g- condutância estomática, E- transpiração

Para *Pimenta pseudocaryophyllus*, 29,7% da variância do comportamento fisiológico aos 30 dias após indução das condições de disponibilidade de água foi explicada pela CP-1, que foi correlacionada positivamente às quase todas as variáveis estudadas, mas mais intensamente às de trocas gasosas (Tabela 3). A CP-2 explicou 21,1% da variância dos dados,

com maior peso das variáveis de sistema antioxidante, que apresentaram também uma correlação positiva com a componente.

As plantas de *P. pseudocaryophyllus* em ambiente PS e S apresentaram comportamento muito semelhante. As diferentes condições de disponibilidade hídrica não modificaram o grau de correlação entre as variáveis fisiológicas, com forte dependência das variáveis de trocas gasosas, e à baixa correlação com o sistema antioxidante, exibidas tanto pela CP-1 (para menor disponibilidade hídrica) quanto pela CP-2 (para maior disponibilidade hídrica) (Figura 4A). Quando em I o comportamento é diverso em relação à disponibilidade hídrica, onde foi observado aumento na correlação das variáveis do sistema antioxidante em menor disponibilidade hídrica. E com aumento na quantidade de água o comportamento é igual às plantas expostas a pleno sol e S (Figura 4A).

O comportamento de *P. pseudocaryophyllus*, aos 60 dias após a exposição a diferentes condições de disponibilidade hídrica, foi explicado na CP-1 (33,9% da variância) onde as variáveis de maior contribuição A, gs, E e AsA, todas com correlação positiva com a componente; e na CP2 (22,1% da variância), que teve como variáveis de maior contribuição Ci, NPQ, FSII-D, ETR e qN, com correlação negativa para variável (Tabela 3).

Em PS as plantas apresentaram aumento na correlação das variáveis fisiológica em menor disponibilidade de água, dependendo do sistema antioxidante para essas condições, com pequena correlação das variáveis de trocas gasosas em maior disponibilidade hídrica. Nas plantas em S, independente da condição hídrica, existe elevada dependência das variáveis de trocas gasosas assim como do AsA (evidente pela CP-1) e das variáveis do processo fotoquímico (evidente pela CP-2). Comportamento inverso foi observado para as plantas em I (Figura 4).

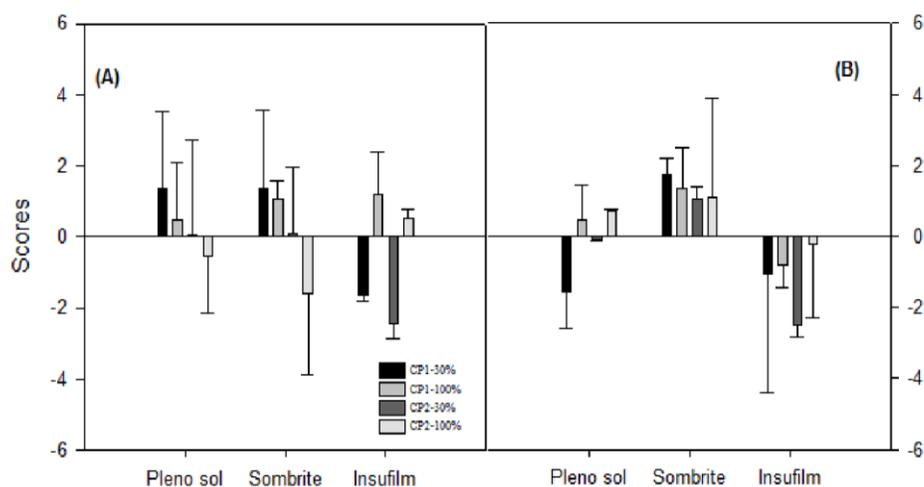


Figura 4 A primeira (CP-1) e a segunda (CP-2) componente principal com base nas características fisiológicas de *P. pseudocaryophyllus* em duas condições de disponibilidade de água (30% e 100% da capacidade de campo) e nos três ambientes da casa de vegetação (Pleno sol, Sombrite e Insufilm). (A) 30 dias após o tratamento (B) 60 dias após o tratamento

Tabela 3 Autovalores das variáveis fisiológicas contribuintes para a CP-1 e CP-2 para *P. pseudocaryophyllus* aos 30 e aos 60 dias após imposição das condições de disponibilidade hídrica

30 DIAS				60 DIAS			
CP-1		CP-2		CP-1		CP-2	
Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor
E	0,437	CAT	0,426	AsA	0,384	NPQ	0,402
g	0,43	AsA	0,41	E	0,379	FSII-D	0,378
ci	0,417	MDA	0,367	g	0,369	ETR	0,373
A	0,407	SOD	0,357	A	0,362	qn	0,349
NPQ	0,299	APX	0,347	PH	0,261	A	0,195
qn	0,219	FSII-D	0,262	ETR	0,231	qp	0,146
PH	0,217	ETR	0,26	FSII-D	0,208	CAT	0,108
ETR	0,152	NPQ	0,188	APX	0,2	SOD	0,054

"Tabela 3, conclusão"

30 DIAS				60 DIAS			
CP-1		CP-2		CP-1		CP-2	
Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor
FSII-D	0,144	qn	0,138	NPQ	0,152	PH	-0,027
APX	0,117	PH	0,088	CAT	0,105	AsA	-0,084
qp	0,11	qp	0,043	MDA	0,005	MDA	-0,085
AsA	0,081	ci	-0,096	ci	-0,082	E	-0,134
SOD	0,075	g	-0,127	qn	-0,194	g	-0,159
MDA	-0,041	E	-0,133	SOD	-0,219	APX	-0,333
CAT	-0,128	A	-0,162	qp	-0,331	ci	-0,437

SOD- dismutase do superóxido, MDA- malondialdeído, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> – peróxido de hidrogênio, AsA- ácido ascórbico, NPQ- extinção não fotoquímica, CAT- catalase, qn- *quenching* não fotoquímico, APX- peroxidase do ascorbato, FSII-D- eficiência fotoquímica do fotossistema II diurno, ETR- taxa relativa de transporte de elétrons, qp- *quenching* fotoquímico, A- fotossíntese líquida, ci- carbono interno, g- condutância estomática, E- transpiração

O comportamento dos indivíduos de *Machaerium opacum*, nas diferentes condições hídricas e de radiação aos trinta dias, foi explicado pelas componentes CP-1 (33,5%) e CP-2 (21,5%). As variáveis de trocas gasosas e do processo fotoquímico foram as que mais contribuíram com a CP-1, com correlação positiva das variáveis de trocas gasosas e negativa das de fotoquímica em relação à componente. Já as variáveis relacionadas ao sistema antioxidante foram as de maior importância na definição da CP-2, todas com correlação positiva (Tabela 4).

Em geral, observou-se que a menor disponibilidade hídrica, independente do ambiente radiativo, causou aumento das trocas gasosas (CP-1) e da atividade antioxidante das plantas (CP2), especialmente em PS e S (Figura 5A). Já a maior disponibilidade hídrica reduziu as trocas gasosas (CP-1) e elevou a atividade do sistema antioxidante (CP-2) em plantas em PS e reduziu as

trocas gasosas (CP-1) e reduziu e a atividade antioxidante (CP-2) em S e I (APÊNDICE A).

Nos 60 dias a variância dos dados foi explicada em 37,4% pela CP-1 e em 23,4% pela CP-2 e as variáveis de maior peso para a CP-1 as trocas gasosas, com correlação positiva para essa componente. E para a CP-2 as variáveis de maior contribuição foram as referentes ao sistema antioxidante, também com correlação positiva com a componente.

As plantas de *M. opacum* apresentaram o mesmo comportamento em todas as condições estudadas, apresentando maior dependência das trocas gasosas (CP-1) e dos sistemas antioxidante (CP-2), quando estão em maior disponibilidade de água e comportamento inverso, em restrição da disponibilidade hídrica (Figura 5B). Mostra que, independente do ambiente de radiação, mas com boa disponibilidade hídrica, a *Machaerium opacum* é capaz de ajustar o seu comportamento fisiológico para sua sobrevivência.

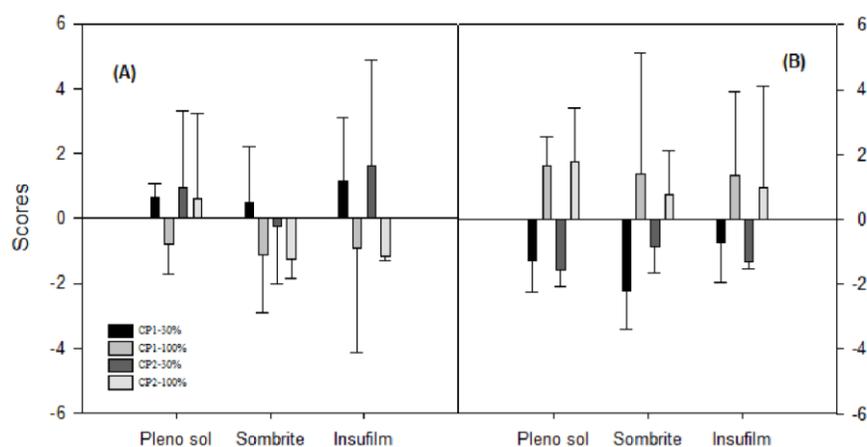


Figura 5 A primeira (CP-1) e a segunda (CP-2) componente principal com base nas características fisiológicas de *Machaerium opacum* em duas condições de disponibilidade de água (30% e 100% da capacidade de campo) e nos três ambientes da casa de vegetação (Pleno sol, Sombrite e Insufilm). (A) 30 dias após o tratamento (B) 60 dias

Tabela 4 A Autovalores das variáveis fisiológicas contribuintes para a CP-1 e CP-2 para *Machaerium opacum* aos 30 e aos 60 dias após imposição das condições de disponibilidade hídrica

30 DIAS				60 DIAS			
CP-1		CP-2		CP-1		CP-2	
Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor	Variável	Autovalor
E	0,385	SOD	0,526	g	0,402	APX	0,473
A	0,379	MDA	0,479	E	0,4	PH	0,423
g	0,371	AsA	0,405	A	0,387	qp	0,415
ci	0,123	CAT	0,325	ETR	0,369	AsA	0,295
PH	0,103	ci	0,276	FSII-D	0,366	CAT	0,263
SOD	0,003	APX	0,258	NPQ	0,283	qn	0,261
MDA	-0,057	PH	0,187	MDA	0,262	A	0,095
AsA	-0,124	g	0,137	CAT	0,219	MDA	0,042
qp	-0,21	E	0,132	AsA	0,16	FSII-D	0,007
CAT	-0,229	A	0,032	qn	0,103	SOD	-0,017
APX	-0,249	qn	0,015	ci	0,082	ETR	-0,021
ETR	-0,272	FSII-D	-0,04	qp	0,05	E	-0,06
FSII,-D	-0,294	ETR	-0,043	SOD	0,031	g	-0,062
NPQ	-0,303	qp	-0,045	PH	-0,063	NPQ	-0,118
qn	-0,339	NPQ	-0,066	APX	-0,11	ci	-0,41

SOD- dismutase do superóxido, MDA- malondialdeído,  $H_2O_2$  – peróxido de hidrogênio, AsA- ácido ascórbico, NPQ- extinção não fotoquímica, CAT- catalase, qn- *quenching* não fotoquímico, APX- peroxidase do ascorbato, FSII-D- eficiência fotoquímica do fotossistema II diurno, ETR- taxa relativa de transporte de elétrons, qp- *quenching* fotoquímico, A- fotossíntese líquida, ci- carbono interno, g- condutância estomática, E- transpiração

De acordo com os resultados apresentados, a espécie *T. serratifolia*, quando submetida a diferentes condições de disponibilidade de radiação e baixa disponibilidade hídrica, reduz a taxa fotossintética líquida (A) e condutância estomática (gs), ao mesmo tempo que tenta ajustar os processos fotoquímicos e sistema antioxidante, indicando o quanto os elementos da rede de respostas fisiológicas estão fortemente ligados e relacionados para manter a estabilidade do sistema que, aos 30 dias após a imposição do déficit hídrico, mostrou-se bastante sensível à disponibilidade hídrica e menos influenciado pela radiação.

Isso pode ser em virtude do fato de que as plantas cresceram nas condições luminosas e, apenas mais tarde, houve imposição da condição hídrica e, mesmo após 30 dias, as plantas ainda estavam em processo de aclimação a essa nova condição.

O ambiente com insuflm (I) foi criado para simular um sub-bosque, para que seja possível avaliar o comportamento das espécies em apenas 25% de radiação, assim não era de se esperar que o comportamento de *T. serratifolia*, quando exposto a esse ambiente, fosse positivo para as trocas gasosas, apresentando maiores valores, assim como do sistema antioxidante independente da condição hídrica em que se encontra. Indica que a baixa radiação não é um fator limitante, e que as plantas sombreadas parecem ser capazes de maximizar a utilização dos feixes de luz, isso em decorrência da maior concentração de clorofila, mesmo com menores concentrações de Ribulose-1,5-Bifosfato Carboxilase Oxigenase (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2013) e que a maior disponibilidade de água nos ambientes foram favoráveis para manter os estômatos abertos e o aumento da atividade antioxidante pode ter tido um papel importante na aclimação e no melhor desempenho fotossintético, assim o aparato enzimático se mostra preparado para tal condição.

Pode-se perceber que *T. serratifolia*, até os sessenta dias, consegue ajustar sua rede de respostas fisiológicas de forma a controlar as trocas gasosas e processos fotoquímicos em diferentes disponibilidades hídricas, nos ambientes a pleno sol e insuflm. Pois, em áreas abertas, se o aparelho fotossintético não for controlado, pode vir a ocorrer fotoinativação dos fotossistemas, implicando geração de espécies reativas de oxigênio. Já, em ambiente mais sombreado, as plantas apresentaram redução das trocas gasosas e pouca correlação com o sistema antioxidante, essa redução pode ter sido influenciada pela redução da radiação incidente nos comprimentos de onda utilizados pela fotossíntese.

A *Zeyheria montana* é representante de fitofisionomia savânica, onde a baixa disponibilidade hídrica é um fator limitante para essas espécies, assim a *Zeyheria montana*, aos trinta dias após a submissão dos tratamentos hídricos, apresentou baixos valores de trocas gasosas; no ambiente a pleno sol, que foi, provavelmente, em virtude de menor disponibilidade hídrica, ocasionando fechamento estomático, para evitar a perda excessiva de água, provendo adaptação a essa condição (SARIJEVA; KNAPP; LICHTENTHALER, 2007). A redução nos valores de eficiência fotoquímica do fotossistema II (*FSII-D*) e na taxa de transporte de elétrons (*ETR*) pode ser considerada um indicativo de estresse ao sistema fotossintético, onde a fotoinibição é um processo fisiológico caracterizado pela redução lenta da fotossíntese como resultado a exposição à luz solar, fato esse encontrado nas plantas de *Zeyheria montana*, de ambiente com sombrite, em consequência da redução nas trocas gasosas, principalmente, na taxa fotossintética líquida (*A*). Mas, a fotoinibição da fotossíntese pode ser encarada como uma estratégia de aclimação do FSII, traduzindo-se em proteção contra níveis de luz potencialmente injuriosos. É interessante notar que, sob tratamento com insufilm, ocorreu aumento na atividade do sistema antioxidante, independente da disponibilidade hídrica, que mostra que a proteção contra danos oxidativos pode ocorrer a expensas de aumento na dissipação da energia, por meio da via do metabolismo das EROs, em função da maior atividade do sistema antioxidante, mostrando uma estratégia de aclimação.

As diferentes condições impostas até os 60 dias mostram que as plantas de *Z. montana*, exposta ao ambiente com insufilm, com restrição hídrica, apresentaram maiores valores de condutância estomática e taxa fotossíntese líquida, bem como maior atividade antioxidante, mostrando que, ao longo do tempo, as plantas se mostraram aclimatadas a essa condição, e assim, capaz de aumentar as taxas de fotossíntese líquida, comprovando a estratégia de aumentar a atividade do sistema antioxidante como um forte protetor em situações

adversas. Ao que tudo indica, o ambiente com sombrite não foi o mais adequado para *Zeyheria montana*, em razão da dependência persistente dos processos fotoquímicos mantendo, assim, sob fotoinibição. Um fato importante de ser ressaltado é a suscetibilidade à fotoinibição que depende, principalmente da espécie, pois a aclimação a um determinado ambiente é inerente em todas as espécies. Já, em pleno sol, os indivíduos conseguiram ajustar as respostas fisiológicas, indicando ser bastante plástica para essa condição de forma a controlar as trocas gasosas independente da disponibilidade hídrica, além da alta relação com o sistema antioxidante que mantém o equilíbrio entre produção e redução de espécies reativas de oxigênio, além de eficiente mecanismo de dissipação de energia, via reação de Mehler ou via consumo de NADPH (ORT; BAKER, 2002).

De modo geral, as espécies das formações florestais apresentam baixa plasticidade em condições de alta luminosidade, o que poderia indicar que essas espécies não são adequadas para se estabelecerem em áreas savânicas (HOFFMANN, 2003). Para entender se esse comportamento é possível ou não, utilizou-se como representante dessa fitofisionomia as espécies *Pimenta pseudocaryophyllus* e *Machaerium opacum* exposta a diferentes condições hídrica e de radiação.

E observou-se que, em pleno sol e em sombrite, a espécie *Pimenta pseudocaryophyllus* apresentou comportamento semelhante, independente da condição hídrica, em relação às trocas gasosas, e baixa correlação com o sistema antioxidante, o que indica maior aclimação a esses ambientes. O que não foi observado em ambiente com insuflm, quando está submetida à menor disponibilidade hídrica, fazendo com que essa espécie necessitasse do sistema antioxidante principalmente da enzima catalase (CAT), em virtude de sua contribuição para esse comportamento. Pois, sob essa condição, a probabilidade de ocorrer desequilíbrio no metabolismo celular é alta, induzida pelas espécies

reativas de oxigênio, principalmente o peróxido de hidrogênio que se encontra em altas concentrações em plantas sob esse ambiente. Portanto a CAT é uma das principais enzimas na eliminação do peróxido de hidrogênio gerado durante a fotorrespiração e a  $\beta$ -oxidação dos ácidos graxos. Atua nos peroxissomos e glioxissomos e pode ser encontrada também em mitocôndrias, convertendo duas moléculas de peróxido de hidrogênio em água (DUBEY, 2011).

Já aos 60 dias a dependência do sistema antioxidante em pleno sol sob baixa disponibilidade hídrica, pode ser um indicativo para manter a homeostase, já que, segundo Breusegem et al. (2001), o aumento do peróxido de hidrogênio pode ter como função a sinalização para induzir o sistema antioxidante assim como a redução na condutância estomática e taxas de fotossíntese, mantendo a homeostase e a aclimação nesse ambiente. Nas plantas em sombrite a dependência do ácido ascórbico (AsA) está relacionado as trocas gasosas, principalmente, ao fechamento estomático, pois esse antioxidante é fundamental na limpeza do peróxido de hidrogênio que, junto ao ácido abscísico (ABA), são considerados sinalizadores para o fechamento estomático, e assim mudanças no estado redox do ácido ascórbico, pode alterar o movimento estomático, induzir a abertura (ZHENG et al., 2010) e, assim, manter a assimilação de carbono e consequente a transpiração.

O comportamento dos indivíduos de *Machaerium opacum*, para todos os ambientes, foi muito semelhante e, independente do ambiente radiativo, as plantas sob menor disponibilidade hídrica apresentaram aumento das trocas gasosas, indicando que a intensidade luminosa e a baixa quantidade de água no solo, não são fatores limitantes para essa espécie. É provável que esse tipo de resposta seja em razão de um maior investimento em aparato fotossintético, como um aumento na qualidade da RUBISCO, assim como dos cloroplastos, além de ajustes na área específica foliar (ROSSATTO et al., 2010). Também foi observado que em pleno sol e sombrite, em decorrência de maior intensidade da

radiação, ocorre maior excitação dos fotossistemas e, conseqüentemente, desequilíbrio no metabolismo celular, em virtude da baixa eficiência na dissipação do excesso de energia, assim, deixando a planta suscetível à maior produção de espécies reativas de oxigênio (PEREIRA, 2012). O que conduz o equilíbrio dessa situação é o desenvolvimento de mecanismos de defesa enzimático e não enzimático capaz de neutralizar a citotoxicidade das EROs, começando com uma cascata enzimática, mas que envolve também componentes não enzimáticos como o ascorbato (AsA). Tais antioxidantes podem evitar a formação de radicais livres, sequestrá-los ou promover sua degradação, prevenindo a ocorrência de danos às células das plantas (SERKEDJIEVA, 2011). Já, a maior disponibilidade hídrica reduziu as trocas gasosas e elevou o sistema antioxidante, o que tudo indica que essa redução nas trocas gasosas seja relacionada à redução na condutância estomática, que nessa situação é por causa da maior quantidade de água. Pois plantas sob condições de alagamento, a primeira resposta é a redução na condutância estomática (ASHRAF et al., 2011). Tal fato ocorre em razão do aumento do nível de ABA, que desencadeia um processo de sinalização para o fechamento dos estômatos (VEAL; DAY; MORGAN, 2007). A extensão de estresse oxidativo nas células foi determinada pela atividade das enzimas antioxidantes, cuja atividade da enzima CAT foi mais ativa no ambiente a pleno sol, onde também apresentaram altos valores de peróxido de hidrogênio, assim como na produção de malondialdeído (MDA).

Nos 60 dias, o comportamento mostra que, independentemente da quantidade de radiação, a disponibilidade hídrica tem forte influência sobre essas espécies. Pois sob condições de baixa disponibilidade de água, a dependência do sistema antioxidante e trocas gasosas, mesmo que baixa, o comportamento das plantas foi de fechar seus estomáticos, gerando decréscimo na assimilação do CO<sub>2</sub>, que pode levar a limitações em componentes não estomáticos, como danos no centro de reação do fotossistema II. E este dano

pode ser medido pela produção e acúmulo de espécies reativas de oxigênio, que leva a extensos danos às membranas, desencadeando processos peroxidativos, com perda de eletrólitos pela célula (QUEIROZ; GARCIA; LEMOS FILHO, 2002), que parece ser revertido somente após a reidratação, mostrando a dependência de água por essa espécie para manter sua sobrevivência.

## 5 CONCLUSÕES

As características observadas permitem afirmar que as espécies típicas de formação campestre, como *T. serratifolia* enfrentam de melhor forma a menor disponibilidade de água e alta radiação, por outro lado, maior restrição de luz, ao longo do desenvolvimento, pode ser um fator limitante. Já, a espécie *Z. montana* é capaz de adaptar-se a ambientes de sub-bosque, em sua fase inicial, mesmo sendo de ambientes abertos. A espécie exibe plasticidade fenotípica, analisando as suas variações fisiológicas, quando submetidas a ambientes diferentes dos quais é encontrada habitualmente e ainda assim apresenta melhores resultados para as variáveis fisiológicas analisadas. A espécie *P. pseudocaryophyllus* em comportamento tipicamente florestal de modo que é melhor adaptada a condições de que possibilitam alta disponibilidade de água e maior sombreamento. Alguns indivíduos conseguiram obter bons resultados mesmo em ambiente de pleno sol, que reproduz savanas abertas. E, quando exposta em ambientes como sub-bosque, é preciso que ocorra eficiência do sistema antioxidante para as condições de menor disponibilidade hídrica, entretanto, é provável que a espécie estudada não apresente plasticidade suficiente para conseguir sobreviver nesses tipos de ambientes em condições naturais. A *M. opacum*, além de apresentar um bom desempenho em ambientes a pleno sol, também apresenta um desempenho satisfatório em I, o qual se assemelha a um ambiente natural de sub-bosque. Ao que tudo indica, essa espécie não é afetada pela radiação e, sim, pela baixa disponibilidade hídrica, o que faz necessário que apresente estratégias de economia de água, assim, concomitante as características de maior eficiência de captura e uso do recurso luminoso, permitindo que esta espécie seja uma das mais hábeis para enfrentar as mudanças climáticas globais.

## REFERÊNCIAS

ADAMSKI, J. M. **Resposta morfofisiológicas de *Ipomea batatas* L. em função da concentração de ferro.** 2011. 62 p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2011.

ALMEIDA, E. R. et al. Ação anti inflamatória de lapachol. **Jornal de Etnofarmacologia**, São Paulo, v. 29, n. 2, p. 239-241, maio 1990.

ARAKAWA, N. et al. A rapid and sensitive method for the determination of ascorbic acid using 4,7-diphenyl-1,10-phenanthroline. **Agricultural and Biological Chemistry**, Tokyo, v. 45, n. 5, p. 1289-1290, May 1981.

ASHRAF, M. A. et al. Alleviation of waterlogging stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) by exogenous application of potassium in soil and as a foliar spray. **Crop Pasture Science**, Victoria, v. 62, n. 1, p. 25-38, Mar. 2011.

BARROS, F. D. V. et al. Plasticidade fenotípica à luz de duas árvores congêneras de habitats contrastantes: mata Atlântica brasileira *contra* Cerrado (savana). **Biologia Vegetal**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 1, p. 208-215, maio 2012.

BIEMELT, S.; KEETMAN, U.; ALBRECHT, G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v. 116, p. 651-658, Feb. 1998.

BREUSEGEM, F. et al. The role of active oxygen species in plant signal transduction. **Plant Science**, Clare, v. 161, p. 405-414, Aug. 2001.

BUEGE, J. A.; AUST, S. D. Microsomal lipid peroxidation. **Methods in Enzymology**, San Diego, v. 52, p. 302-310, Feb. 1978.

BUSTAMANTE, M. M. C. et al. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 72, n. 3, p. 655-671, Aug. 2012.

CANDAN, N.; TARHAN, L. Relationship among chlorophyll-carotenoid content, antioxidante enzyme activities and lipid peroxidation levels by Mg<sup>2+</sup> deficiency in the *Menthapulegium* leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 41, p. 35-40, Jan. 2003.

CARVALHO, M. H. C. de. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. **Plant Signaling & Behavior**, Georgetown, v. 3, n. 3, p. 156-165, 2008.

DUBEY, R. S. Metal toxicity oxidative stress and antioxidative defense system in plants. In: GUPTA, S. D. (Ed.). **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science, 2011. chap. 9, p. 178-203.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Cerrado sentido restrito**. Brasília, 2008. Disponível em: <[http://www.agencia.cnptia.embrapa.br/Agencia16/AG01/arvore/AG01\\_52\\_911200585234.html](http://www.agencia.cnptia.embrapa.br/Agencia16/AG01/arvore/AG01_52_911200585234.html)>. Acesso em: 10 mar. 2015.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; LEITÃO FILHO, H. F. Gaps of deciduousness: cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 6, n. 2, p. 280-284, Mar./Apr. 2009.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxidedismutases: I. occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 59, p. 309-314, 1977.

GOTSCH, S. G. et al. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of cooccurring savanna and forest trees. **Oecologia**, Berlin, v. 163, n. 2, p. 291-301, Jan. 2010.

GOULART, M. F. et al. Which extent is plasticity to light involved in the ecotypic differentiation of a tree species from savanna and forest? **Biotropica**, Washington, v. 43, n. 6, p. 695-703, Nov. 2011.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 84, p. 450-455, 1987.

HOFFMANN, W. A. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 91, n. 3, p. 475-484, June 2003.

KOEHN, A. C. et al. Dynamic phenotypic plasticity in photosynthesis and biomass patterns in Douglas-Fir seedlings. **Rocky Mountain Research Station**, Fort Collins, v. 79, n. 1, p. 1-14, May 2010.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. 3<sup>rd</sup>ed. New York: Springer-Verlag, 2003. 506 p.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 1992. 368 p.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 2009. 384 p.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002. v. 2, 368 p.

MACIEL, M. N. M. et al. Efeitos da radiação solar na dinâmica de uma floresta. **Revista Ciências Exatas e Naturais**, Guarapuava, v. 4, n. 1, p. 101-114, jan./jun. 2002.

MALAVOLTA, E. **Manual de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 2006. 638 p.

MARTINEZ, C. A. et al. Differential responses of superoxide dismutase in freezing resistant *Solanum tuberosum* subjected to oxidative and water stress. **Plant Science**, East Park Shannom, v. 160, p. 505-515, Feb. 2001.

MEDEIROS, J. D. **Guia de campo**: vegetação do Cerrado 500 espécies. Brasília: MMA/SBF, 2011. 532 p.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, Ames, v. 7, n. 9, p. 405-410, Sept. 2002.

MITTLER, R. et al. Reactive oxygen gene network of plants. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 9, n. 10, p. 490-498, Oct. 2004.

MYERS, N. et al. Hotspots de biodiversidade para as prioridades de conservação. **Nature**, London, v. 403, n. 1, p. 853-858, Feb. 2000.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**, Oxford, v. 22, n. 5, p. 867-880, 1981.

NOVOPLANSKY, A. Developmental plasticity in plants implications of non-cognitive behavior. **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v. 166, n. 3, p. 189-211, Sept. 2002.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 26, n. 4, p. 505-512, Apr. 2003.

ORT, D. R.; BAKER, N. R. A photoprotective role for O<sub>2</sub> as an alternative electron sink in photosynthesis? **Current Opinion in Plant Biology**, Oxford, v. 5, n. 3, p. 193-198, June 2002.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Tolerância e efeitos da salinidade sobre as plantas: uma revisão. **Ecotoxicologia e Segurança Ambiental**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 3, p. 324-349, mar. 2005.

PEREIRA, B. C. Radicais livres: uma nova abordagem. **Revista Saúde Quântica**, Maringá, v. 1, n. 1, p. 35-48, jan./dez. 2012.

PIRES, M. F. **Comportamento fisiológico, anatômico e citométrico de Panicumaquaticum Poir. expostos a diferentes metais pesados**. 2012. 155 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

QUEIROZ, C. G. S.; GARCIA, Q. S.; LEMOS FILHO, J. P. Atividade fotossintética e peroxidação de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-deserto sob estresse hídrico e após reidratação. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 14, n. 1, p. 59-63, jan.2002.

RABELO, R. G. et al. Structural and ecophysiological adaptations to Forest gaps. **Trees**, Berlin, v. 27, n. 1, p. 259-272, Feb. 2013.

RATNAM, J. et al. When is a forest a savana, and why does it matter? **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 20, n. 5, p. 653-660, Sept. 2011.

RIBEIRO, C. W. **Análise funcional das isoformascitosólicas e peroxissomais de ascorbato peroxidase em Arroz (*Oryza sativa* L.)**. 2012. 166 p. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofitofisionomia do Bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. (Ed.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: EMBRAPA, 1998. p. 89-166.

RONQUIM, C. C.; PRADO, C. H. B. A.; SOUZA, J. P. Estabelecimento e crescimento de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* Mart. (Vochysiaceae) em área aberta e sombreada sob dossel florestal. **Scientia Florestalis**, Piracicaba, v. 41, n. 97, p. 121-130, mar. 2013.

ROSSATTO, D. R. et al. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, São Paulo, v. 24, n. 3, p. 640-647, jul./set. 2010.

ROSSATTO, D. R. et al. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 77, p. 259-266, Apr. 2012.

ROSSATTO, D. R.; HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C. Differences in growth patterns between co-occurring forest and saForest-atmosphere interactions savanna trees affect the forest-savanna boundary. **Functional Ecology**, Oxford, v. 23, n. 4, p. 689-698, Aug. 2009.

SANO, E. E. et al. Mapeamento da cobertura da terra da região tropical de savana no Brasil. **Monitoramento e Avaliação Ambiental**, Sorocaba, v. 166, n. 1/4, p. 113-124, jul.2010.

SARIJEVA, G.; KNAPP, M.; LICHTENTHALER, H. K. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Gingko* and *Fagus*. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 164, n. 7, p. 950-955, July 2007.

SCHLICHTING, C. D.; SMITH, H. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v. 166, n. 3, p. 189-211, Sept. 2002.

SERKEDJIEVA, J. Antioxidant effects of plant polyphenols: a case study of a polyphenol-rich extract from *Geranium sanguineum* L. In: GUPTA, S. D. (Ed.). **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science, 2011. chap. 13, p. 275-293.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, London, v. 2012, n. 1, p. 1-26, Feb. 2012.

SHIGEOKA, S. et al. Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 372, p. 1305-1319, 2002.

SILVA, L. C. R.; ANAND, M. Probing for the influence of atmospheric CO<sub>2</sub> and climate change on forest ecosystems across biomes. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 22, n. 1, p. 3-92, Jan. 2013.

SPANO, C. et al. *Anthemis maritima* L. in different coastal habitats: a tool to explore plant plasticity. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, London, v. 129, n. 1, p. 105-111, June 2013.

VALLADARES, V. F.; PEARCY, R. W. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem. California chaparral. **Oecologia**, Berlin, v. 114, n. 1, p. 1-10, Mar. 1998.

VEAL, E. A.; DAY, A. M.; MORGAN, B. A. Hydrogen peroxide sensing and signaling. **Molecular Cell**, Cambridge, v. 26, p. 1-14, Apr. 2007.

VELIKOVA, V.; YORDANOV, I.; EDREVA, A. Oxidative stress and some antioxidante systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. **Plant Science**, East Park Shannon, v. 151, n. 1, p. 59-66, Feb. 2000.

VIEIRA, T. O. et al. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob dias intensidades luminosas. **Vértices**, Campos dos Goytacazes, v. 13, n. 3, p. 129-142, 2012.

ZANANDREA, I. et al. Tolerance of *Sesbania virgata* plants to flooding. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 57, n. 8, p. 661-669, Feb. 2010.

ZHENG, Y. X. et al. Effects of water stress on photosynthetic activity, dry mass partitioning and some associated metabolic changes in four provenances of nem (*Azadirachta indica* A. Juss). **Photosynthetica**, Prague, v. 48, n. 3, p. 361-369, 2010.

## APÊNDICES

## APÊNDICE A - Valores das médias das variáveis referente ao comportamento das espécies aos 30 dias após a indução do tratamento.

Espécie	Variáveis	Ambientes					
		Pleno Sol		Sombrite		Insufilm	
		30%	100%	30%	100%	30%	100%
<i>M. opacum</i>	A	6,4ab	4,5ab	5,3ab	2,4b	9,6a	2,1b
	gs	0,10ab	0,02b	0,06b	0,02b	0,8ab	0,02b
	C <sub>i</sub>	260,6a	255,9a	238,2a	229,2a	287,1a	270,7a
	E	2,2ab	0,7b	1,5b	0,7b	4,1a	0,6b
	FSII-D	0,02c	0,02c	0,03bc	0,03bc	0,04ab	0,06a
	ETR	23,3c	55,1ab	33,6bc	38,8bc	43,5bc	71,6a
	qP	0,17ab	0,19ab	0,11b	0,28a	0,16b	0,17ab
	qN	0,61ab	0,61ab	0,65a	0,85a	0,39b	0,70a
	NPQ	0,22b	0,73a	0,62ab	0,56ab	0,20b	0,49ab
	APX	22,6b	20,0b	20,4b	38,6a	5,8c	22,9b
	CAT	1,53c	7,02a	1,74c	3,52bc	1,51c	5,25ab
	SOD	372,5a	355,2a	370,7a	368,7a	366,9a	383,3a
	MDA	11,4a	94,6a	10,7a	0,6a	20,6a	26,3a
	AsA	0,7ab	0,8ab	0,7ab	0,5b	0,5b	1,1a
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	20ab	25,5a	12,9b	2,30c	2,6c	2,1c	
<i>P. pseudocaryophyllus</i>	A	7,7a	5,5a	7,3a	5,5a	5,8a	5,2a
	gs	0,2a	0,1bc	0,2ab	0,09c	0,07c	0,08c
	C <sub>i</sub>	326,4a	275,8ab	305,9ab	246,7b	248,2b	271,1ab
	E	4,4a	2,2bc	4ab	2,1bc	1,9c	2,1c
	FSII-D	0,04a	0,05a	0,05a	0,05a	0,01a	0,05a
	ETR	41,2ab	57,7a	51,7ab	51,7ab	16,9b	56,4ab
	qP	0,2a	0,1ab	0,1b	0,1b	0,1ab	0,2a
	qN	0,6ab	0,4d	0,5bc	0,4cd	0,4cd	0,8a
	NPQ	0,3bc	0,2cd	0,6a	0,4bc	0,09d	0,5ab
	APX	22,6b	20b	20,4b	38,6a	5,8c	22,9b
	CAT	1,5c	1,5c	1,7c	3,5bc	7a	5,2ab
	SOD	372,5a	355,2a	370,7a	368,7a	366,9a	383,3a
	MDA	93,5a	139,2a	138,5a	139a	139,2a	139,2a
	AsA	0,7ab	0,8ab	0,7ab	0,5b	0,5b	1,1a
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	2,6c	20,5ab	12,9b	2,3c	25a	2,1c	

		Ambientes					
Espécie	Variáveis	Pleno Sol		Sombrite		Insufilm	
		30%	100%	30%	100%	30%	100%
<b>Z. montana</b>	A	2,4c	5,8abc	10,4ab	6,4abc	5,4bc	11,9a
	gs	0,03c	0,05bc	0,12ab	0,06bc	0,05bc	0,17a
	C <sub>i</sub>	21,6a	18,6a	21,8a	18,4a	20,4a	22,5a
	E	0,85c	1,35c	3,36ab	1,70bc	0,93c	4,45a
	FSII-D	0,05bc	0,1ab	0,07abc	0,02a	0,04bc	0,02c
	ETR	6,9b	15,7b	76,5a	19,7b	7b	4b
	qP	0,8a	0,52a	0,60a	0,18a	0,23a	0,05a
	qN	1,1a	0,79ab	1,0ab	0,59b	0,63ab	0,71ab
	NPQ	0,4c	1,1ab	1,4a	0,8bc	0,2abc	0,8bc
	APX	1,1a	0,9b	0,4b	0,01c	0,3bc	0,7b
	CAT	32,6a	7,7b	11,3b	5,8b	6,9b	8,9b
	SOD	4,2a	4,3a	3,2a	3,9a	3,4a	4,3a
	MDA	15,2bc	20,1ab	34,6a	3,9c	17,3ab	27,6ab
	AsA	0,1b	0,5a	0,3ab	0,2ab	0,1b	0,5a
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	4,8bc	2,08c	1,6c	7bc	58,4a	24,9b
<b>T. serratifolia</b>	A	7,2ab	9,4a	9,1ab	5,4b	8,3ab	8,01ab
	gs	0,05ab	0,1ab	0,04b	0,1a	0,07ab	0,09ab
	C <sub>i</sub>	155,7ab	215,5ab	219,5a	121,5b	216,1a	201b
	E	1,6a	2,7a	2,7a	1,2a	2,6a	2,2a
	FSII-D	0,09a	0,08ab	0,04bc	0,06abc	0,01c	0,01c
	ETR	14,1a	12,3a	6,6abc	9,5ab	1,7c	2,7bc
	qP	0,4ab	0,5a	0,1ab	0,1ab	0,02b	0,05ab
	qN	0,5a	0,5a	0,7a	0,5a	0,4a	0,7a
	NPQ	0,3a	0,3a	0,7a	0,6a	0,5a	0,7a
	APX	35,5b	30,5b	125a	35,8b	35,8b	17,9b
	CAT	0,09b	0,01ab	0,1±0,09	0,2ab	0,07b	0,1ab
	SOD	1,1ab	1,4ab	1,6ab	2,2a	0,8b	1,1b
	MDA	51b	33,2c	76,5a	49,8b	38,2bc	24,9c
	AsA	0,6a	0,3a	0,9a	0,5a	0,4a	0,2a
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	1,4b	3,4ab	2,2ab	5,2a	1,1b	2,6ab

**APÊNDICE B - Valores de média das variáveis correspondente ao comportamento das espécies aos 60 dias após a indução dos tratamentos**

Espécie	Variáveis	Ambientes					
		Pleno Sol		Sombrite		Insufilm	
		30%	100%	30%	100%	30%	100%
<i>Z. montana</i>	A	10,0a	9,2ab	7,5b	5,07c	8,2ab	3,1c
	gs	0,1c	0,1b	0,1d	0,07e	0,2a	0,05e
	C <sub>i</sub>	271,6b	248,4ab	226,9b	222b	281,2a	252,5ab
	E	2,01c	1,9c	2,5a	2,5a	1,8d	2,4b
	FSII-D	0,1a	0,1a	0,2a	0,1a	0,1a	0,1a
	ETR	22a	22,3a	19,2a	16,07a	17,1a	16,2a
	qP	0,08a	0,5a	0,6a	0,2a	0,09a	0,05a
	qN	1,1a	0,7a	1,01ab	0,5a	0,6b	0,7a
	NPQ	0,4a	1,1a	1,4a	0,8a	0,9a	0,8a
	APX	51,2ab	15,2c	25,7bc	9,9c	61,8a	9,04c
	CAT	14,3a	6,6bc	7,5abc	4,3c	10,5abc	11,3ab
	SOD	9,6ab	4,7b	10,3ab	10,3ab	5,3b	13,7a
	MDA	25ab	26,3a	18,9ab	19,8b	23,1ab	25,1ab
	AsA	0,1c	0,6bc	0,8b	0,1c	1,9a	0,2c
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	57,1b	24,4c	97,1a	16,4c	20,2c	30,9bc
<i>H. serratifolia</i>	A	6,2b	6,8a	3,4c	6,4ab	3,2c	4c
	gs	0,05c	0,12a	0,1a	0,1b	0,06c	0,07c
	C <sub>i</sub>	247,3ab	256,7ab	248,9bc	255,4ab	251,7ab	246,1b
	E	1,6c	3,4a	2,7b	2,7b	1,5c	1,78c
	FSII-D	0,09a	0,09a	0,09a	0,05a	0,07a	0,06a
	ETR	14a	15,2a	14,4a	8,6a	11,1a	10,5a
	qP	0,3a	1a	0,4a	0,2a	0,1a	0,1a
	qN	0,4a	0,5a	0,6a	0,7a	0,4a	0,7a
	NPQ	0,3a	0,1a	0,2a	0,4a	0,4a	0,5a
	APX	21,6b	16,8c	32,5a	25,4b	16,2c	12,7c
	CAT	0,3c	0,9ab	0,5b	1,3a	0,2b	0,6ab
	SOD	1,2b	1,9ab	1,9b	2,2a	0,9c	1,4b
	MDA	27,15b	25,5b	40,7a	38,3a	20,3bc	19,1c
	AsA	0,23b	0,54ab	0,35b	0,82a	0,17b	0,41b
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	3,9a	3,4a	5,88a	5,1a	2,9a	2,56a

Espécie	Variáveis	Ambientes					
		Pleno Sol		Sombrite		Insufilm	
		30%	100%	30%	100%	30%	100%
<b><i>M. opacum</i></b>	A	0,6c	9,1a	0,5c	3,3b	1,0c	8,0a
	gs	0,01d	0,1b	0,009e	0,02c	0,01d	0,2c
	C <sub>i</sub>	349,3a	323,3abc	308,5bc	207,5d	304c	343,5ab
	E	0,3e	3b	0,2f	0,6c	0,4d	4,7a
	FSII-D	0,02c	0,05ab	0,03bc	0,03bc	0,04abc	0,06a
	ETR	23,3c	55,1ab	33,6bc	38,8bc	43,5bc	71,6a
	qP	0,17ab	0,1b	0,1b	0,2a	0,1b	0,1±ab
	qN	0,6ab	0,6ab	0,6a	0,8a	0,3b	0,7a
	NPQ	0,2b	0,4ab	0,6ab	0,3ab	0,2b	0,8a
	APX	19,2b	19,4b	16,2b	38,3a	22,3b	14,6b
	CAT	0,1b	0,7a	0,1b	0,3b	0,1b	0,2b
	SOD	0,6a	0,6a	0,6a	0,6a	0,6a	0,6a
	MDA	11,4b	94,6a	10,7b	0,6b	20,6b	26,3b
	AsA	0,9ab	0,9ab	0,7b	1,1ab	0,8ab	1,4a
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	5,1b	8,4a	1,1c	7,5ab	6,5ab	0,09c	
<b><i>P. pseudocaryophyllus</i></b>	A	4,1b	7,3a	8,3a	8,9a	1,7c	4,7b
	gs	0,08b	0,08b	0,09bc	0,2a	0,05c	0,05c
	C <sub>i</sub>	319,8a	345,9a	244b	322,8a	267,5b	265,5b
	E	1,5d	1,7c	2b	3,8a	1,2e	1,4e
	FSII-D	0,04a	0,056a	0,05a	0,05a	0,01a	0,05a
	ETR	41,2ab	57,7a	51,7ab	51,7ab	16,9b	56,4ab
	qP	0,2a	0,1ab	0,1b	0,1b	0,1ab	0,2a
	qN	0,6ab	0,4d	0,5bc	0,4cd	0,4cd	0,8a
	NPQ	0,3bc	0,6a	0,2cd	0,4bc	0,09d	0,5ab
	APX	29,7b	25,9b	22,6b	49,3a	31,1b	16,2b
	CAT	0,09c	0,4a	0,09bc	0,2bc	0,08c	0,2b
	SOD	767,4a	520,6b	488,6b	540,8b	534,4b	596,6ab
	MDA	138,7a	139,2a	138,1a	135,7a	136,6a	137,1a
	AsA	0,9bc	1,1abc	1,3ab	1,7a	0,6c	0,8bc
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	2,3ab	2,3ab	3,5a	3,5a	1,7b	1,7b	