

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA
AMBIENTAL**

**DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE PLANTAS
JOVENS DE *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O.
Grose e *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng**

LOUGANS PETERSON SETTE

**PROF^a. DR^a. CARMEN EUGÊNIA RODRÍGUEZ ORTÍZ
ORIENTADORA**

**CUIABÁ – MT
Março de 2020**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA
AMBIENTAL

**DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE PLANTAS
JOVENS DE *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O.
Grose e *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng**

LOUGANS PETERSON SETTE

*Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-graduação
em Física Ambiental da
Universidade Federal de Mato
Grosso, como parte dos
requisitos para obtenção do
título de Mestre em Física
Ambiental.*

**PROF^a. DR^a. CARMEN EUGENIA RODRÍGUEZ ORTÍZ
ORIENTADORA**

**CUIABÁ – MT
Março de 2020**

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

S495d Sette, Lougans Peterson.

Desempenho fotossintético de plantas jovens de *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose e *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng / Lougans Peterson Sette. -- 2020
xv, 60 f. : il. color. ; 30 cm.

Orientadora: Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2020.

Inclui bibliografia.

1. Fotossíntese. 2. Fluorescência. 3. Saturação. 4. Ipê-amarelo. 5. Gonçalves. I. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental

FOLHA DE APROVAÇÃO

TÍTULO: DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE PLANTAS JOVENS DE
Handroanthus serratifolius (Vahl) S. O. Grose E Astronium fraxinifolium
(Schott) ex Spreng

AUTOR: LOUGANS PETERSON SETTE

Dissertação de Mestrado defendida e aprovada em 28 de novembro de 2019, pela
comissão julgadora:


Profa. Dra. Carmen Eugenia Rodriguez
Ortiz - Orientadora
Instituto de Biociências – UFMT


Prof. Dr. Osvaldo Borges Pinto Junior
Examinador Interno
Universidade de Cuiabá - UNIC


Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo
Examinador Interno
Faculdade de Agronomia e Zootecnia - UFMT


Prof. Dr. Osvaldo Alves Pereira
Examinador Externo
Universidade de Cuiabá - UNIC

DEDICATÓRIA

Ao meu pai, Ernesto, e minha mãe,
Enetildes, por serem os melhores pais do
mundo.

AGRADECIMENTOS

- ❖ Primeiramente quero agradecer a Deus, por tudo.
- ❖ Depois aos meus pais, Ernesto Santo Sirloni Sette e Enetildes da Rosa Sette, por acreditar em mim, por me dar tudo o que nunca tiveram, por me dar toda a educação e amor do mundo.
- ❖ A Jéssica Bandeira, minha irmã, e ao meu cunhado João Gabriel Bandeira, por estarem por perto e me ajudar sempre que preciso, vocês são incríveis.
- ❖ Aos meus amigos, que não são muitos, mas se algum deles estiver lendo isso, sintam-se abraçados brother.
- ❖ A prof.^a Dra. Carmen Eugenia R. Ortíz pela orientação, pelo apoio, por me escutar, por não ser só uma orientadora, mas também uma parceira, muito obrigado por tudo.
- ❖ Ao prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo pelo apoio, ajuda e ensino.
- ❖ A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de pós-graduação.
- ❖ Ao grupo de pesquisa em Ecofisiologia Vegetal (GPEV), Simone, Magdiel, Nelson, Vanessa, a todos os meninos da iniciação científica, todos companheiros de laboratório, que me ajudaram em algum momento e me trouxeram muitos momentos de alegria.
- ❖ Ao Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental (PPGFA) pela oportunidade e pelo conhecimento.
- ❖ A Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT) por existir, por ser um grande exemplo de instituição de ensino público.
- ❖ A todos que infelizmente eu não mencionei especificamente, mas que por acaso me ajudaram, se sintam felizes por ter feito algo legal sem esperar nada em troca, assim é o amor, sintam-se amados e abraçados por mim.

MEU MUITO OBRIGADO A TODOS!!

“A persistência é o menor
caminho do êxito”

Charles Chaplin

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	VIII
LISTA DE TABELAS	IX
LISTA DE ABREVIACÕES E SÍMBOLOS	XIII
RESUMO	XV
ABSTRACT	XVI
1. INTRODUÇÃO	16
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	18
3. MATERIAL E MÉTODOS	21
3.1 LOCAL DE ESTUDO	21
3.2 DESCRIÇÃO DAS PLANTAS	21
3.3 ACLIMATAÇÃO DAS PLANTAS	23
3.4 CURVA A_xDFFA	24
3.5 CURVA A_xC_c	24
3.6 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA	26
3.7 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA	26
3.8 EXTRAÇÃO DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	27
3.9 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISES ESTATÍSTICAS 27	
4. RESULTADOS	29
4.1 ANÁLISE DA ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA	29
4.2 ANÁLISE DOS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	29
4.3 ANÁLISE DA FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA a	32
4.4 ANÁLISE DAS CURVAS A_xDFFA	34
4.5 ANÁLISE DAS CURVAS A_xC_c	38
4.6 ANÁLISE DO GRAU DE ASSOCIAÇÃO ENTRE AS VARIÁVEIS MEDIDAS	41
4.7 ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS DAS VARIÁVEIS MEDIDAS	46
5. DISCUSSÃO	48
6. CONCLUSÃO	54
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - <i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S. O. Grose (Ipê-amarelo).	22
Figura 2 - <i>Astronium fraxinifolium</i> (Schott) ex Spreng (Gonçaleiro).	23
Figura 3 - Resultado da análise de componentes principais, com a identificação dos grupos referentes às espécies.	47
Figura 4 - Resultado da análise de componentes principais, com a identificação dos grupos referentes às condições de luminosidade.	48
Figura 5 - Relação de dependência do fluxo máximo de elétrons na etapa fotoquímica da fotossíntese em função da velocidade máxima de carboxilação da Rubisco.	54

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para a área foliar específica (AFE).....	29
Tabela 2 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais do teor de clorofila <i>a</i> (Cl_a) a 95% de probabilidade, por <i>bootstrap</i> de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).....	30
Tabela 3 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais do teor de clorofila <i>b</i> (Cl_b) a 95% de probabilidade, por <i>bootstrap</i> de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).....	30
Tabela 4 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais do teor de clorofilas totais (Cl_{a+b}) a 95% de probabilidade, por <i>bootstrap</i> de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).....	31
Tabela 5 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais da razão entre os teores de clorofila <i>a</i> e de clorofila <i>b</i> (Cl_a/Cl_b) a 95% de probabilidade, por <i>bootstrap</i> de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).....	31
Tabela 6 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais do teor de carotenóides (<i>Car</i>) a 95% de probabilidade, por <i>bootstrap</i> de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).....	32

Tabela 7 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais da fluorescência inicial de folhas aclimatadas ao escuro (F_0) a 95% de probabilidade, por bootstrap de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.). 33

Tabela 8 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais da fluorescência máxima de folhas aclimatadas ao escuro (F_m) a 95% de probabilidade, por bootstrap de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.). 33

Tabela 9 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para a razão entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima de folhas adaptadas ao escuro (F_v/F_m). 34

Tabela 10 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da eficiência quântica máxima aparente (Φ). 34

Tabela 11 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da eficiência quântica para o intervalo do ponto de compensação de luz até a densidade de fluxo fotossinteticamente ativa de 200 mmol m⁻² s⁻¹ $\Phi_{(PCL_DFFA200)}$ 35

Tabela 12 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos

principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da estimativa assintótica da taxa fotossintética bruta a luz saturante (A_{bmax}).....	35
Tabela 13 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da taxa fotossintética líquida de saturação pela luz (A_{max}).....	35
Tabela 14 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da densidade de fluxo fotossinteticamente ativa necessária para se alcançar 90% ($DFFA_{max90}$) da estimativa assintótica da taxa fotossintética bruta.	36
Tabela 15 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da densidade de fluxo fotossinteticamente ativa máxima para saturação da fotossíntese ($DFFA_{max}$).....	37
Tabela 16 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais da taxa respiratória no escuro (R_e) a 95% de probabilidade, por bootstrap de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).....	37
Tabela 17 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais do ponto de compensação de luz (PCL) a 95% de probabilidade, por <i>bootstrap</i> de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).....	38

Tabela 18 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da velocidade de carboxilação máxima da Rubisco (V_{max}).....	39
Tabela 19 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais do fluxo de elétrons da etapa fotoquímica da fotossíntese (J_{max}).....	39
Tabela 20 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da taxa de utilização das trioses fosfato (TPU).	40
Tabela 21 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da taxa respiratória na luz (R_c).	40
Tabela 22 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais da condutância mesofílica (g_m) a 95% de probabilidade, por <i>bootstrap</i> de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).....	41
Tabela 23 - Resultado da análise de correlação entre as variáveis medidas.	42
Tabela 24 - Resultado da análise de componentes principais, mostrando suas importâncias relativas.....	47

LISTA DE ABREVIACÕES E SÍMBOLOS

A - Taxa de fotossíntese líquida;

$Ax C_c$ - Curva de resposta fotossintética às variações da pressão parcial de CO_2 no cloroplasto;

A_c - Taxa de limitação da fotossíntese pela Rubisco;

$AxDFFA$ - Curva de resposta fotossintética às variações da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo;

AFE - Área foliar específica;

A_j - Taxa de limitação da fotossíntese pela regeneração da RuBP;

A_{max} - Taxa de fotossíntese líquida de saturação pela luz;

A_{bmax} - Taxa de fotossíntese bruta de saturação de luz;

A_p - Taxas de limitação da fotossíntese pelo uso da triose-fosfato;

C_c - Pressão parcial de CO_2 no cloroplasto;

C_i - Concentração de CO_2 no espaço intercelular;

Cl_a - teor de clorofila a ;

Cl_b - teor de clorofila b ;

Cl_{a+b} - teor de clorofilas totais;

$Cl_{a/b}$ - razão entre o teor de clorofila a e b ;

Car - Carotenoides;

$DFFA$ - Densidade de fluxo fotossinteticamente ativo;

$DFFA_{max}$ - Densidade de fluxo fotossinteticamente ativo de saturação de luz;

$DFFA_{max90}$ - Densidade de fluxo fotossinteticamente ativo de saturação de luz em 90%;

F_0 - Fluorescência mínima

F_m - Fluorescência máxima

$F_m - F_0$ - Fluorescência variável

F_v/F_m – Eficiência quântica máximo do fotossistema II;

g_m - Condutância mesofílica;

J - Taxa de transporte de elétrons;

J_{max} - Taxa de transporte de elétrons em luz saturante;

K_c - Coeficiente de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o CO_2 ;

K_o - Coeficiente de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o O_2 ;

PCL - Ponto de compensação de luz;

P_i - Fosfato

PSL - Ponto de saturação de luz;

PSI - Fotossistema I;

PSII - Fotossistema II;

R_c - Taxa de respiração no claro;

R_e - Taxa de respiração no escuro

TPU - Taxa de utilização da triose fosfato;

V_{cmax} - Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco;

Γ - Ponto de compensação de CO_2 ;

Γ^* - Ponto de compensação de CO_2 , na ausência de respiração mitocondrial;

Φ - Rendimento quântico aparente;

$\Phi_{PCL_DFFA200}$ - Eficiência quântica aparente entre o ponto de compensação de luz e a densidade de fluxo fotossinteticamente ativa de $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$;

RESUMO

SETTE, L. P. **Desempenho fotossintético de plantas jovens de *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose e *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng.** Cuiabá, 2019. Dissertação (Mestrado em Física Ambiental) – Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso.

A disponibilidade de luz é um fator de extrema importância para o crescimento, desenvolvimento e sobrevivência de uma planta. Algumas plantas são capazes de aclimatar suas folhas a quantidade de luz fornecida no ambiente para maximizar o ganho total de carbono. Sabendo disso, neste trabalho plantas jovens de Ipê-amarelo (*Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose), planta considerada tardia em processos de sucessão ecológica e de melhor desempenho em condições de sombreamento, e plantas jovens de Gonçalves (Gonçaleiro) (*Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng), espécie considerada pioneira e de melhor desempenho em condições de pleno sol, foram submetidas a duas condições diferentes de disponibilidade de luz, uma a plena exposição solar e outra a 49% de atenuação solar, para averiguar possíveis mudanças ecofisiológicas nas folhas provocadas pela aclimação. Para tanto foi avalizado diversos parâmetros da curva de luz, da curva de CO₂, da fluorescência da clorofila *a*, dos pigmentos cloroplastídicos e a área foliar específica das plantas. Os resultados demonstraram que a área foliar específica das plantas não foi afetada pelos tratamentos, o sombreamento proposto reduziu o teor das clorofilas nas duas espécies, a fluorescência da clorofila *a* foi maior nas condições de sombreamento e as curvas demonstraram uma limitação no desempenho fotossintético em ambas as espécies nas condições de sombreamento, não confirmando a hipótese proposta.

Palavras-chave: Fotossíntese, Fluorescência, Saturação, Ipê-amarelo, Gonçalves.

ABSTRACT

SETTE, L. P. **Photosynthetic performance of young plants of *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose and *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng.** Cuiabá, 2019. Dissertation (Master in Environmental Physics) – Institute of Physics, Federal University of Mato Grosso.

The availability of light is an extremely important factor for the development and survival of a plant. Some plants are able to acclimatize the leaves to the amount of light provided in the environment to maximize the total carbon gain. Knowing this, in this work young plants of Ipê-amarelo (*Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose), plant considered late in processes of ecological succession and of better performance in shading conditions, and young plants of Gonçalves (*Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng) , a species considered to be a pioneer and with better performance in full sun conditions, were subjected to two different conditions of light availability, one at full sun exposure and the other at 49% solar attenuation, to ascertain possible ecophysiological changes in the leaves caused by acclimatization. For that, several parameters of the light curve, the CO₂ curve, the chlorophyll *a* fluorescence, the chloroplast pigments and the specific leaf area of the plants were evaluated. The results showed that the specific leaf area of the plants was not affected by the treatments, the proposed shade reduced the chlorophyll content of the two species, the chlorophyll *a* fluorescence was greater in the shade conditions and the curves showed a limitation in the photosynthetic performance in both species in shading conditions, not confirming the proposed hypothesis.

Keywords: Photosynthesis, Fluorescence, Saturation, Ipê-amarelo, Gonçalves.

1. INTRODUÇÃO

1.1 PROBLEMÁTICA

No processo de sucessão ecológica tanto das florestas naturais quanto de áreas que sofreram degradação e foram deixadas à própria sorte, é comum verificar a ocorrência inicial das denominadas plantas pioneiras, geralmente de ciclo mais curto, com taxas de crescimento elevadas e com características heliófilas e, à medida que se cria um ambiente com menor exposição à radiação solar direta devido a interferência pela copa destas pioneiras, novas espécies de ciclos mais longos, com menores taxas de crescimento e com maior tolerância à sombra começam a aparecer. Entretanto, essa lógica é permeada de espécies com características intermediárias e não é raro que se observe espécies previamente classificadas de determinada maneira crescendo em condições bem diferentes.

1.2 JUSTIFICATIVA

Essas condições as quais as plantas são submetidas estão diretamente correlacionadas a disponibilidade de luz no ambiente, fator que afeta o crescimento, o desenvolvimento e a sobrevivência das plantas. Sabendo disso, por meio de estudos ecofisiológicos é possível determinar melhores estratégias de plantio de mudas, com objetivo de otimizar a relação entre esses dois fatores para fins ambientais.

Por conta disso, neste trabalho foi avaliado o efeito da disponibilidade de duas condições de luz sobre o desempenho fotossintético de plantas jovens de *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose (Ipê-amarelo), planta tardia e *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng (Gonçaleiro), planta pioneira.

Para atender a proposta do trabalho os seguintes objetivos específicos foram:

- Avaliar a resposta das espécies a condições contrastantes de luminosidade por meio de curvas de resposta a luz e ao CO₂.
- Quantificar a perda de energia luminosa nas folhas por meio da fluorescência da clorofila *a*.
- Examinar e identificar possíveis variações no padrão de pigmentos fotossintéticos proporcionadas pela aclimação nas folhas.
- Verificar mudanças na área foliar específica das folhas após a aclimação nas diferentes condições de luz implementadas.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 O EFEITO DA LUZ NAS PLANTAS

As diferentes condições de disponibilidade de luz são capazes de aclimatar uma planta. A aclimação permite maximizar o ganho total de carbono com base nas mudanças das propriedades de assimilação das folhas, por meio de modificações morfológicas e fisiologias e anatômicas, relacionadas a fotossíntese, ou mudanças no padrão de alocação de biomassa em favor da área vegetativa mais afetada pela mudança da luminosidade (LEE et al. 2000).

A curva de resposta à luz é um método para medir e descrever essa aclimação, por meio de diferentes intensidades de luz. De acordo com Ogren & Evans (1993) essa aclimação pode ser calculada a partir de uma equação hiperbólica não retangular. A equação possui três partes distintas (LOBO et al., 2013). A primeira é a porção linear que está abaixo do ponto de compensação de luz (*PCL*), parte onde a taxa de assimilação líquida de CO_2 (*A*) se iguala a taxa de respiração e fotorrespiração, limitada pela baixa radiação, porém a medida que a densidade de fluxo fotossinteticamente ativa (*DFFA*) aumenta, a limitação passa a ser imposta pela etapa bioquímica da fotossíntese. Nessa parte da hipérbole, o declive inicial da curva de luz (*AxDFFA*), descreve a eficiência com qual a luz é utilizada na fixação do carbono, e a absorvância da folha determina o rendimento quântico; este declive inicial é denominado de rendimento quântico aparente da planta (Φ) (KRAUSE & WEIS, 1991). A segunda parte corresponde a uma porção não linear da curva, mas abaixo do ponto de saturação de luz (*PSL*) denominada zona de convexidade (θ). E por último, a terceira parte da curva corresponde a altos níveis de *DFFA* onde a fotossíntese torna-se saturada pela luz (*PSL*) e é limitada pela taxa de carboxilação, que é proporcionada pela combinação de difusão de CO_2 para a folha e a capacidade de carboxilação. (RABINOWITCH, 1951; DALMAGRO et al. 2013).

Adjunto as curvas de resposta a luz, as curvas de resposta ao CO_2 também são úteis para inferir sobre a limitação da fotossíntese em função das condições ambientais. O modelo de Farquhar et al., (1980), modificado por Sharkey (1985), é atualmente o melhor método de avaliação do efeito das condições ambientais sobre a inibição da base metabólica (SHARKEY, et., 2007; DALMAGRO et al. 2013). A resposta da

assimilação líquida de CO_2 (A) em função da pressão parcial de CO_2 no cloroplasto (C_c) denominada curva ($A \times C_c$) segue a função de Michaelis Menten (WARREN, 2007; FLEXAS et al. 2008).

Posteriormente a curva $A \times C_c$ demonstra uma limitação imposta pela capacidade que a RuBP tem de regeneração, que ocorre quando as concentrações de CO_2 estão altas. A RuBP está diretamente relacionada com a taxa de transporte de elétrons (J) para a formação de ATP e NADPH, ocasionando a limitação (LAMBERS et al., 2008; SHARKEY, et., 2007).

Por último, as reações da etapa bioquímica da fotossíntese produzem trioses fosfatadas em quantidade superior à capacidade de troca por fosfato (P_i) no cloroplasto, chamado de fase de limitação pelo uso das trioses fosfato (SAGE, 1994; von CAEMMERER, 2000). Nesta condição, a fotossíntese líquida não responde ao aumento de CO_2 , nem é inibida pelo aumento da concentração de oxigênio (SHARKEY, 1985).

Outro método para avaliar a eficiência fotoquímica da fotossíntese pode ser obtida por meio de medidas de fluorescência da clorofila a . A energia quando absorvida pelas moléculas de clorofila apresenta três destinos: 1. ser usada para conduzir o processo fotossintético produzindo NADPH e ATP (fotoquímica); 2. o excesso de energia é dissipado na forma de calor; ou 3. pode ser remetida como fluorescência da clorofila. Dessa forma ao medir o rendimento da fluorescência da clorofila é possível adquirir informações de eficiência fotoquímica e dissipação de calor (MAXWELL & JOHNSON, 2000).

Kautsky et al. (1960) descobriram que após a transferência de folha do escuro para a luz, ocorre um aumento no rendimento de fluorescência a partir do nível F_0 (fluorescência mínima) até o pico máximo F_m (fluorescência máxima), após esse ponto máximo de fluorescência há um declínio para um estado estacionário, que corresponde ao estado de assimilação de CO_2 , esse decréscimo de fluorescência é denominado de *quenching* que há ideia de declínio da fluorescência.

Já a eficiência quântica do PSII (F_v/F_m) está relacionado à quantidade molar de CO_2 fixado por cada mol de fótons absorvidos pelo aparelho fotossintético, representa a energia dos fótons que chega ao PSII em relação à energia que será utilizada para produzir ATP e NADPH. A clorofila a quando excitada pode perder

energia por meio da emissão de fótons, esse processo é conhecido como fluorescência da clorofila *a*, e revela o nível energético da excitação dos pigmentos que norteiam a fotossíntese. Dessa forma, quanto maior for a F_v/F_m em condições de elevada radiação solar, maior é a eficiência no uso da radiação, e consequentemente maior assimilação de CO_2 (TESTER & BACIC, 2005). De maneira que as medidas de trocas gasosas e de fluorescência da clorofila são fundamentais para estudar a integridade do aparelho fotossintético, frente a variáveis ambientais (TORRES NETTO et al. 2005).

De grande importância a clorofila *a*, clorofila *b* e os carotenoides são responsáveis pela absorção da energia luminosa utilizada no processo fotossintético. A quantidade de pigmentos cloroplastídicos está diretamente relacionada a intensidade luminosa em que a planta dispõe suas folhas no ambiente. Dependendo da quantidade de luz recebida a planta é capaz de aumentar ou reduzir a quantidade de energia que chega ao cloroplasto. Folhas aclimatadas a alta luminosidade aumentam a assimilação de CO_2 por terem mais Rubisco e conseguem dissipar o excesso de energia luminosa por terem uma grande quantidade de carotenoides no sistema (TAIZ & ZIEGER, 2017).

Por último, não menos relevante, a área foliar específica (*AFE*) leva em consideração alterações morfológicas e anatômicas da razão da área foliar, pois relaciona a superfície foliar com o peso da matéria seca da própria folha. As mudanças significativas na disponibilidade de luz no microclima ocasionam a aclimação das folhas alterando principalmente suas características morfológicas. (DWYER et al., 2014). Plantas sombreadas possuem um maior *AFE* e uma menor densidade de massa devido suas folhas serem mais delgadas para aumentar a área de captação de luz, ao contrário de plantas sobre condições de alta luminosidade que apresentam folhas com menor *AFE* e maior densidade de massa. Tais diferenças na disponibilidade de luz provocam mudanças morfológicas na cutícula, na epiderme, na espessura do mesófilo, na proporção de parênquima paliçádico de espaços intercelulares e na densidade estomática (LAMBERS et al., 2008).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCAL DE ESTUDO

O experimento foi conduzido na casa de vegetação na Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), localizada no município de Cuiabá, Mato Grosso (15°10'S; 50°50'O). Segundo Köppen (1918), o clima da região é do tipo tropical úmido, com invernos secos e chuvas intensificadas no verão.

3.2 DESCRIÇÃO DAS PLANTAS

A espécie *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose é uma árvore que pertence à família Bignoniaceae, chamada popularmente de Ipê-amarelo. Possui ampla distribuição na América do Sul, é encontrada nos biomas amazônicos, na caatinga, no cerrado e na mata atlântica, tanto em florestas estacionais quanto em úmidas. É uma planta de sucessão ecológica secundária, tardia, comumente encontrada em florestas intocadas, em estágio de clímax, perde as suas folhas nos períodos de seca, nas florestas atinge a parte superior do dossel pois necessita de uma adequada exposição solar e prefere terrenos onde o solo é bem drenado (LORENZI, 2008).



Figura 1 - *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose (Ipê-amarelo).

A espécie *Astronium fraxinifolium* (Schott) ex Spreng é uma espécie arbórea da família Anacardiaceae, no cerrado mato-grossense é popularmente conhecida como Gonçaleiro. A espécie assume um papel de planta pioneira com relação à sucessão ecológica de florestas, necessita de plena exposição ao sol para sobreviver, prefere terrenos rochosos e secos, onde forma agrupamentos isolados (CARVALHO, 2010). Floresce uma vez por ano e produz uma grande quantidade de sementes, facilmente disseminadas pela ação do vento que agregando um grande valor para recuperação de áreas degradadas (LORENZI, 2008; CARVALHO, 2010). Porém, apesar dessas características de disseminação de sementes o Gonçaleiro, de acordo com o Ministério do Meio Ambiente, está ameaçado de extinção (MMA, 2008).



Figura 2 - *Astronium fraxinifolium* (Schott) ex Spreng (Gonçaleiro).

3.3 ACLIMATAÇÃO DAS PLANTAS

As plantas foram adquiridas por meio de uma doação da empresa Viveiro *Ziani*, estabelecida no município de Tangará da Serra – MT, produzidas na empresa a partir de um banco de sementes com matrizes fornecedoras, coletadas em área do Cerrado. As mudas foram estabelecidas em vasos maiores com capacidade para 10 kg contendo terra preta e foram irrigadas diariamente às 8:00 horas da manhã até a capacidade de campo. Durante o mês de janeiro até março de 2018 as plantas foram aclimatadas em seus respectivos ambientes.

Foram avaliadas as folhas aclimatadas de quatro plantas de Ipê-amarelo e de Gonçaleiro estabelecidas no viveiro que com atenuação de 49 % da irradiação solar e

outras quatro plantas foram estabelecidas a exposição plena ao sol. No início do mês de abril de 2018 as plantas foram analisadas.

3.4 CURVA $A \times DFFA$

Para construção das curvas $A \times DFFA$ foi utilizado o sistema portátil de medição de fotossíntese, modelo LI-6400XT (LI-COR, Lincoln, NE, EUA). As folhas foram aclimatadas a uma concentração de CO_2 de $500 \mu mol mol^{-1}$ e mantida à temperatura de $28^\circ C$ e umidade relativa de 50 a 60%. Após um período de aclimação variável (de até 10 minutos), variou-se a $DFFA$ entre 0 e $2000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$, em ordem decrescente: 2000, 1500, 1250, 1000, 800, 500, 250, 100, 50, 25, e $0 \mu mol m^{-2} s^{-1}$. As medições foram realizadas em uma folha madura e completamente expandida, durante o período da manhã, evitando as horas do meio dia, quando há redução da fotossíntese (FRANCO, 2002).

O ajuste das curvas $A \times DFFA$ foi realizado por meio do modelo da hipérbole não retangular, através de uma planilha desenvolvida em Excel por Lobo et al. (2013), por haver sido esse o modelo que apresentou melhor ajuste aos dados originais.

$$A = \frac{((\Phi DFFA + A_{bmax} - ((\Phi DFFA + P_{gmax})^2 - 4\Phi\theta DFFA A_{bmax})^{0,5})}{2\theta} - R_e$$

Onde A corresponde taxa fotossintética líquida ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$); Φ ao rendimento quântico aparente (adimensional); $DFFA$ = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$); A_{bmax} a taxa fotossintética bruta em condições de saturação de luz ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$); θ à convexidade da curva (adimensional) e R_e a taxa de respiração no escuro ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$).

3.5 CURVA $A \times C_c$

Para a construção das curvas $A \times C_c$ empregou-se o mesmo sistema portátil de medição de fotossíntese utilizado na construção das curvas $A \times DFFA$. Contudo para este caso o equipamento foi ajustado a um $DFFA$ $2000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$, temperatura de $28^\circ C$ e umidade entre 50 e 60%. Após um período de aclimação variável (de até 10 minutos) da folha a estas condições, ajustou se a concentração de CO_2 na câmara na

seguinte ordem: 400, 300, 250, 200, 150, 100, 50, 400, 400, 450, 500, 600, 700, 800, 1000 e 1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$.

Optou-se pela utilização da curva $Ax C_c$ no lugar das curvas $Ax C_i$ pelo fato desta última tenderem a subestimar os valores de V_{cmax} uma vez que desconsideram as limitações pela condutância mesofílica (g_m) (MANTER & KERRIGAN, 2004; DALMAGRO et al. 2013).

Os valores de C_c foram obtidos a partir da equação abaixo, sendo que a condutância mesofílica (g_m) foi uma estimada pela planilha desenvolvida em Excel por Sharkey (2016) durante o processo iterativo de estimativa dos parâmetros das curvas $Ax C_c$:

$$C_c = C_i - \frac{A}{g_m}$$

Onde C_i corresponde a pressão parcial de CO_2 no espaço intercelular (P_a); A à taxa fotossintética líquida ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e g_m à condutância mesofílica ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$).

O modelo proposto por Farquhar et al. (1980) foi empregado para estimativa dos parâmetros das curvas $Ax C_c$. Este modelo expressa a dependência da taxa líquida da assimilação de carbono (A) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em função da pressão parcial de CO_2 nos sítios de carboxilação (C_c , P_a).

Segundo este modelo, a taxa fotossintética líquida é dada pelo menor valor que se pode obter devido às limitações impostas pela atividade da ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) (A_c), pela taxa de regeneração de ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) (A_j) e pela utilização das trioses fosfato (A_p) sendo R_c a taxa de respiração no claro.

$$A = \min\{A_c, A_j, A_p\} - R_c$$

Onde A corresponde taxa fotossintética líquida ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $\min \{ \}$ indica “o mínimo de”; A_c , A_j e A_p são a assimilação líquida de CO_2 limitada pela Rubisco, pela regeneração de RuBP e pelo uso da triose-fosfato, respectivamente ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); R_c é a taxa de respiração no claro ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

A A_c é expressa por:

$$A_c = \frac{V_{cmax}(C_c - \Gamma^*)}{C_c + K_c(1 + O/K_0)}$$

Onde V_{cmax} representa a velocidade máxima de atividade da Rubisco ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); C_c a pressão parcial de CO_2 no cloroplasto (Pa); O a pressão parcial de O_2 no

cloroplasto(Pa); Γ^* é o ponto de compensação de CO_2 na ausência de respiração mitocondrial (Pa); K_c e K_o são os coeficientes de Michaelis-Menten da atividade da Rubisco para o CO_2 e O_2 , respectivamente (Pa).

A A_j é expressa por:

$$A_j = \frac{J(C_c - \Gamma^*)}{4C_c + 8\Gamma^*}$$

Onde J é a taxa potencial de transporte de elétrons; C_c a pressão parcial de CO_2 no cloroplasto (Pa); Γ^* é o ponto de compensação de CO_2 na ausência de respiração mitocondrial (Pa).

E a A_p expressa por:

$$A_p = 3TPU$$

Sendo a TPU a taxa de utilização da triose fosfato ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

3.6 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA

Para obtenção dos dados de fluorescência da clorofila *a* foi utilizado o mesmo sistema portátil de medição de fotossíntese, acoplado a um Fluorômetro modulado modelo 6400-40, através do método de pulso de saturação ($DFFA = 2.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (SCHREIBER et al., 1994). A análise de fluorescência da clorofila *a* foi realizada em folhas aclimatadas ao escuro, sendo empregadas as seguintes variáveis: a fluorescência mínima (F_o), a fluorescência máxima (F_m) e a eficiência quântica potencial do Fotossistema II (F_v/F_m) (MAXWELL & JOHNSON, 2000; MURCHIE & LAWSON, 2013).

3.7 ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

As medições de área foliar específica (AFE) aconteceram depois das medições de assimilação fotossintética e fluorescência. A folha estudada de cada planta foi coletada e guardada em um envelope pardo e enviadas ao laboratório.

Para medição da AFE foi retirado um disco foliar com área de $1,53 \text{ cm}^2$ que foi inserido em um envelope e levado à estufa de ventilação forçada a 70°C por 72 horas

para obtenção do peso seco. A *AFE* foi calculada pela razão da área do disco foliar pelo peso seco (BENINCASA, 2013).

3.8 EXTRAÇÃO DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

As mesmas folhas foram utilizadas para a extração dos pigmentos fotossintetizantes. Foi retirado 3 discos foliares com área igual a 0,5 cm² e imersos em 3 ml de dimetil sulfoxido saturado com carbonato de cálcio (5%). A solução extratora juntamente com os discos foliares foram inseridos em um tubo de ensaio recoberto por papel alumínio para evitar a degradação da clorofila pela ação da luz durante o processo de extração (KUKI et al., 2005).

Apesar do ensaio prévio para a verificação do tempo máximo necessário para extração dos pigmentos, uma medida de 12 em 12 horas foi realizada para se obter o máximo de pigmentos fotossintéticos extraídos até o início da degradação dos pigmentos, ambas as espécies apresentaram a máxima extração de pigmentos cloroplastídicos após 48 horas. Para a realização dessas medidas foi utilizado a leitura da absorbância das amostras e do branco em espectrofotômetro UV-Visible (VARIAN, Cary 50), com resolução de 0,5 nm no espectro de 190 a 1100 nm, em uma sala escura, nos comprimentos de onda de 480 nm, 649 nm e 665 nm (WELLBURN, 1994).

3.9 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISES ESTATÍSTICAS

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial. Os fatores analisados foram duas espécies (o Gonçalves e o Ipê) e duas condições de luminosidade (plena exposição ao sol e 49% de atenuação da radiação solar global).

Todas as variáveis analisadas foram avaliadas quanto aos pressupostos da análise de variância (teste de Shapiro-Wilk para normalidade, a 5% de probabilidade e teste de Bartlett para homogeneidade de variância, a 5% de probabilidade). Para aquelas que passaram por esses testes, efetuou-se a análise de variância e o teste de

médias, sendo que para o efeito principal dos tratamentos, só com o próprio teste de F da análise de variância foi possível discriminar os tratamentos, uma vez que só existiam dois níveis para cada fator. Eventualmente, se a interação fosse significativa, seria aplicado o teste de Tukey a 5% de probabilidade para discriminar os tratamentos combinados. Para todas as variáveis que não passaram nos testes de pressupostos da análise de variância, foi realizado um teste não paramétrico, comparando-se tanto os efeitos principais dos tratamentos quanto os tratamentos combinados por meio da determinação das médias seus respectivos intervalos de confiança a 95%, empregando-se a técnica de *bootstrap*, com 1000 reamostragens com reposição.

A título de análise exploratória, o grau de associação entre todas as variáveis de importância medidas foi avaliado por meio de uma análise de correlação de Pearson e também todas essas mesmas variáveis sofreram análise de componentes principais (PCA) a fim de caracterizar possíveis distinções globais entre os grupos relacionados aos efeitos principais dos tratamentos. Foram consideradas variáveis importantes as seguintes: a área foliar específica (*AFE*), o teor de clorofila *a* (*Cl_a*), o teor de clorofila *b* (*Cl_b*), o teor de clorofilas totais (*Cl_{a+b}*), a razão entre o teor de clorofila *a* e clorofila *b* (*Cl_{a/b}*), o teor de carotenoides (*Car*), a fluorescência inicial de folhas adaptadas ao escuro (*F₀*), a fluorescência máxima (*F_m*), a razão entre a fluorescência variável (*F_m* – *F₀*) e a fluorescência máxima (razão *F_v*/*F_m*), a taxa respiratória no escuro (*R_e*), o ponto de compensação de luz (*PCL*), a eficiência quântica aparente entre o ponto de compensação de luz e a densidade de fluxo fotossinteticamente ativa de 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $\Phi_{PCL_DFFA200}$, a densidade de fluxo fotossinteticamente ativa saturante (*DFFA_{max}*), a taxa fotossintética líquida de saturação pela luz (*A_{max}*), a velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (*V_{cmax}*), o fluxo máximo de elétrons na etapa fotoquímica da fotossíntese (*J_{max}*), a taxa de utilização das trioses-fosfato (*TPU*), a taxa de respiração no claro (*R_c*) e a condutância mesofílica (*g_m*).

Todos os testes estatísticos foram realizados na plataforma R (R Development Core Team, 2011).

4. RESULTADOS

4.1 ANÁLISE DA ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

A área foliar específica (*AFE*) não foi afetada pelos tratamentos (Tabela 1), sendo observado um valor médio global da ordem de $15,132 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$.

Tabela 1 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para a área foliar específica (*AFE*).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	10,086	10,0864	2,472	0,1418
Luminosidade (B)	1	2,335	2,3353	0,572	0,4639
Interação (A x B)	1	9,999	9,9991	2,451	0,1434
Resíduo	12	48,957	4,0797		
Total	15	71,377			

C.V. = 14,42%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9526$ (p-valor = 0,5317); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 0,6850$ (g.l. = 3; p-valor = 0,8767); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,2256$ (g.l. = 1; p-valor = 0,6348 e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 0,1406$ (g.l. = 1; p-valor = 0,7076).

4.2 ANÁLISE DOS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

O sombreamento reduziu o teor de clorofila *a* nas plantas, sendo o Gonçalves mais sensível a isso do que o Ipê (Tabela 2), ao passo que esse mesmo fator reduziu o teor de clorofila *b* de forma similar entre as espécies (Tabela 3). Para clorofilas totais (Cl_{a+b}) também o Gonçalves teve reduzido seu teor devido ao sombreamento, ao passo que o Ipê não foi significativamente afetado, sendo que em média observando-se somente o efeito principal do regime luminoso, as plantas sombreadas apresentaram redução da Cl_{a+b} em relação às cultivadas a pleno sol (Tabela 4). Em todo caso, não foi possível identificar qualquer alteração na proporção entre o teor de clorofila *a* e o de clorofila *b* ($Cl_{a/b}$) (Tabela 5).

Com relação aos carotenoides, o sombreamento reduziu os seus teores nas plantas (Tabela 6) sendo essa tendência observada nas duas espécies estudadas.

Tabela 2 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais do teor de clorofila *a* (Cl_a) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	455,95	517,55	396,39
Gonçaleiro à Sombra	328,10	370,98	295,58
Ipê ao Sol	633,31	871,60	445,48
Ipê à Sombra	373,75	499,66	282,46
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	393,85	454,69	338,28
Ipê	504,94	665,50	370,50
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	545,65	680,46	438,49
Sombreado	351,77	420,68	302,41

C.V. = 38,50%.

Tabela 3 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais do teor de clorofila *b* (Cl_b) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	158,53	201,00	114,55
Gonçaleiro à Sombra	96,72	117,62	76,55
Ipê ao Sol	243,85	343,50	160,92
Ipê à Sombra	113,80	181,19	54,78
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	127,30	157,70	96,71
Ipê	178,45	257,28	110,38
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	201,69	267,86	147,88
Sombreado	104,33	144,12	73,22

C.V. = 58,12%.

Tabela 4 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais do teor de clorofilas totais (Cl_{a+b}) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	612,95	718,55	510,94
Gonçaleiro à Sombra	423,49	486,72	374,68
Ipê ao Sol	877,39	1151,28	610,35
Ipê à Sombra	485,44	677,99	354,44
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	522,34	612,73	437,94
Ipê	682,71	919,24	480,00
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	744,00	949,03	595,49
Sombreado	453,72	556,75	380,90

C.V. = 43,24%.

Tabela 5 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais da razão entre os teores de clorofila *a* e de clorofila *b* (Cl_a/Cl_b) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	3,03	3,47	2,57
Gonçaleiro à Sombra	3,52	4,14	3,11
Ipê ao Sol	2,66	2,84	2,43
Ipê à Sombra	4,15	5,85	2,70
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	3,28	3,70	2,92
Ipê	3,43	4,69	2,60
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	2,84	3,15	2,58
Sombreado	3,86	4,89	3,08

C.V. = 33,65%.

Tabela 6 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos para os dados originais do teor de carotenóides (*Car*) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	118,75	132,25	105,46
Gonçaleiro à Sombra	74,30	80,67	65,01
Ipê ao Sol	159,77	205,09	113,76
Ipê à Sombra	86,40	107,86	66,29
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	96,13	113,77	79,45
Ipê	122,88	157,97	90,90
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	139,33	169,36	113,50
Sombreado	80,89	94,26	69,40

C.V. = 33,65%.

4.3 ANÁLISE DA FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA *a*

Para ambas as espécies, a fluorescência mínima (F_0) foi maior na condição de sombreamento do que a plena exposição à luz, porém o Ipê foi a espécie que apresentou os maiores valores dessa variável para todos os casos (Tabela 7). Com relação à fluorescência máxima (F_m), a tendência foi quase similar à observada para F_0 , apenas que o Gonçaleiro não apresentou diferenças significativas na variável entre os regimes luminosos (Tabela 8). A razão F_v/F_m foi afetada somente pelas espécies (Tabela 9), sendo que o Gonçaleiro apresentou valor médio de 0,753 enquanto o Ipê, de 0,734. Apesar de estatisticamente diferentes, fisiologicamente essa diferença não significa muito.

Tabela 7 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais da fluorescência inicial de folhas aclimatadas ao escuro (F_0) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	421,43	429,25	409,00
Gonçaleiro à Sombra	535,78	568,60	488,70
Ipê ao Sol	567,24	616,67	518,10
Ipê à Sombra	668,02	748,75	583,30
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	477,69	521,64	434,46
Ipê	617,47	680,73	561,60
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	492,98	552,50	441,70
Sombreado	602,80	667,49	542,10

C.V. = 19,57%.

Tabela 8 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais da fluorescência máxima de folhas aclimatadas ao escuro (F_m) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	1758,73	1782,80	1729,75
Gonçaleiro à Sombra	2167,23	2267,78	2001,10
Ipê ao Sol	2106,06	2336,95	1879,25
Ipê à Sombra	2523,27	2876,05	2241,60
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	1962,87	2133,14	1821,96
Ipê	2322,95	2571,85	2066,52
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	1930,96	2118,36	1782,41
Sombreado	2342,16	2583,41	2151,67

C.V. = 16,86%.

Tabela 9 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para a razão entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima de folhas adaptadas ao escuro (F_v/F_m).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	15,44E-04	15,44E-04	5,974	0,0309
Luminosidade (B)	1	2,34E-04	2,34E-04	0,905	0,3601
Interação (A x B)	1	1,25E-04	1,25E-04	0,485	0,4994
Resíduo	12	31,02E-04	2,59E-04		
Total	15	50,06E-04			

C.V. = 2,46%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9252$ (p-valor = 0,2047); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 5,7846$ (g.l. = 3; p-valor = 0,1226); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 1,1273$ (g.l. = 1; p-valor = 0,2884) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 0,0316$ (g.l. = 1; p-valor = 0,8589).

4.4 ANÁLISE DAS CURVAS A_xDFFA

A eficiência quântica máxima aparente (Φ) foi similar para ambas as espécies e condições de luminosidade (Tabela 10), podendo ser representada pelo valor médio global de 0,0636. Para a eficiência quântica máxima aparente calculada na faixa entre o ponto de compensação de luz e a densidade de fluxo fotossinteticamente ativa de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $\Phi_{(PCL_DFFA200)}$, as plantas cultivadas à plena exposição ao sol apresentaram valor médio de 0,0281 e as sombreadas de 0,0214 (Tabela 11).

Tabela 10 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da eficiência quântica máxima aparente (Φ).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	2,16E-04	2,16E-04	1,415	0,2573
Luminosidade (B)	1	3,76E-04	3,76E-04	2,461	0,1427
Interação (A x B)	1	0,06E-04	0,06E-04	0,041	0,8420
Resíduo	12	18,34E-04	1,53E-04		
Total	15	24,32E-04			

C.V. = 20,02%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9347$ (p-valor = 0,2895); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 2,3191$ (g.l. = 3; p-valor = 0,5089) Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,7743$ (g.l. = 1; p-valor = 0,3789) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 1,2196$ (g.l. = 1; p-valor = 0,2694).

Tabela 11 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da eficiência quântica para o intervalo do ponto de compensação de luz até a densidade de fluxo fotossinteticamente ativa de 200 mmol m⁻² s⁻¹ ($\Phi_{PCL_DFFA200}$).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	9,59E-06	9,59E-06	0,562	0,4679
Luminosidade (B)	1	1,78E-04	1,78E-04	10,447	0,0072
Interação (A x B)	1	2,72E-05	2,72E-05	1,594	0,2307
Resíduo	12	2,05E-04	1,71E-05		
Total	15	4,20E-04			

C.V. = 21,38%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9511$ (p-valor = 0,5078); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 3,2550$ (g.l. = 3; p-valor = 0,3540); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,1479$ (g.l. = 1; p-valor = 0,7005) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 3,6124$ (g.l. = 1; p-valor = 0,0573).

A estimativa assintótica da taxa fotossintética bruta a luz saturante (A_{bmax}) foi afetada pelo regime luminoso (Tabela 12), com valor médio de 12,97 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as plantas à plena exposição ao sol e de 8,29 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as sombreadas. A mesma tendência foi observada para a taxa fotossintética líquida de saturação pela luz (A_{max}) (Tabela 13), com valores médios de 10,09 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para à plena exposição ao sol e 6,33 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as sombreadas.

Tabela 12 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da estimativa assintótica da taxa fotossintética bruta a luz saturante (A_{bmax}).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	0,003	0,003	0,006	0,9802
Luminosidade (B)	1	87,738	87,738	20,463	0,0007
Interação (A x B)	1	4,434	4,434	1,034	0,3292
Resíduo	12	51,453	4,288		
Total	15	143,63			

C.V. = 29,12%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9385$ (p-valor = 0,3315); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 4,2389$ (g.l. = 3; p-valor = 0,2368) Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,1208$ (g.l. = 1; p-valor = 0,7282) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 2,9122$ (g.l. = 1; p-valor = 0,08709).

Tabela 13 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da taxa fotossintética líquida de saturação pela luz (A_{max}).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	0,174	0,174	0,056	0,8174
Luminosidade (B)	1	56,447	56,447	18,073	0,0011
Interação (A x B)	1	3,277	3,277	1,049	0,3259
Resíduo	12	37,479	3,123		
Total	15	97,376			

C.V. = 31,03%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9505$ (p-valor = 0,4978); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 4,7203$ (g.l. = 3; p-valor = 0,1935); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,0480$ (g.l. = 1; p-valor = 0,8266) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 3,7982$ (g.l. = 1; p-valor = 0,05131).

Associada à A_{bmax} e à A_{max} está a intensidade de luz de saturação da fotossíntese. Ambas, $DFFA_{max90}$ e $DFFA_{max}$ foram maiores na condição de plena exposição à luz (Tabelas 14 e 15, respectivamente). Para $DFFA_{max90}$, os valores foram de 2055,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para plantas à plena exposição e de 1236,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as sombreadas e para $DFFA_{max}$ foram de 1193,3 e 726,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

Tabela 14 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da densidade de fluxo fotossinteticamente ativa necessária para se alcançar 90% ($DFFA_{max90}$) da estimativa assintótica da taxa fotossintética bruta.

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	431671	431671	3,575	0,0830
Luminosidade (B)	1	2685025	2685025	22,239	0,0005
Interação (A x B)	1	15	15	0,0001	0,9913
Resíduo	12	1448849	120737		
Total	15	4565560			

C.V. = 33,52%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9554$ (p-valor = 0,5794); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 4,0813$ (g.l. = 3; p-valor = 0,2528); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,0613$ (g.l. = 1; p-valor = 0,8032) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 1,0346$ (g.l. = 1; p-valor = 0,3091).

Tabela 15 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da densidade de fluxo fotossinteticamente ativa máxima para saturação da fotossíntese ($DFFA_{max}$).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	19321	19321	0,65	0,4346
Luminosidade (B)	1	870489	870489	29,44	0,0001
Interação (A x B)	1	18225	18225	0,62	0,4477
Resíduo	12	354865	29572		
Total	15	1262900			

C.V. = 30,23%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9286$ (p-valor = 0,2312); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 2,8731$ (g.l. = 3; p-valor = 0,4116); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,0994$ (g.l. = 1; p-valor = 0,7526) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 0,9783$ (g.l. = 1; p-valor = 0,3225).

A taxa respiratória no escuro (R_e) não variou entre as plantas sob os diferentes regimes luminosos (Tabela 16) e o valor médio global foi da ordem de $0,859 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Tabela 16 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais da taxa respiratória no escuro (R_e) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	0,965	1,241	0,699
Gonçaleiro à Sombra	0,677	0,728	0,647
Ipê ao Sol	0,966	1,409	0,557
Ipê à Sombra	0,832	0,956	0,708
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	0,816	1,005	0,665
Ipê	0,898	1,134	0,708
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	0,960	1,188	0,726
Sombreado	0,753	0,843	0,675

C.V. = 34,27%.

Enquanto o Gonçalves apresentou um ponto de compensação de luz (*PCL*) significativamente maior na condição a plena exposição ao sol ($16,56 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em relação ao sombreado ($10,26 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), o que se observou para o Ipê foi que seu *PCL* não variou significativamente para as mesmas condições ($18,54$ e $14,61$ $16,56 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente) (Tabela 17). Contudo, a magnitude do valor apresentado por todas as plantas nas diferentes condições não tem expressão fisiológica significativa, ou seja, são praticamente similares. Assim, o valor médio global de $15,07 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ representa bem todas as plantas nessas condições de luz.

Tabela 17 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais do ponto de compensação de luz (*PCL*) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	16,56	19,23	13,87
Gonçaleiro à Sombra	10,26	11,24	9,62
Ipê ao Sol	18,64	27,54	13,04
Ipê à Sombra	14,61	18,20	11,63
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	13,43	16,14	11,12
Ipê	16,74	21,63	13,00
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	17,63	22,12	14,25
Sombreado	12,40	14,98	10,43

C.V. = 37,38%.

4.5 ANÁLISE DAS CURVAS $A \times C_c$

Nenhuma das variáveis obtidas a partir das curvas $A \times C_c$ foi afetada pelos tratamentos (Tabelas 18 – 22). Assim sendo, os valores médios globais obtidos para a velocidade de carboxilação máxima da Rubisco (V_{cmax}), o fluxo de elétrons máximo (J_{max}) o uso das trioses fosfato (*TPU*), a condutância mesofílica (g_m) e a respiração no

claro (R_c) foram de $44,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $44,57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $3,13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $2,62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$ e $0,778 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

Tabela 18 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da velocidade de carboxilação máxima da Rubisco (V_{cmax}).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	234,2	234,20	0,776	0,3956
Luminosidade (B)	1	876,9	876,94	2,906	0,1140
Interação (A x B)	1	708,2	708,17	2,347	0,1515
Resíduo	12	3620,8	301,74		
Total	15	5440,15			

C.V. = 42,58%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9566$ (p-valor = 0,6016); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 1,9241$ (g.l. = 3; p-valor = 0,5883); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,2482$ (g.l. = 1; p-valor = 0,6184) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 2,9093$ (g.l. = 1; p-valor = 0,0881).

Tabela 19 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais do fluxo de elétrons da etapa fotoquímica da fotossíntese (J_{max}).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	224,48	224,48	0,861	0,3718
Luminosidade (B)	1	912,94	912,94	3,501	0,0859
Interação (A x B)	1	596,19	596,19	2,287	0,1564
Resíduo	12	3128,83	260,74		
Total	15	4862,45			

C.V. = 40,39%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9650$ (p-valor = 0,7534); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 2,0850$ (g.l. = 3; p-valor = 0,5550); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,5458$ (g.l. = 1; p-valor = 0,4600) e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 1,9550$ (g.l. = 1; p-valor = 0,1620).

Tabela 20 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da taxa de utilização das trioses fosfato (TPU).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	0,2354	0,2354	0,162	0,6939
Luminosidade (B)	1	1,8284	1,8284	1,263	0,2831
Interação (A x B)	1	1,4786	1,4786	1,021	0,3322
Resíduo	12	17,3773	1,4481		
Total	15	20,9196			

C.V. = 37,73%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9473$ (p-valor = 0,4476); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 1,6858$ (g.l. = 3; p-valor = 0,6401); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,1045$ (g.l. = 1; p-valor = 0,7465 e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 0,8836$ (g.l. = 1; p-valor = 0,3472).

Tabela 21 - Análise de variância, coeficiente de variação (C.V.) e avaliação dos pressupostos de normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variância entre os tratamentos combinados, entre os efeitos principais das espécies e entre os efeitos principais dos regimes de luminosidade pelo teste de Bartlett para os dados originais da taxa respiratória na luz (R_c).

Causa de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	p-valor
Espécie (A)	1	0,1286	0,1286	0,523	0,4834
Luminosidade (B)	1	0,0550	0,0550	0,224	0,6447
Interação (A x B)	1	0,0250	0,0250	0,102	0,7552
Resíduo	12	2,9503	0,2459		
Total	15	3,1589			

C.V. = 59,02%; Shapiro-Wilk: $W = 0,9345$ (p-valor = 0,2871); Bartlett para tratamentos combinados: $K^2 = 6,3617$ (g.l. = 3; p-valor = 0,0953); Bartlett para o efeito principal das espécies: $K^2 = 0,1201$ (g.l. = 1; p-valor = 0,7289 e Bartlett para o efeito principal da luminosidade: $K^2 = 2,2633$ (g.l. = 1; p-valor = 0,1325).

Tabela 22 - Médias e intervalos de confiança não paramétricos dos dados originais da condutância mesofílica (g_m) a 95% de probabilidade, por *bootstrap* de 1000 reamostragens com reposição, para os efeitos combinados dos tratamentos, para os efeitos principais das espécies e para os efeitos principais dos regimes de luminosidade e coeficiente de variação global (C.V.).

Tratamentos Combinados	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro ao Sol	1,41	2,01	0,84
Gonçaleiro à Sombra	1,93	3,57	0,76
Ipê ao Sol	5,97	14,56	0,79
Ipê à Sombra	1,09	2,13	0,55
Efeito Principal das Espécies	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Gonçaleiro	1,67	2,50	1,05
Ipê	3,51	8,23	0,84
Efeito Principal dos Regimes de Luminosidade	Média	Limite Superior	Limite Inferior
Pleno Sol	3,74	8,22	1,07
Sombreado	1,50	2,44	0,78

C.V. = 174,41%.

4.6 ANÁLISE DO GRAU DE ASSOCIAÇÃO ENTRE AS VARIÁVEIS MEDIDAS

A partir da análise exploratória do grau de associação entre as variáveis medidas (Tabela 23), foi possível identificar quais delas se correlacionaram significativamente entre si ($p < 0,05$) com um valor de r superior a 0,5. Foram elas: R_e com PCL ($r = 0,855669$; p -valor = $2,37 \times 10^{-5}$), R_e com R_c ($r = 0,538812$; p -valor = $3,13 \times 10^{-2}$), PCL com Cl_a ($r = 0,675214$; p -valor = 0,0041), PCL com Cl_b ($r = 0,628707$; p -valor = $9,09 \times 10^{-3}$), PCL com Cl_{a+b} ($r = 0,661256$; p -valor = $5,28 \times 10^{-3}$), PCL com Car ($r = 0,580116$; p -valor = $1,85 \times 10^{-2}$), $DFFA_{max}$ com A_{max} ($r = 0,946549$; p -valor = $2,90 \times 10^{-8}$), $DFFA_{max}$ com $\Phi_{PCL_DFFA200}$ ($r = 0,825053$; p -valor = $8,35 \times 10^{-5}$), $DFFA_{max}$ com V_{cmax} ($r = 0,536704$; p -valor = $3,21 \times 10^{-2}$), $DFFA_{max}$ com J_{max} ($r = 0,601321$; p -valor = $1,37 \times 10^{-2}$), $DFFA_{max}$ com TPU ($r = 0,552418$; p -valor = $2,65 \times 10^{-2}$), A_{max} com $\Phi_{PCL_DFFA200}$ ($r = 0,958169$; p -valor = $5,38 \times 10^{-9}$), A_{max} com V_{cmax} ($r = 0,733963$; p -valor = $1,21 \times 10^{-3}$), A_{max} com J_{max} ($r = 0,786798$; p -valor = $2,99 \times 10^{-4}$), A_{max} com TPU ($r = 0,728765$; p -valor = $1,36 \times 10^{-3}$), $\Phi_{PCL_DFFA200}$ com V_{cmax} ($r =$

0,862642; p -valor = $1,71 \times 10^{-5}$), $\Phi_{PCL_DFFA200}$ com J_{max} ($r = 0,894695$; p -valor = $2,90 \times 10^{-6}$), $\Phi_{PCL_DFFA200}$ com TPU ($r = 0,841999$; p -valor = $4,29 \times 10^{-5}$), Cl_a com Cl_b ($r = 0,987701$; p -valor = $1,11 \times 10^{-12}$), Cl_a com Cl_{a+b} ($r = 0,998583$; p -valor = 0,0000), Cl_a com Car ($r = 0,928204$; p -valor = $2,18 \times 10^{-7}$), Cl_a com Cl_a/Cl_b ($r = -0,59624$; p -valor = $1,48 \times 10^{-2}$), Cl_b com Cl_{a+b} ($r = 0,994621$; p -valor = $3,55 \times 10^{-15}$), Cl_b com Car ($r = 0,913189$; p -valor = $7,90 \times 10^{-7}$), Cl_b com Cl_a/Cl_b ($r = -0,67776$; p -valor = $3,91 \times 10^{-3}$), Cl_{a+b} com Car ($r = 0,925664$; p -valor = $2,76 \times 10^{-7}$), Cl_{a+b} com Cl_a/Cl_b ($r = -0,62564$; p -valor = $9,54 \times 10^{-3}$), AFE com g_m ($r = 0,513248$; p -valor = $4,20 \times 10^{-2}$), V_{cmax} com J_{max} ($r = 0,970242$; p -valor = $5,12 \times 10^{-10}$), V_{cmax} com TPU ($r = 0,870556$; p -valor = $1,15 \times 10^{-5}$), J_{max} com TPU ($r = 0,867241$; p -valor = $1,36 \times 10^{-5}$), F_0 com F_m ($r = 0,911032$; p -valor = $9,33 \times 10^{-7}$) e F_0 com F_v/F_m ($r = -0,61682$; p -valor = $1,09 \times 10^{-2}$).

Tabela 23 - Resultado da análise de correlação entre as variáveis medidas.

Variáveis Correlacionadas		Coeficiente de Correlação de Pearson (r)	p -valor
Variável 1	Variável 2		
R_e	PCL	0,855669	2,37E-05
R_e	$DFFA_{max}$	0,325881	2,18E-01
PCL	$DFFA_{max}$	0,30637	2,48E-01
R_e	A_{max}	0,362005	1,68E-01
PCL	A_{max}	0,216541	4,21E-01
$DFFA_{max}$	A_{max}	0,946549	2,90E-08
R_e	$\Phi_{PCL_DFFA200}$	0,453584	7,76E-02
PCL	$\Phi_{PCL_DFFA200}$	0,222273	4,08E-01
$DFFA_{max}$	$\Phi_{PCL_DFFA200}$	0,825053	8,35E-05
A_{max}	$\Phi_{PCL_DFFA200}$	0,958169	5,38E-09
R_e	Cl_a	0,410411	1,14E-01
PCL	Cl_a	0,675214	4,10E-03
$DFFA_{max}$	Cl_a	0,281824	2,90E-01
A_{max}	Cl_a	0,152135	5,74E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	Cl_a	0,089209	7,42E-01
R_e	Cl_b	0,379539	1,47E-01
PCL	Cl_b	0,628707	9,09E-03
$DFFA_{max}$	Cl_b	0,271888	3,08E-01
A_{max}	Cl_b	0,147411	5,86E-01

Continua...

...Continuação.

Variáveis Correlacionadas		Coeficiente de Correlação de Pearson (r)	p -valor
Variável 1	Variável 2		
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	Cl_b	0,083312	7,59E-01
Cl_a	Cl_b	0,987701	1,11E-12
Re	Cl_{a+b}	0,401041	1,24E-01
PCL	Cl_{a+b}	0,661256	5,28E-03
$DFFA_{max}$	Cl_{a+b}	0,279223	2,95E-01
A_{max}	Cl_{a+b}	0,150949	5,77E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	Cl_{a+b}	0,087449	7,47E-01
Cl_a	Cl_{a+b}	0,998583	0,00E+00
Cl_b	Cl_{a+b}	0,994621	3,55E-15
Re	Car	0,397657	1,27E-01
PCL	Car	0,580116	1,85E-02
$DFFA_{max}$	Car	0,405983	1,19E-01
A_{max}	Car	0,276988	2,99E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	Car	0,193159	4,74E-01
Cl_a	Car	0,928204	2,18E-07
Cl_b	Car	0,913189	7,90E-07
Cl_{a+b}	Car	0,925664	2,76E-07
Re	Cl_a/Cl_b	-0,00842	9,75E-01
PCL	Cl_a/Cl_b	-0,02499	9,27E-01
$DFFA_{max}$	Cl_a/Cl_b	-0,25525	3,40E-01
A_{max}	Cl_a/Cl_b	-0,26033	3,30E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	Cl_a/Cl_b	-0,22797	3,96E-01
Cl_a	Cl_a/Cl_b	-0,59624	1,48E-02
Cl_b	Cl_a/Cl_b	-0,67776	3,91E-03
Cl_{a+b}	Cl_a/Cl_b	-0,62564	9,54E-03
Car	Cl_a/Cl_b	-0,64392	7,10E-03
Re	AFE	-0,13517	6,18E-01
PCL	AFE	-0,04298	8,74E-01
$DFFA_{max}$	AFE	-0,00565	9,83E-01
A_{max}	AFE	-0,14992	5,79E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	AFE	-0,23856	3,74E-01
Cl_a	AFE	-0,31949	2,28E-01
Cl_b	AFE	-0,32314	2,22E-01
Cl_{a+b}	AFE	-0,32162	2,24E-01
Car	AFE	-0,36602	1,63E-01
Cl_a/Cl_b	AFE	0,378814	1,48E-01
Re	V_{cmax}	0,479474	6,02E-02
PCL	V_{cmax}	0,239133	3,72E-01
$DFFA_{max}$	V_{cmax}	0,536704	3,21E-02
A_{max}	V_{cmax}	0,733963	1,21E-03
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	V_{cmax}	0,862642	1,71E-05

Continua...

Continuação...			
Variáveis Correlacionadas		Coeficiente de Correlação de Pearson (<i>r</i>)	<i>p</i> -valor
Variável 1	Variável 2		
Cl_a	V_{cmax}	-0,01545	9,55E-01
Cl_b	V_{cmax}	-0,02266	9,34E-01
Cl_{a+b}	V_{cmax}	-0,01795	9,47E-01
Car	V_{cmax}	0,05093	8,51E-01
Cl_a/Cl_b	V_{cmax}	-0,12416	6,47E-01
AFE	V_{cmax}	-0,34546	1,90E-01
R_e	J_{max}	0,437179	9,04E-02
PCL	J_{max}	0,183406	4,97E-01
$DFFA_{max}$	J_{max}	0,601321	1,37E-02
A_{max}	J_{max}	0,786798	2,99E-04
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	J_{max}	0,894695	2,90E-06
Cl_a	J_{max}	-0,05906	8,28E-01
Cl_b	J_{max}	-0,06155	8,21E-01
Cl_{a+b}	J_{max}	-0,06007	8,25E-01
Car	J_{max}	0,034093	9,00E-01
Cl_a/Cl_b	J_{max}	-0,11781	6,64E-01
AFE	J_{max}	-0,30326	2,54E-01
V_{cmax}	J_{max}	0,970242	5,12E-10
R_e	TPU	0,441766	8,67E-02
PCL	TPU	0,168404	5,33E-01
$DFFA_{max}$	TPU	0,552418	2,65E-02
A_{max}	TPU	0,728765	1,36E-03
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	TPU	0,841999	4,29E-05
Cl_a	TPU	-0,1893	4,83E-01
Cl_b	TPU	-0,18715	4,88E-01
Cl_{a+b}	TPU	-0,18909	4,83E-01
Car	TPU	-0,11385	6,75E-01
Cl_a/Cl_b	TPU	0,076924	7,77E-01
AFE	TPU	-0,10909	6,88E-01
V_{cmax}	TPU	0,870556	1,15E-05
J_{max}	TPU	0,867241	1,36E-05
R_e	R_c	0,538812	3,13E-02
PCL	R_c	0,345216	1,90E-01
$DFFA_{max}$	R_c	0,220055	4,13E-01
A_{max}	R_c	0,271937	3,08E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	R_c	0,352646	1,80E-01
Cl_a	R_c	0,204631	4,47E-01
Cl_b	R_c	0,210326	4,34E-01
Cl_{a+b}	R_c	0,207136	4,41E-01
Car	R_c	0,222428	4,08E-01
Cl_a/Cl_b	R_c	-0,14856	5,83E-01
AFE	R_c	-0,04495	8,69E-01
V_{cmax}	R_c	0,283513	2,87E-01

Continua...

...Continuação.

Variáveis Correlacionadas		Coeficiente de Correlação de Pearson (r)	p -valor
Variável 1	Variável 2		
J_{max}	R_c	0,351919	1,81E-01
TPU	R_c	0,161278	5,51E-01
R_e	g_m	-0,46755	6,78E-02
PCL	g_m	-0,22157	4,10E-01
$DFFA_{max}$	g_m	0,094998	7,26E-01
A_{max}	g_m	-0,09121	7,37E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	g_m	-0,26216	3,27E-01
Cl_a	g_m	0,080994	7,66E-01
Cl_b	g_m	0,041651	8,78E-01
Cl_{a+b}	g_m	0,067829	8,03E-01
Car	g_m	0,171215	5,26E-01
Cl_a/Cl_b	g_m	-0,079	7,71E-01
AFE	g_m	0,513248	4,20E-02
V_{cmax}	g_m	-0,46962	6,65E-02
J_{max}	g_m	-0,42561	1,00E-01
TPU	g_m	-0,37939	1,47E-01
R_c	g_m	-0,33358	2,07E-01
R_e	F_0	-0,10782	6,91E-01
PCL	F_0	-0,13609	6,15E-01
$DFFA_{max}$	F_0	-0,34938	1,85E-01
A_{max}	F_0	-0,37475	1,53E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	F_0	-0,35204	1,81E-01
Cl_a	F_0	-0,14449	5,93E-01
Cl_b	F_0	-0,06162	8,21E-01
Cl_{a+b}	F_0	-0,11669	6,67E-01
Car	F_0	-0,18485	4,93E-01
Cl_a/Cl_b	F_0	-0,06209	8,19E-01
AFE	F_0	0,226744	3,98E-01
V_{cmax}	F_0	-0,27959	2,94E-01
J_{max}	F_0	-0,2994	2,60E-01
TPU	F_0	-0,13452	6,19E-01
R_c	F_0	0,111886	6,80E-01
g_m	F_0	0,025776	9,25E-01
R_e	F_m	-0,30351	2,53E-01
PCL	F_m	-0,36527	1,64E-01
$DFFA_{max}$	F_m	-0,32364	2,21E-01
A_{max}	F_m	-0,32533	2,19E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	F_m	-0,30487	2,51E-01
Cl_a	F_m	-0,33924	1,99E-01
Cl_b	F_m	-0,2616	3,28E-01
Cl_{a+b}	F_m	-0,31376	2,37E-01
Car	F_m	-0,39265	1,32E-01
Cl_a/Cl_b	F_m	0,025688	9,25E-01

Continua...

...Continuação.

Variáveis Correlacionadas		Coeficiente de Correlação de Pearson (r)	p -valor
Variável 1	Variável 2		
AFE	F_m	0,343693	1,92E-01
V_{cmax}	F_m	-0,23634	3,78E-01
J_{max}	F_m	-0,26335	3,24E-01
TPU	F_m	-0,05704	8,34E-01
R_c	F_m	-0,06002	8,25E-01
g_m	F_m	0,101142	7,09E-01
F_0	F_m	0,911032	9,33E-07
R_e	F_v/F_m	-0,24737	3,56E-01
PCL	F_v/F_m	-0,29463	2,68E-01
$DFFA_{max}$	F_v/F_m	0,285537	2,84E-01
A_{max}	F_v/F_m	0,33227	2,09E-01
$\Phi_{PCL_DFFA200}$	F_v/F_m	0,306215	2,49E-01
Cl_a	F_v/F_m	-0,13997	6,05E-01
Cl_b	F_v/F_m	-0,19171	4,77E-01
Cl_{a+b}	F_v/F_m	-0,15797	5,59E-01
Car	F_v/F_m	-0,14732	5,86E-01
Cl_a/Cl_b	F_v/F_m	0,060234	8,25E-01
AFE	F_v/F_m	0,030106	9,12E-01
V_{cmax}	F_v/F_m	0,170668	5,27E-01
J_{max}	F_v/F_m	0,140983	6,03E-01
TPU	F_v/F_m	0,152301	5,73E-01
R_c	F_v/F_m	-0,3105	2,42E-01
g_m	F_v/F_m	0,14252	5,99E-01
F_0	F_v/F_m	-0,61682	1,09E-02
F_m	F_v/F_m	-0,27142	3,09E-01

4.7 ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS DAS VARIÁVEIS MEDIDAS

Houve a formação de dois grupos indistintos quando da avaliação do efeito principal das espécies (Figura 3) e de dois grupos distintos quando da avaliação do efeito principal da condição de luminosidade (Figuras 4). Os resultados da análise de componentes principais (PCA) estão abaixo (Tabela 24).

Tabela 24 - Resultado da análise de componentes principais, mostrando suas importâncias relativas.

Componentes	Desvio Padrão	Proporção da Variância Explicada	Proporção da Variância Acumulada
PCA1	2,5843	0,3515	0,3515
PCA2	2,1592	0,2454	0,5969
PCA3	1,5501	0,1265	0,7234
PCA4	1,30734	0,08995	0,81331
PCA5	1,21934	0,07825	0,89156
PCA6	0,85020	0,03804	0,92961
PCA7	0,7042	0,0261	0,9557
PCA8	0,55789	0,01638	0,97209
PCA9	0,46839	0,01155	0,98363
PCA10	0,39620	0,00826	0,99190
PCA11	0,2958	0,0046	0,9965
PCA12	0,21427	0,00242	0,99892
PCA13	0,1234	0,0008	0,9997
PCA14	0,07019	0,00026	0,99998
PCA15	0,02037	0,00002	1,00000
PCA16	7,306e-16	0,000e+00	1,000e+00

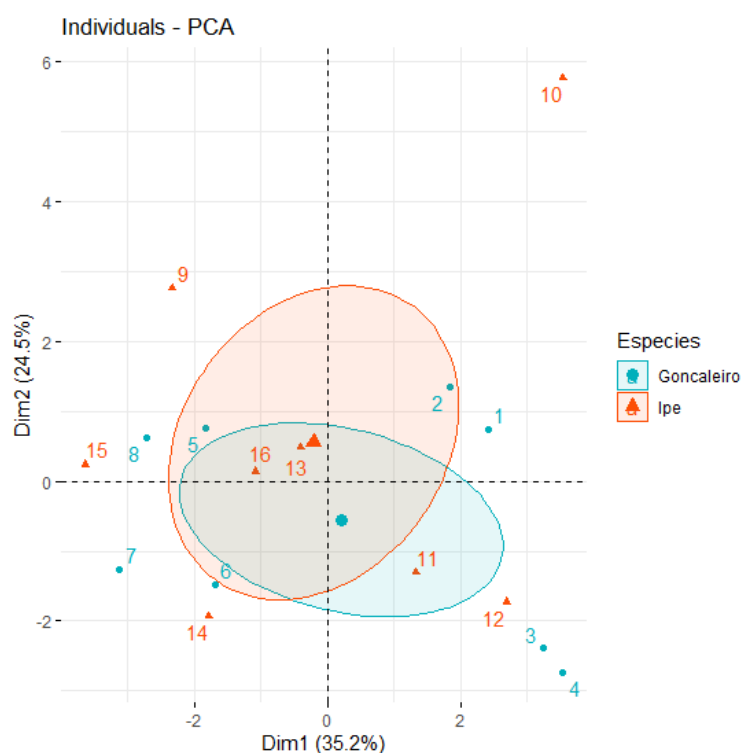


Figura 3 - Resultado da análise de componentes principais, com a identificação dos grupos referentes às espécies.

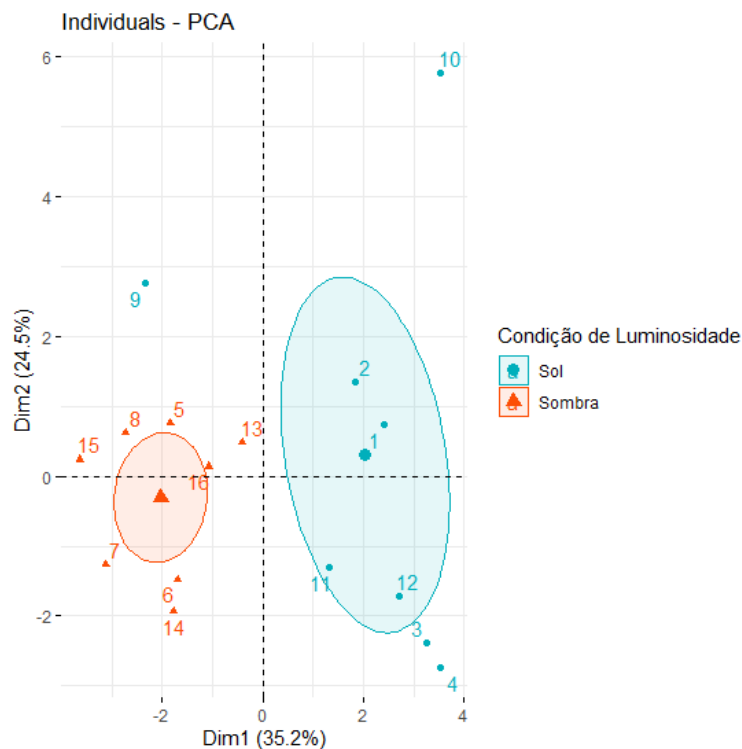


Figura 4 - Resultado da análise de componentes principais, com a identificação dos grupos referentes às condições de luminosidade.

5. DISCUSSÃO

A partir da análise de componentes principais já é possível de se ter uma ideia geral do comportamento das espécies nas diferentes condições de luminosidade a que foram impostas. Fundamentalmente, as espécies se comportam de forma similar e o que majoritariamente afetou as variáveis medidas foi o efeito principal da condição de luminosidade na qual as plantas foram expostas (Figuras 3 e 4). Essa informação permite com que se ponha em dúvida a hipótese de que o Gonçalves, por ser uma espécie pioneira, deveria se comportar com desempenho pior nas condições de sombreamento do que o Ipê, posto que esta última é uma espécie secundária. Por serem tais classificações muitas vezes baseadas apenas em censos fitossociológicos, e não em experimentos para avaliar o desempenho efetivo das plantas, geralmente é possível se deparar com esse tipo de surpresa. Há ainda que se considerar que existem relatos de que algumas espécies tardias são fundamentais para a colonização de eventuais clareiras em florestas nativas, o que sugere que tais espécies possuem algum

mecanismo que lhes permite aclimatar-se à alta luminosidade que ocorre nessas situações (Chazdon, 1992).

A variável anatômica analisada para avaliar o efeito do nível de luminosidade sobre as duas espécies foi a área foliar específica (*AFE*) e ela se manteve com valores similares para todos os casos (média global de $15,132 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$). Essa variável tem sido amplamente empregada para fins de avaliação do desempenho de plantas a diferentes condições ambientais, uma vez que com ela o teor de clorofilas se correlaciona em forma de decaimento exponencial (Cao, 2000), a espessura da epiderme e do mesofilo foliar se correlacionam negativamente (Cao, 2000), os teores de N, P e K foliares se correlacionam positivamente (Hoffman et al., 2005), a densidade estomática se correlaciona positivamente (Cooper e Qualls, 1967), entre outras variáveis. Neste trabalho, observou-se que houve uma correlação significativa entre *AFE* e a condutância mesofílica (g_m). Aparentemente isso sugere que as folhas com maior *AFE* apresentaram uma estrutura menos restritiva à difusão do CO_2 em seu interior, da câmara subsetomática até os sítios de carboxilação.

A despeito dos inúmeros trabalhos já publicados atestando o incremento da *AFE* em condições de sombreamento aparentemente para aumentar a eficiência na captura de luz e maximizar a assimilação de CO_2 (Valladares et al., 2000; Gommers et al., 2013; Feng e van Kleunen, 2014), há, por outro lado, discussões no sentido da necessidade de se avaliar criticamente se esse é realmente um processo ativo de plasticidade fenotípica voltado à adequação da planta ao ambiente ou se, por outro lado, é apenas uma consequência e por isso uma resposta passiva à redução na disponibilidade do recurso luz (Liu et al., 2016). Por meio de um trabalho de meta-análise e partindo da premissa de que o incremento na *AFE* deveria melhorar o desempenho das plantas (produção de biomassa) em condições de sombreamento, Liu et al. (2016) concluíram que, ao contrário das expectativas, as plantas que tiveram aumentada a *AFE* não eram mais tolerantes à sombra quando comparadas com aquelas que praticamente não alteraram a sua *AFE*.

Em todo caso, a condição de sombreamento reduziu o tamanho das plantas nas espécies utilizadas neste trabalho, apesar de não ter sido realizada uma análise quantitativa de crescimento nesses materiais. Consequentemente, para este caso, é

possível inferir que a incapacidade das plantas em alterar a *AFE* correlacionou-se com tal redução.

De alguma forma, a condição de sombreamento afetou a estrutura do fotossistema II (PSII) causando dano fotoinibitório, posto que as plantas de ambas as espécies sob esse tratamento apresentaram os maiores valores de fluorescência mínima (F_0). É sabido que o incremento no valor de F_0 está associado à inativação ou dano à proteína D1 associada ao PSII (Murchie e Lawson, 2013). Entretanto, esse dano fotoinibitório é passível de ser reparado, uma vez que a proteína D1 é sintetizada enzimaticamente *de novo* e remontada no PSII (Sun et al., 2010).

A eficiência quântica máxima, ou eficiência quântica potencial do Fotossistema II (razão F_v/F_m), um indicador do quanto da energia capturada dos fótons é útil na síntese de NADPH₂ e ATP em folhas adaptadas ao escuro, praticamente foi quase similar entre as espécies (0,754 para o Gonçalves e 0,734 para o Ipê). Em geral, essa relação varia entre 0,75 e 0,85 em folhas saudáveis (Bolhàr-Nordenkamp e Öquist, 1993).

Para ambas as espécies neste estudo, os teores de clorofila *a* e de clorofila *b* reduziram na condição de sombreamento, sem alteração significativa da razão Cl_a/Cl_b que, em média, ficou em 3,34. Essas plantas não apresentaram o padrão geralmente esperado para o efeito da luz sobre os pigmentos, sobretudo pelo fato de que se encontrou uma correlação positiva entre todos os pigmentos cloroplastídicos, o que não é comum, sobretudo entre clorofilas e carotenoides.

O fotossistema II (PSII) está associado aos tilacóides empacotados do cloroplasto (granum) e o complexo coletor de luz, ou complexo antena do PSII (LHCII) contém clorofila *a* e clorofila *b*. Já o fotossistema I (PSI) está associado aos tilacóides não empacotados, os tilacóides do estroma e o complexo antena do PSI (LHCI) contém somente clorofila *b*. Sabe-se que, de forma geral, plantas crescidas sob condições de luz plena apresentam incremento na razão PSI/PSII (Chow et al., 1990) e que mesmo plantas crescidas em condições de sombreamento, com baixa luminosidade, quando transferidas para uma condição de alta irradiância ajustam o fluxo de elétrons do PSII para o PSI com a redução na quantidade de granum do cloroplasto e, conseqüentemente, do PSII e seu complexo antena (Lindahl et al. 1995),

incrementando a razão PSI/PSII e, conseqüentemente, reduzindo a razão clorofila *a*/clorofila *b*.

Contudo, não são mesmo todas as espécies que apresentam exatamente esse padrão de comportamento com relação ao efeito do regime luminoso sobre o teor de clorofilas. Há outras espécies em que o sombreamento causa a redução de pelo menos um tipo de clorofila como se pode observar no caso da redução no teor de clorofila *a* na tangerina Ponkan (*Citrus reticulata* Blanco), fenômeno descrito no trabalho de Grecco et al. (2014). A razão para tal comportamento ainda não está elucidada.

Já com relação ao teor de carotenoides, verificou-se a sua redução nas plantas sombreadas (Tabela 7), sendo este exatamente o comportamento esperado. Os carotenoides são pigmentos acessórios que ajudam a reduzir o problema do excesso de luz, que, não sendo possível ser utilizado na etapa fotoquímica da fotossíntese para geração de NAPH₂ e ATP, tem sua energia dissipada na forma de calor por meio do ciclo das xantofilas (Latowsky et al., 2011). Assim, plantas em condições de sombreamento geralmente apresentam redução nos teores de carotenoides, por não necessitar dos mesmos nessas condições.

Qian et al. (2019) sugerem uma relação universal entre V_{cmax} e Cl_{a+b} , contudo, ainda é necessário entender como se integram as etapas fotoquímica e bioquímica da fotossíntese em função das diferentes espécies vegetais e dos fatores que afetam ambas as etapas posto que, obviamente, não se pode pretender que tal reação seja universal. Para o caso deste trabalho, em particular, tal relação não existiu (Tabela 24A).

Quando avaliadas as variáveis obtidas a partir das curvas de resposta da fotossíntese líquida à luz (curvas $AxDFFA$), verificou-se que a eficiência quântica máxima aparente (Φ) não variou entre as espécies sob os diferentes regimes de luminosidade. Apesar dessa variável vir sendo amplamente empregada como sendo o potencial assimilatório das espécies em função dos seus requerimentos de fótons, Lobo et al. (2013, 2014) apontam que tal consideração é uma falácia, posto que essa variável é determinada a partir da derivada da curva $AxDFFA$ para a condição em que a $DFFA$ é igual a zero, ou seja, quando não é possível haver assimilação de CO₂. Por tal razão, Lobo et al. (2013, 2014) propuseram que tal eficiência fosse avaliada para todo e qualquer valor de $DFFA$ maior que zero. Assim, considera-se que a eficiência quântica máxima aparente entre para o intervalo do ponto de compensação de luz até a

densidade de fluxo fotossinteticamente ativa de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $\Phi_{(PCL_DFFA200)}$ como uma variável mais ecofisiologicamente apropriada. Neste caso, verificou-se que $\Phi_{(PCL_DFFA200)}$ das plantas cultivadas a pleno sol foi 31,18% superior ao daquelas cultivadas em sombreamento, mas aparentemente essa diferença não tem maiores consequências fisiológicas, uma vez que os valores originais das médias são baixos (0,0281 para plantas à pleno sol e 0,0214 para plantas sombreadas) e, em relação ao valor máximo teórico possível de 0,125 (8 fótons por molécula de CO_2 fixada), representam uma redução de 77,52% e de 82,87% para plantas a pleno sol e à sombra, respectivamente.

Outra variável da curva $A \times DFFA$ afetada pelo regime luminoso foi a estimativa assintótica da taxa fotossintética bruta máxima (A_{bmax}), normalmente empregada para avaliar o potencial fotossintético das plantas, porém que Lobo et al. (2013, 2014) igualmente criticam pelo fato da variável representar uma condição apenas hipotética, ou seja, só ocorre para uma condição de densidade de fluxo fotossinteticamente ativo infinita. Nessa variável, nota-se uma redução da ordem de 36,11% nas plantas sombreadas em comparação com as cultivadas à pleno sol. Outra variável sugerida por Lobo et al. (2013, 2014) para ser empregada no lugar de A_{bmax} é a taxa fotossintética líquida de saturação pela luz (A_{max}) que apresentou a mesma tendência observada para A_{bmax} , com uma redução de 37,23% no valor da variável nas plantas sombreadas. Está amplamente documentado que plantas de sombra apresentam menor capacidade fotossintética [expressa por A_{bmax} , ou como proposto por Lobo et al. (2013, 2014), A_{max}] do que plantas de sol e que tal diferença pode ser explicada em parte pelo fato de que sob sombreamento o teor de N foliar é menor (Zhu et al., 2016).

A luz de saturação da fotossíntese quando expressa em termos do valor da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo no qual a taxa fotossintética é igual a 90% da A_{bmax} ($DFFA_{max90}$) ou quando expressa em termos da identificação da saturação considerando-se a resolução instrumental para medição ($DFFA_{max}$, segundo Lobo et al., 2013, 2014), como já era esperado, foram maiores para as plantas cultivadas à plena exposição, com uma redução em torno de 39,8% e de 39,1% nas plantas sombreadas para ambas as variáveis, respectivamente. Lobo et al (2013, 2014) criticam o uso de $DFFA_{max90}$, assim como foi mencionado para os casos de A_{bmax} e de (Φ), por considerarem que essas variáveis não representam aquilo que originalmente se

esperaria delas. Para $DFFA_{max90}$, há casos em que o valor obtido supera a realidade, portanto, é sensato considerar que $DFFA_{max}$ parece ser a variável mais adequada nestes casos. Isso porque em trabalhos para seleção de material vegetal, é possível que a discriminação por $DFFA_{max90}$ difira da que se faça por $DFFA_{max}$ e tendo $DFFA_{max90}$ um valor improvável de ocorrer na natureza, a seleção fica comprometida.

A taxa respiratória no escuro (R_e), assim como a obtida no claro (R_c) foi similar para todos os casos. É sabido que a luz inibe a taxa respiratória em tecidos fotossintetizantes (Villar et al., 1995; Xue et al., 1996), sendo está muito sensível à luz, mesmo com irradiâncias da ordem de $10 - 50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e essa inibição acontece muito rapidamente, sendo que com cerca de 50 s de exposição à luz ela já pode ocorrer (Atkin et al., 1998). Apesar disso, R_e e R_c foram muito próximas, o que pode indicar uma característica particular dessas espécies.

Assim como A_{bmax} [ou como sugerido por Lobo et al. (2013, 2014), A_{max}], a velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) e o fluxo máximo de elétrons na etapa fotoquímica da fotossíntese (J_{max}) são variáveis utilizadas para caracterizar o potencial fotossintético das plantas. É de se esperar que V_{cmax} e J_{max} sejam sempre superiores em plantas cultivadas a pleno sol, em relação a plantas sombreadas. No caso das espécies estudadas, o fato de todas apresentarem resposta similar em relação às variáveis obtidas a partir das curvas $A \times C_c$ indica uma particularidade das mesmas em relação à condição de luz onde crescem, pelo menos quando ainda são pequenas.

Neste trabalho verificou-se nas plantas uma razão J_{max}/V_{cmax} , independentemente da espécie e regime luminoso a que foram expostas, da ordem de $0,9173 \pm 0,1312$ (Figura 5). Apesar do entendimento de que existe uma certa similaridade entre as diferentes espécies vegetais com relação à razão J_{max}/V_{cmax} , independentemente do ambiente em que cresçam, sendo este aspecto conservativo uma propriedade fundamental característica do processo fotossintético (Walker et al., 2014), os valores da razão J_{max}/V_{cmax} , que vêm sendo apresentados pelos diferentes pesquisadores até o momento são bem superiores aos observados neste trabalho.

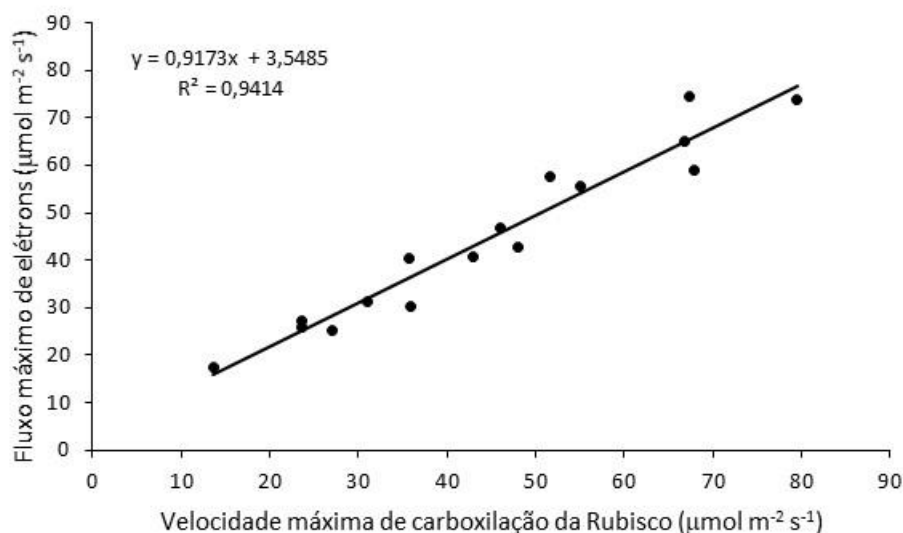


Figura 5 - Relação de dependência do fluxo máximo de elétrons na etapa fotoquímica da fotossíntese em função da velocidade máxima de carboxilação da Rubisco.

6. CONCLUSÃO

A hipótese inicial de que sendo o Gonçalves uma espécie pioneira e por isso deveria se dar melhor sob condições de plena exposição ao sol e pior nas condições de sombreamento e sendo o Ipê uma espécie secundária e por isso deveria apresentar a tendência contrária à do Gonçalves, não se confirmou. Para ambas as espécies, a condição de sombreamento limitou parcial ou em grande medida o desempenho fotossintético, a depender da variável analisada. Fundamentalmente, a taxa fotossintética máxima à luz de saturação e a própria magnitude da luz de saturação, assim como a eficiência quântica máxima foram as variáveis mais afetadas negativamente em ambas as espécies pelo sombreamento.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Atkin, O.K.; Evans, J.R.; Siebke, K. 1998. Relationship between the inhibition of leaf respiration by light and enhancement of dark respiration following light treatment. *Australian Journal of Plant Physiology*, **25**: 437-443.

Bolhàr-Nordenkamp, H.R.; Öquist, G. 1993. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: *Photosynthesis and Production in a Changing Environment. A Field and Laboratory Manual* (D.O. Hall, J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhàr-Nordenkamp, R.C. Leegood, S.P. Long; eds.). Chapman & Hall, London, pp. 193-206.

Ministério de Estado do Meio Ambiente. 2008. Documento: *Lista oficial das espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção*. Brasília – DF. <https://www.mma.gov.br/estruturas/ascomboletins/arquivos/8319092008034949.pdf>

Caemmerer S. 2000. *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. CSIRO Publications, Collingwood - Australia.

Cao, K.-F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 wood species in contrasting light conditions in a Boreal health forest. *Canadian Journal of Botany*, **78**: 1245-1253.

Carvalho, P. E. R. 2010. *Espécies arbóreas brasileiras*. Embrapa Informação Tecnológica. Brasília – DF. **1**: 231-241.

Chazdon, R.L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gap transects. *Oecologia*, **92**: 586-595.

Chow, W.S.; Melis, A.; Anderson, J.M. 1990. Adjustments of photosystem stoichiometry in chloroplasts improve the quantum efficiency of photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **87**: 7502-7506.

Cooper, C.S.; Qualls, M. 1967. Morphology and chlorophyll content of shade and sun leaves of two legumes. *Crop Science*, **7**: 672-673.

Dalmagro, H.J.; Lobo, F.A.; Vourlitis, G.; Dalmolin, A.C.; Antunes Junior, M.Z.A.; Ortíz, C.E.R.; Nogueira, J.S. 2013. Photosynthetic parameters of two invasive tree species of the Brazilian Pantanal in response to seasonal flooding. *Photosynthetica*. **51**: 281-294.

Dwyer, J. M.; Hobbs, R. J.; Mayfield, M. M. 2014. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology*, **95**: 399-410.

Franco, A.C. 2002. Ecofisiologia de Plantas do Cerrado. XIV Congresso Brasileiro da Sociedade Botânica de São Paulo. *Anais UNESP*, **33**: 317-345.

Feng, Y.; van Kleunen, M. 2014. Responses to shading of naturalized and non-naturalized exotic wood species. *Annals of Botany*, **114**: 981-989.

Hoffmann, W.A.; Franco, A.C.; Moreira, M.Z.; Haridasan, M. 2014. Specific leaf area explain differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, **19**: 932-940.

Kautsky H.; Appel W.; Amann H. 1960. Chlorophyllfluoreszenz und kohlenassimilation. *Biochemische Zeitschrift*. **322**: 277-292.

Krause, G. H.; Weiss, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **42**: 313-359.

Kuki, K. N. Oliva, M. A.; Gomes, F. P.; Costa, A. C. 2005. Avaliação da eficiência do dimetilsulfóxido na extração de pigmentos foliares de *Schinus terebenthifolius* e *Cocos nucifera*. In: X Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal e XII Congresso Latino-Americano de Fisiologia Vegetal. *Anais SBFV*.

Latowsky, D.; Kuczyńska, P.; Strzatka, K. 2011. Xanthophyll cycle – a mechanism protecting plants against oxidative stress. *Redox Report*, **16**: 78-90.

Lambers, H.; Chapin, F.S. Pons, T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York. **2**: 95-103.

Lee, D.W.; Oberbauer, S.F.; Johnson, P.; Krishnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H.; Yap, S.K. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany*, New York. **87**: 447-455.

Lindahl, M.; Yang, D.-H.; Anderson, B. 1995. Regulatory proteolysis of the major light-harvesting chlorophyll a/b protein of photosystem II by a light-induced membrane-associated enzymic system. *European Journal of Biochemistry*, **231**: 503-509.

Liu, Y.; Dawson, W.; Prati, D.; Haeuser, E.; Feng, Y.; van Kleunen, M. 2016. Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain high performance when shaded? *Annals of Botany*, **118**: 1329-1336.

Lobo, F. de A.; Paes de Barros, M.; Dalmagro, H.J.; Dalmolin, Â.C.; Pereira, W.E.; Souza, E.C. de; Vourlitis, G.L.; Rodríguez Ortíz, C.E. 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. *Photosynthetica*, **51**: 445-456.

Lobo, F. de A.; Paes de Barros, M.; Dalmagro, H.J.; Dalmolin, Â.C.; Pereira, W.E.; Souza, E.C. de; Vourlitis, G.L.; Rodríguez Ortíz, C.E. 2014. Erratum to: Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. *Photosynthetica*, **52**: 479-480.

Lorenzi, H. 2008. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. *Instituto Plantarum de Estudos da Flora*, **5**: 120-130.

Manter, D.K.; Kerrigan, J. 2004. A/Ci curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. *J. Exp. Bot.*, **55**: 2581-2588.

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

Murchie, E.H.; Lawson, T. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, **64**: 3983-3998.

Ögren, E.; Evans J.R. 1993. Photosynthetic light-response curves I. The influence of CO₂ partial pressure and leaf inversion. *Planta*. **189**: 182-190.

Qian, X.; Liu, L.; Croft, H.; Chen, J. 2019. C3 plants converge on a universal relationship between leaf maximum carboxylation rate and chlorophyll content. *Biogeoscience Discussion*. <https://doi.org/10.5194/bg-2019-228>.

Rabinowitch, E.I. 1951. Photosynthesis and Related Processes. *Interscience*. New York. **2**: 1208-1951.

R Development Core Team 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Sage, R.F. 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective. *Photosynth. Res*, **39**: 351-368.

Sharkey, T.D.; Bernacchi, C.J.; Farquhar G.D.; Singsaas, E.L. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell Environ*, **30**: 1035-1040.

Sharkey T.D. 1985. O₂ - Insensitive photosynthesis in C3 plants. Its occurrence and a possible explanation. *Plant Physiology*, **78**: 71-75

Sun, X.; Fu, T.; Chen, N.; Guo, J.; Ma, J.; Zou, M.; Lu, C.; Zhang, L. 2010. The stromal chloroplast Deg7 protease participates in the repair of photosystem II after photoinhibition in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **152**: 1263-1273.

Taiz L.; Zieger E. 2017. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. Artmed, **6**: 171-190.

Tester, M.; Bacic, A. 2005. Abiotic stress tolerance in grasses. From model plants to crop plants. *Plant Physiology*, **137**: 791 - 793.

Torres Netto, A.; Campostrini, E.; Oliveira, J. G.; Bressansmith, R. E. 2005. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll *a* fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Scientia Horticulturae*, **104**: 199-209.

Valladares, F.; Wright, J.; Lasso, E.; Kitajima, K.; Pearcy, R.W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, **81**: 1925-1936.

Walker, A.P.; Beckerman, A.P.; Gu, L.; Kattge, J.; Cernusak, L.A.; Domingues, T.F.; Scales, J.C.; Wohlfahrt, G.; Wullshleger, S.D.; Woodward, F.I. 2014. The relationship of leaf photosynthetic traits – V_cmax and J_{max} – to leaf nitrogen, leaf phosphorus and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study. *Ecology and Evolution*, **4**: 3218-3235.

Wellburn, A. R. 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, **144**: 307-313

Xue, X.P.; Gauthier, D.A.; Turpin, D.H.; Weger, H.G. 1996. Interactions between photosynthesis and respiration in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* — characterization of light-enhanced dark respiration. *Plant Physiology*, **112**: 1005-1014.

Zhu, S.D.; Li, R.H.; Song, J.; He, P.C.; Liu, H.; Berninger, F.; Ye, Q. 2016. Different leaf cost-benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of subtropical forests. *Annals of Botany*, **117**: 497–506.