

Universidade Federal da Grande Dourados - UFGD
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais – FCBA
Programa de Pós-Graduação em
Biodiversidade e Meio Ambiente - PPGBMA

Ecofisiologia e crescimento inicial de *Inga vera* Willd. sob níveis de sombreamentos e regimes
hídricos

Wállas Matos Cerqueira

Dourados-MS

07/03/2022

Universidade Federal da Grande Dourados - UFGD
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais – FCBA
Programa de Pós-Graduação em
Biodiversidade e Meio Ambiente - PPGBMA

Wállas Matos Cerqueira

**ECOFISIOLOGIA E CRESCIMENTO INICIAL DE *Inga vera* WILLD. SOB NÍVEIS DE
SOMBREAMENTOS E REGIMES HÍDRICOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de MESTRE EM BIODIVERSIDADE E MEIO AMBIENTE.

Área de Concentração: Conservação dos Recursos Naturais

Orientadora: Dr^a. Silvana de Paula Quintão Scalon

Dourados-MS

07/03/2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Biblioteca Central da UFGD, Dourados, MS, Brasil

C416e	<p>Cerqueira, Wállas Matos.</p> <p>Ecofisiologia e crescimento inicial de <i>Inga vera</i> Willd. sob níveis de sombreamentos e regimes hídricos. / Wállas Matos Cerqueira. – Dourados, MS: UFGD, 2022.</p> <p>Orientadora: Prof. Silvana de Paula Quintão Scalon.</p> <p>Dissertação (Mestrado em Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Meio Ambiente) – Universidade Federal da Grande Dourados.</p> <p>1. Ingá. 2. Plasticidade. 3. Luminosidade. 4. Água. 5. Prolina. 6. Proteína. 7. IQD. 8. Metabolismo fotossintético. I. Título.</p>
-------	--

©Todos os direitos reservados. Permitido a publicação parcial desde que citada a fonte.

“ECOFISIOLOGIA E CRESCIMENTO INICIAL DE *Inga vera* Willd. SOB NÍVEIS DE
SOMBREAMENTOS E REGIMES HÍDRICOS”

POR

WÁLLAS MATOS CERQUEIRA

DISSERTAÇÃO APRESENTADA À UNIVERSIDADE FEDERAL DA GRANDE
DOURADOS (UFGD), COMO PARTE DOS REQUISITOS EXIGIDOS PARA
OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM BIODIVERSIDADE E MEIO AMBIENTE -
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: “CONSERVAÇÃO DOS RECURSOS NATURAIS”.



PROF.^a DR.^a SILVANA DE PAULA QUINTÃO SCALON
ORIENTADORA – UFGD



PROF.^a DR.^a CLÁUDIA ROBERTA DAMIANI
MEMBRO TITULAR – UFGD



PROF. DR. ETENALDO FELIPE SANTIAGO
MEMBRO TITULAR – UEMS

Aprovado em 07 de março de 2022.

Aos meus pais,

Edna Matos Mendes e Josebeto Santana Cerqueira

E meus irmãos,

André Matos Cerqueira e Eduarda Matos Cerqueira

DEDICO

AGRADECIMENTOS

O caminho percorrido até o fim da conclusão deste curso foi árduo, mas quem disse que fazer ciência é fácil? Demonstrar em poucas linhas o sentimento de gratidão que emana em meu coração é um dos maiores desafios no presente momento. Admito que sem ajuda de pessoas que citarei nestas páginas este trabalho seria incompleto e de nada valeria.

Portanto, inicio agradecendo aos meus pais, Edna Matos Mendes e Josebeto Santana Cerqueira, pelo amor, incentivo, dedicação e ensinamentos que levarei até o findar dessa vida e que nenhuma universidade pode me dar. Mãe, obrigado por acreditar em mim, sem a senhora eu não conseguiria seguir firme. Obrigado por tantas vezes que me ouviu e me acalmou em meio a crises de ansiedade e me recolocou no “eixo”, sempre foi e sempre será meu porto seguro. Obrigado por sempre lutar por mim e por meus irmãos, a consolidação em subir mais um degrau na busca do saber vem das lutas travadas para que eu e meus irmãos tivessem uma boa educação. Obrigado pai, por todo o suporte que me foi oferecido desde o dia em que eu comecei a cursar Biologia. Espero ser orgulho pra vocês assim como tenho orgulho de dizer que são meus pais.

Aos meus cúmplices, Eduarda Matos, André Matos, Neuryelen Santos e Thalyta Ortiz. Em especial, a Eduarda Matos, a qual eu tenho uma relação de irmão que é quase impossível de explicar tamanha conexão, afinal, nossa conexão supera Wifi, a Neury que não é minha irmã biológica, mas é minha irmã de alma, minha companheira de kitnet, amiga pra tudo, sem você tudo seria mais difícil, obrigado pelos inúmeros abraços, carinhos, risadas e pelas várias conversas que tivemos.

Minha eterna gratidão para meus colegas e amigos de grupo de pesquisa; Cleberton Correia, João Almeida, Vanda Maria, Aline Linné e Juliana Sivério, agradeço de todo coração por todo suporte que foi me dado quando mais precisei, principalmente nas análises de enzimas, peneirando terra, passando calor fazendo as análises de campo e acordando cedo para me ajudar, como eu disse no primeiro parágrafo, ciência não se faz sozinho e sem ajuda de vocês com certeza essa pesquisa não seria possível.

À toda família pelo incentivo

À minha orientadora e professora, Silvana de Paula Quintão Scalon, profissional exemplar e de extrema competência. Minha eterna gratidão por todos os ensinamentos que foram compartilhados.

A todos os meus professores que contribuíram de alguma forma para minha formação e que são minhas inspirações. Em destaque, Etenaldo Felipe Santiago, Mônica Mungai Chacur, Míriam Xavier e Elizangela Leite Vargas, especialmente ao professor Felipe, por me apresentar e me acompanhar nos primeiros passos na botânica e a todos os outros por me mostrar a nobre função da pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa e à UFGD pela estrutura necessária à realização dos experimentos.

Ao Programa de Pós Graduação em Biodiversidade e Meio Ambiente pela oportunidade e à banca por participar deste momento tão importante pra mim.

Imensamente grato a todos que estiveram presentes direta ou indiretamente na minha vida, que tornaram o caminho mais tranquilo e o riso fácil!

EPÍGRAFE

"Para mim basta contemplar o mistério da vida consciente perpetuando-se pela eternidade, refletir sobre a maravilhosa estrutura do universo que mal conseguimos vislumbrar, e tentar humildemente compreender uma parte ainda que infinitesimal da inteligência manifesta na natureza."

ALBERT EINSTEIN

RESUMO GERAL

Inga vera Willd. ou comumente conhecida como ingá, é uma espécie com potencial medicinal e alimentício com efetiva contribuição nos serviços ecossistêmicos. Objetivou-se avaliar o efeito de níveis de sombreamento e regimes hídricos no metabolismo fotossintético e qualidade de mudas de *I. vera*. Mudas de ingá foram cultivadas sob três regimes hídricos, baseadas nas capacidades de retenção de água do substrato (CRS): 50%, 75% e 100% e três níveis de sombreamento (0% – pleno sol, 30% e 70%) e avaliadas em três períodos, sendo: 25 e 50 dias após a submissão dos regimes hídricos. Após esse período, realizou-se a manutenção de 70% de CRA em todas as plantas por 30 dias, caracterizando o período de recuperação (REC). Foram avaliadas as características de índice de clorofila a, b e total, comprimento da parte aérea e de raiz, área foliar, índice de qualidade de Dickson (IQD), teor de prolina, atividade enzimática da peroxidase e teor de proteína total. Houve redução na taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), eficiência de carboxilação da Rubisco (A/C_i), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência quântica fotoquímica potencial do fotossistema II (F_v/F_m), eficiência de conversão de energia absorvida (F_v/F_0) e produção quântica basal dos processos não fotoquímicos (F_0/F_m) em mudas cultivadas a pleno sol em todos os períodos de avaliação, independente do regime hídrico. Os maiores valores do conteúdo relativo de água (CRA) nas folhas de *I. vera*, foram observados em 70% de sombreamento após REC e a eficiência do uso da água (EUA) não diferiu estatisticamente entre os tratamentos para o mesmo período. Verificou-se o aumento dos índices de clorofila a, b e total em mudas cultivadas em sombra. De modo geral, as maiores médias de área foliar (AF) foram verificadas em mudas cultivadas a 30% de sombra independente do regime hídrico. O comprimento de raiz (CR) apresentou efeito isolado com os períodos de avaliação e tratamentos, com maiores valores sob 0% de sombreamento e com 100% da CRS (62,88 cm). Mudas cultivadas sob pleno sol e 30% de sombreamento apresentaram maiores índices de qualidade (IQD). Quanto a atividade osmoprotetora nas raízes e folhas de *I. vera* cultivadas em 0% e 30% com menor CRS, de modo geral, verificou maiores concentrações de prolina. Em relação as atividades antioxidantes, a atividade da enzima peroxidase nas folhas de *I. vera* apresentou maiores variações entre os tratamentos quando comparadas com as raízes. Mudas sob 30% de sombreamento e 75% da CRS tiveram maiores concentrações de proteína total em folhas e raízes. O sombreamento mitigou o efeito da baixa disponibilidade hídrica em mudas de *I. vera* mantendo elevada a taxa fotossintética e, quando cultivadas sob pleno sol (com até 75% de CRS) e 30% de sombreamento, apresentaram maior qualidade e vigor das mudas não sendo observadas nestas condições danos significativos no aparato fotossintético.

Palavras-Chave: ingá, plasticidade, luminosidade, água, prolina, proteína, IQD, metabolismo fotossintético.

GENERAL ABSTRACT

Inga vera Willd. is a species of great medicinal and food potential with an effective contribution to ecosystem services. The objective of this work was to evaluate the effect of shading levels and water regimes on photosynthetic metabolism and quality of *I. vera* seedlings. The seedlings were cultivated under three water regimes, based on the substrate's water retention capacities (CRS): 50%, 75% and 100% and three levels of shading (0% - full sun, 30% and 70%) and evaluated in three periods, being: 25 and 50 days after the submission of the water regimes. After this period, 100% CRA was maintained in all plants for 30 days, characterizing the recovery period (REC). The characteristics of gas exchange, chlorophyll a fluorescence, relative water content, chlorophyll a, b and total index were evaluated. Dickson quality index (DQI), proline content, peroxidase enzymatic activity and total protein content. There was a reduction in photosynthetic rate (A), stomatal conductance (gs), transpiration (E), Rubisco carboxylation efficiency (A/Ci), internal CO₂ concentration (Ci), potential photochemical quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm), efficiency of absorbed energy conversion (Fv/F0) and basal quantum production of non-photochemical processes (F0/Fm) in seedlings grown in full sun in all evaluation periods, regardless of the water regime. The highest values of relative water content (CRA) in *I. vera* leaves were observed at 70% of shading after REC and the water use efficiency (WAE) did not differ statistically between treatments for the same period. There was an increase in the levels of chlorophyll a, b and total in seedlings grown in shade. In general, the highest averages of leaf area (AF) were observed in seedlings grown at 30% shade regardless of the water regime. The root length (CR) showed an isolated effect with the evaluation periods and treatments, with higher values under 0% of shading and with 100% of CRS (62.88 cm). Seedlings grown under full sun and 30% shading showed higher quality indices (IQD). As for the osmoprotective activity in the roots and leaves of *I. vera* cultivated at 0% and 30% with lower CRS, in general, higher concentrations of proline were found. Regarding the antioxidant activities, the activity of the enzyme peroxidase in the leaves of *I. vera* showed greater variations between treatments when compared to the roots. Seedlings under 30% shading and 75% CRS had higher concentrations of total protein in leaves and roots. The shading mitigated the effect of low water availability in *I. vera* seedlings, keeping the photosynthetic rate high and, when cultivated under full sun (with up to 75% CRS) and 30% shading, they showed higher seedling quality and vigor, not being observed under these conditions significant damage to the photosynthetic apparatus.

Keywords: ingá, plasticity, luminosity, water, proline, protein, IQD, photosynthetic metabolism.

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	ii
GENERAL ABSTRACT	iii
1. REVISÃO DE LITERATURA	1
1.1 <i>Inga vera</i> Willd.	1
1.2 Fatores ambientais no desenvolvimento de plantas: luz natural e sombreamento artificial.	6
1.3 Respostas de plantas ao déficit hídrico	9
2. OBJETIVOS.....	13
2.1 Objetivo geral.....	13
2.2 Objetivos específicos.....	13
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	14
4. CAPÍTULO I: COMO O METABOLISMO FOTOSSINTÉTICO DAS MUDAS DE <i>Inga vera</i> WILLD. RESPONDE AO SOMBREAMENTO E DISPONIBILIDADES HÍDRICAS?.....	25
Resumo.....	26
4.1 Introdução.....	27
4.2 Material e Métodos.....	29
4.3 Resultados	34
4.4 Discussão.....	39
4.5 Conclusão.....	43
4.6 Referências bibliográficas	44
5. ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO DE MUDAS DE <i>Inga vera</i> WILLD. SOB CONDIÇÕES LUMINOSAS E HÍDRICAS.....	51
Resumo.....	52
5.1 Introdução.....	53
5.2 Material e métodos	55
5.3 Resultados	59
5.4 Discussão.....	67
5.5 Conclusão.....	71
5.6 Referências bibliográficas	72

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	77
<i>APÊNCIDE A.....</i>	<i>78</i>
<i>APÊNDICE B.....</i>	<i>79</i>
<i>APÊNCIDE C.....</i>	<i>80</i>

1. REVISÃO DE LITERATURA

1.1 *Inga vera* Willd.

Inga vera Willd. conhecida popularmente como ingá, ingá-garça, ingá-taquaritinga ou ingá-banana pertence à família Fabaceae sendo esta família classificada como uma das mais importantes economicamente das angiospermas, tem 730 gêneros com aproximadamente 19.400 espécies (PENNINGTON, 1997; GARCIA, 1998; SOUZA e LORENZI, 2008).

Existem algumas discrepâncias sobre a origem natural de *I. vera*. alguns autores apontam que a espécie poderia ter sido introduzida pelo cultivo desde o Leste de Cuba, passando pela Jamaica até Porto Rico (LITTLE, 1964; CRANE, 1984). Entretanto, devido às várias características semelhantes de algumas espécies de Honduras e México e ausência nas Antilhas, outros propõem que sua origem natural é da América Central, indicando que a espécie sofreu especiação por isolamento (PITTIER, 1929; FORS, 1965; LEON, 1966).

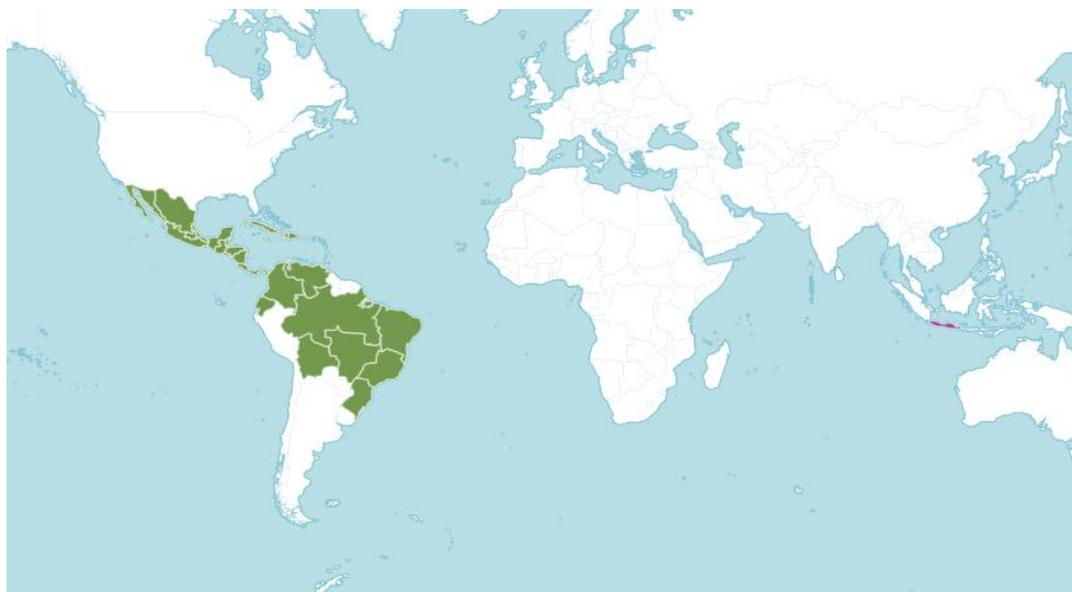


Figura 1 – Distribuição de *Inga vera* Willd. Cor verde = nativa; cor roxa = introduzida. Fonte: Kew Royal Botanic Gardens. Disponível: <<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:1006087-2>> Acesso em 07 de março de 2022.

No Brasil, está distribuída geograficamente no Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste e Sul, além de ser encontrada nos biomas Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica

(CARVALHO, 2003; LORENZI et al., 2006; MARTINS, 2011; BIESKI et al., 2012, FREIRE et al., 2013).

A espécie se desenvolve em climas tropicais e subtropicais, geralmente são encontradas em zonas tropicais úmidas (seletiva higrófila), cresce em diferentes tipos de solo e, tratando-se da topografia, pode ocorrer em até 1.000 metros acima do nível do mar, mas geralmente se desenvolve às margens de rios (LITTLE, 1964). No entanto, estudos relataram que a espécie pode ocorrer em áreas secas e florestas secundárias (FELFILI et. al., 1992; JOLY, 1993; BILIA et al., 1998; CARVALHO, 2008; TAMASHIRO e ESCOBAR, 2016).

No bioma Cerrado, *I. vera* predomina em áreas úmidas como florestas ripárias, por exemplo, as florestas de galeria (inundável e não inundável), e mesmo em áreas mais secas nas matas ciliares, sendo ainda espécie de relevada importância ecológica em áreas sujeitas a diferentes níveis de inundação no pantanal (DAMASCENO-JUNIOR et al., 2005), apresenta plasticidade morfofisiológica como lenticelas no caule (hipertrofia lenticelar, para períodos de alagamento) e raízes adventícias para tolerância do clima sazonal do ecossistema com períodos de seca e outros de alagamento (JOLY, 1993; CARVALHO, 2008; SILVA et al., 2012; FERNANDES, 2013).

Descrição botânica

Inga vera Willd. é classificada como pioneira (PENNINGTON, 1997; GARCIA, 1998) e semidecídua, podendo alcançar de 3 a 25 metros de altura e sua copa tem forma arredondada. O tronco é reto, cilíndrico e lenticelado. O suber tem coloração marrom e pode ser extraído tanino para curtir couro ou conservar redes de pesca. Internamente, o tronco tem coloração avermelhada.

Os galhos são terminais com presença de tricomas, as folhas são compostas paripinadas, com estípulas de 1,5-5 mm, lanceoladas, tomentosas, caducas com pecíolo cilíndrico a marginado, tomentoso de 7-25 mm, raque foliar de 4,5-15 cm, alado, tomentoso, ala terminal com 10-18 mm de largura, folíolos de 4-8 pares, terminais, elípticos e obovais com ápice atenuado a obtuso e margem não revolta, base aguda e arredondada, assimétrica, pubescente ou glabrescente, e tomentoso na face abaxial, apêndice terminal ausente, nectários sésseis a curto-estipitados, pateliformes, circulares (CARVALHO, 2008, URBANETZ et al., 2010; TAMASHIRO e ESCOBAR, 2016).

O ingá floresce de setembro a novembro e frutifica de fevereiro a julho. Apresenta inflorescência espiciforme a racemosa, ramiflora, axiliar, pedúnculo de 0,5-3 cm, raque floral com 1,5-5 cm, brácteas com 1-7 mm arredondadas, tomentosas, caducas; botões florais oblongos (TAMASHIRO e ESCOBAR, 2016).

Na inflorescência apenas uma ou duas flores se abrem por dia e a antese ocorre ao amanhecer, murchando durante o dia. As flores são sésseis a curto-pediceladas, apresenta cálice tubuloso com 5 sépalas de 6-20 mm, tomentosas, lacínicas regulares e agudas (Figura 2). A corola é infundibuliforme com 5 pétalas brancas de 10-30 mm com serícias externamente. Tem muitos estames (50-100) de 3-7,4 cm, brancos e glabros, tubo estaminal de 9-28 mm, gineceu carpelar, ovário sésil com 8-20 óvulos, glabro, estilete exserto, glabro e estigma funiliforme (TAMASHIRO e ESCOBAR, 2016).



Figura 2- Detalhes de flores de *I. vera* (a) e ramo com inflorescência (b). Fotos: Wállas Matos Cerqueira, 2021.

O fruto é leguminoso, ligeiramente cilíndrico, indeiscente, coriáceo e tomentoso, com 8-18 cm de comprimento, com coloração verde e verde-amarelado na maturação (Figura 3) e, segundo Silva et al. (2012) o mesmo é responsável pela identificação da espécie. As sementes são vivíparas e a raiz primária pode emergir no interior do fruto, quando ainda estiver na árvore, pode conter até 8 sementes oblongas e são envoltas por um arilo branco mucilaginoso adocicado (JANZEN, 1967; PINTO, 1970; MUÑIZ-MELÉNDEZ, 1978; CARVALHO, 2008; MARTINS, 2009).

Além disso, por se tratar de sementes recalcitrantes com germinação do tipo hipógea, não toleram a seca e apresentam porcentagem germinativa de 80%. A viabilidade da semente é curta, não ultrapassando duas semanas. Alguns estudos indicam que a melhor forma de conservar a longo prazo é a conservação *in vitro* (HARTMANN & KESTER, 1976; FAIAD et al., 1998; GOMES, 2003; STEIN et al., 2007).

No estudo de Junglos (2016), observou-se que sementes de ingá induzidas à submersão toleram aproximadamente 20 dias em condição de hipóxia e apresentaram aumento nas variáveis de porcentagem de germinação, índice de velocidade de germinação, tempo médio de germinação, o comprimento da raiz, parte aérea, o diâmetro do coleto, as massas frescas e secas de sistema subterrâneo (cotilédone + raiz) e parte aérea. Entretanto, para a condição de anóxia, o mesmo relata que as variáveis reduziram ao longo do tempo, mas concluiu afirmando que as sementes sobreviveram em ambas condições.

As raízes do ingazeiro tendem a serem superficiais e, assim como outras Fabaceae, o ingá está associado simbioticamente com bactérias do gênero *Rhizobium* que produz nódulos nas raízes e tem função de fixar nitrogênio, sendo muito importante para o ciclo biogeoquímico do nitrogênio. Essa associação simbiótica promove o crescimento e aumento da produção fitoquímica, além de substituir parcialmente fertilizantes para produção de mudas (LEON, 1966; HERRERA, 1993; MAIA et al., 2010; LIMA et al., 2015).

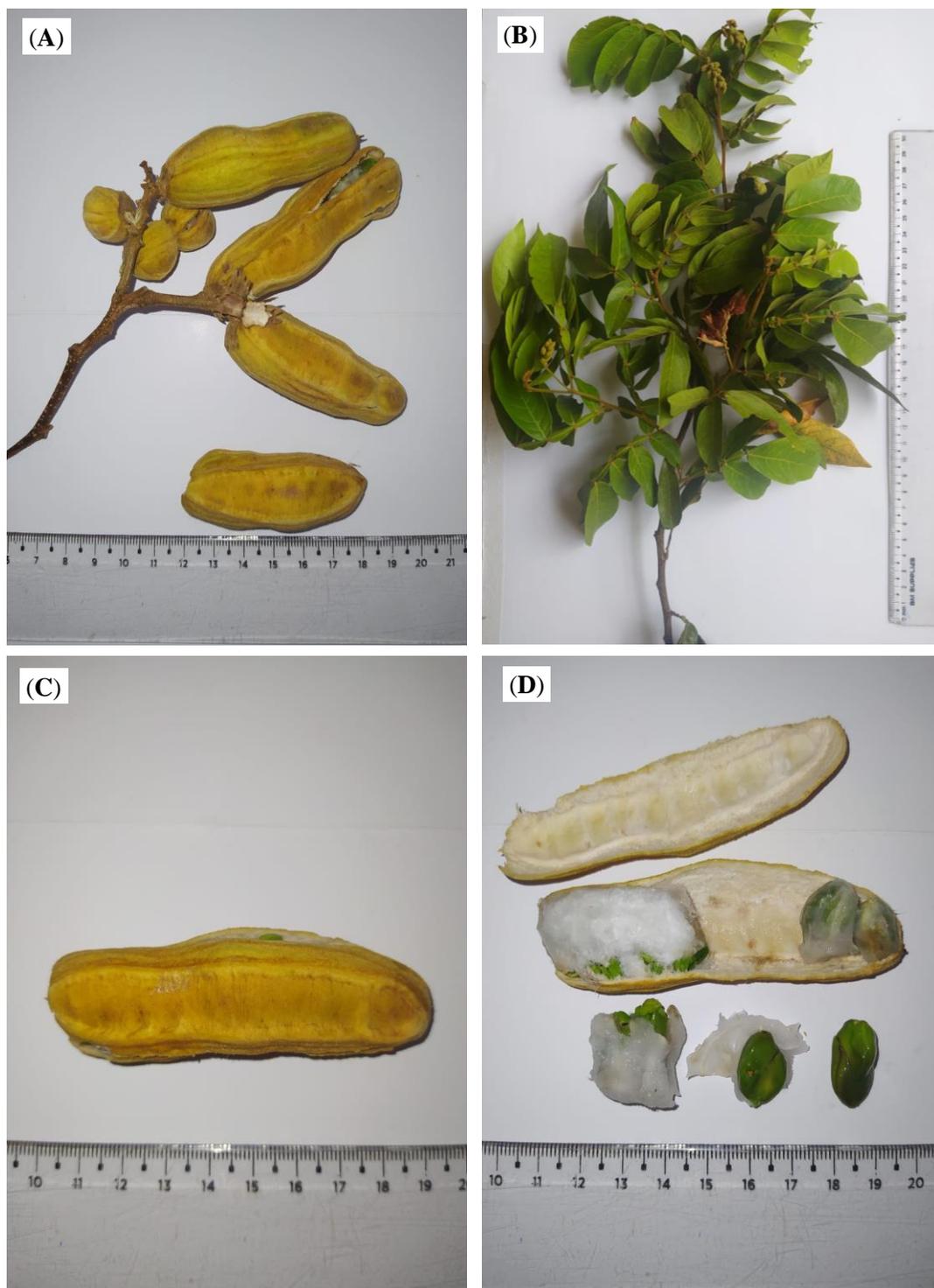


Figura 3 – Frutos de *I. vera* (a) ramo com frutos em desenvolvimento (b) detalhes de fruto (c) fruto aberto e detalhes de arilo envolto na semente e semente sem arilo (d). Fotos: Wállas Matos Cerqueira, 2021.

Uso sustentável e extrativista

Além de ser uma ótima frutífera, o ingá também é medicinal (SIQUEIRA-FILHO, et al., 2009) sendo utilizado para fins terapêuticos como compressas da casca do caule e cataplasmas. (RODRIGUES & CARVALHO, 2001). Além disso, por meio de pesquisas em extratos foliares de *I. vera*, detectou teores de compostos fenólicos, ácido gálico, ácido elágico e taninos. Em polpas e sementes, foram detectados teores de compostos bioativos (substâncias antioxidantes) em extratos vegetais (250 mg/kg) que agem sobre os níveis de prostaglandinas (ação gastroprotetora) protegendo danos causados por etanol e indometacina (NESELLO, et al., 2017).

O ingá é uma espécie indicada para recobrimento com a finalidade de serem utilizadas em áreas degradadas (ZAVISTANOVICZ, 2017). Segundo Guarino et al. (2020), espécies de recobrimento apresentam rápido crescimento e tem função de cobrir (sombrear) o solo e controlar o avanço de espécies invasoras e exóticas competitivas.

No estudo de Ubessi-Macarini et al. (2011), afirmam que a espécie também é utilizada como produto alimentício, apícola, ornamental e medicinal. As partes da planta mais utilizadas são: frutos, flores e tronco. De acordo com o estudo a espécie tem alto valor de uso sustentável por comunidades ribeirinhas e extrativistas.

O fruto é consumido *in natura* por comunidades locais sendo muito apreciado por aves, morcegos, abelhas, entre outros agentes dispersores, além disso, pode ser consumido por primatas, roedores e peixes, sendo sua dispersão zoocórica e/ou hidrocórica (CARVALHO, 2008; MARTINS, 2009; SILVA et al., 2012; DE OLIVEIRA FURLAN et al., 2017).

A madeira é considerada pouco resistente, além de ser bastante suscetível a cupins. De forma geral, é utilizada para confecção de móveis, caixotes, em carpintaria, produção de papel, lápis, fósforo, lenha e carvão (CARVALHO, 2008; TAMASHIRO & ESCOBAR, 2016).

1.2 Fatores ambientais no desenvolvimento de plantas: luz natural e sombreamento artificial.

A luz é um dos componentes físicos do ambiente e fonte de energia para toda a vida na terra. As plantas terrestres, juntamente com as algas, compreendem os produtores primários

capazes de converter parte da energia luminosa proveniente da radiação solar, em energia química, por meio de complexas reações (BEGON, 2007; BRANDIMARTE, 2014).

Dessa forma, a luz exerce múltiplas funções sobre as plantas, que envolvem desde a conversão de energia química por meio da fotossíntese, como também implica em fator físico essencial na interação planta/ambiente, por representar o estímulo desencadeador de respostas biológicas de curto e longo prazo, detecção das mudanças no ambiente, e ainda a regulação do relógio biológico (ODUM, 1971; RICKLEFS, 2003; TAIZ et al., 2017).

A luz é detectada por moléculas receptoras denominadas de fotorreceptores e são responsáveis por dar início às reações de sinalização. Sendo assim, tais mecanismos de sinalização são envolvidos nas fotorrespostas capazes de promover a fotomorfogênese da planta (CHRISTIE & MURPHY, 2013; TAIZ et al., 2017).

As plantas absorvem luz por meio de fotorreceptores, cujo grupo cromóforo é sensível a diferentes comprimentos de onda do espectro eletromagnético. Desse modo, fotorreceptores como os fitocromos, permitem o entendimento da especificidade do comprimento de onda na resposta biológica à luz solar, uma vez que são relatadas a absorção da radiação visível azul e vermelha nos comprimentos 600-750 e 350-500 nm, respectivamente (TAKALA et al., 2014, TAIZ et al., 2017).

As fotorrespostas são acionadas pela qualidade da luz ou das propriedades espectrais da energia absorvida e as plantas aclimatam-se às diferentes intensidades de irradiação solar no ecossistema (BUNCE, 2016). A radiação insuficiente em termos de energia, ou inadequada quanto aos comprimentos de onda, assim como o excesso de luz podem resultar em danos irreparáveis na maquinaria fotossintética (LIMA, 2015; TAIZ et al., 2017).

No ambiente, as plantas que crescem ao ar livre estão sujeitas a diferentes radiações devido às interceptações de luz pelo dossel e estratos florestais (TAIZ et al., 2017; ARAGÃO et al., 2014). Do fornecimento de energia solar total somente 5% é convertida em carboidratos pelas plantas, pois a luz que incide sob a superfície foliar, metade é refletida, e o restante é dissipada como calor e utilizada nos processos metabólicos (TAIZ et al., 2017).

De modo geral, os órgãos vegetativos das plantas apresentam alta plasticidade, respondendo de modo adaptado (fenótipo adaptado) às flutuações do meio (integração genótipo/ambiente). Desta forma, folhas que são diferenciadas em condições de luz plena, geralmente, apresentam características distintas daquelas de ambientes sombreados, as quais frequentemente, são menores, de mesófilo mais desenvolvido, com várias camadas de células paliçádicas, além de aumentar a

assimilação de CO₂, devido à maior produção de enzima carboxilativa (Ribulose-1,5-bifosfato-carboxilase / oxigenase- Rubisco) e dissiparem a energia com maior eficiência. Enquanto que, folhas de ambientes sombreados tendem a serem maiores e tenras com mesófilos menos desenvolvidos, apesar de possuírem mecanismos adicionais para captura de luz, como clorofila total por centro de reação (TAIZ et al., 2017; MATHUR et al., 2018).

Compreender as respostas das espécies vegetais à luminosidade é primordial, principalmente na fase de crescimento inicial por apresentarem possíveis mudanças morfofisiológicas, que irão determinar o sucesso ou não no estabelecimento inicial e da produção vegetal ao longo da vida da planta (WHATLEY & WHATLEY, 1982; AMO, 1985; LIANCOURT et al., 2015; GU et al., 2017). Portanto, pesquisas têm sido realizadas utilizando diferentes níveis de luminosidade como o sombreamento artificial, para compreender a dinâmica das espécies vegetais, visando sua utilização na regeneração de áreas em diferentes estágios de degradação ambiental, além de obter novas informações acerca da espécie (SCOFFONI et al., 2015; SANTOS et al., 2017).

O sombreamento artificial é uma prática bastante utilizada na produção vegetal, sendo aplicado por meio de telas do tipo sombrite[®] proporcionando diferentes níveis de sombreamento capazes de atenuar a incidência solar, reduzindo a temperatura e auxilia na uniformidade de mudas nas casas de vegetação (AZEVEDO et al., 2015; AMARAL et al., 2018).

A utilização do sombreamento artificial permite obter informações acerca do comportamento ecofisiológico de diferentes espécies vegetais na fase inicial de desenvolvimento. Essas informações são relevantes auxiliar na identificação de possíveis exigências ou plasticidade de aclimatação quando plantas são submetidas à condições diferentes das quais são expostas no ambiente natural (NERY et al., 2011; LENHARD et al., 2013; AJALLA et al., 2014; BARTIERES et al., 2020; JESUS et al., 2021; LINNÉ et al., 2021).

Pesquisas recentes demonstraram que a produção de mudas em viveiro sombreado, afetou positivamente a taxa de crescimento e a qualidade das plantas de diferentes espécies como *Curatella americana* (DALMOLIN et al., 2015) *Bertholletia excelsa* Blonp (ALBUQUERQUE et al., 2016) e *Lonchocarpus cultratus* (Vell.) AVG Azevedo & HC Lima (BARBEIRO et al., 2018). Parâmetros como teor de clorofila, fluorescência e trocas gasosas, também foram afetados positivamente em condições sombreadas em mudas de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook

(DE SOUZA PINTO et al., 2017) além de apresentarem atividade antioxidante (GIL et al., 2019; BARTIERES et al., 2021).

O desenvolvimento de mudas aclimatadas na fase de crescimento inicial, em condições de sombra, sugere que muitas espécies apresentam plasticidade/tolerância fisiológica, sob condições de sombreamento diferentes da condição natural à qual estão adaptadas, pois em alguns estudos foram verificados comportamentos edafoclimáticos em condições de casas de vegetação com espécies heliófitas ou secundária inicial (FELFILI et al., 1999; ALMEIDA et al., 2005; SCALON et al., 2008; FERREIRA et al., 2012; PACHECO et al., 2013; BARBOSA et al., 2021) sendo assim, o sombreamento artificial pode contribuir no desenvolvimento inicial de plantas.

1.3 Respostas de plantas ao déficit hídrico

Os cenários climáticos atuais preveem que devido às mudanças climáticas globais, aumento da temperatura média em 2°C e da aridez, sendo assim, possivelmente ocorrerá diminuição na disponibilidade de água (DAI, 2012), principalmente nas zonas áridas e semiáridas do Brasil (IPCC, 2014). De acordo com Allen et al. (2010), essas alterações climáticas levam a menor disponibilidade de água para as plantas, mesmo àquelas que apresentam adaptação à baixa disponibilidade hídrica e, quanto mais episódios de déficit hídrico mais restritivas serão as condições de desenvolvimento para as plantas.

As plantas crescem e se reproduzem nos diferentes ecossistemas e são influenciadas pelas pressões ambientais locais, além de serem expostas à diferentes fatores abióticos (TAIZ et al., 2017). Esses fatores abióticos podem afetar negativamente a produção e crescimento vegetal por representarem condições longe do ótimo de desenvolvimento (ATKINSON & URWIN, 2012).

As condições ambientais adversas limitam o alcance do pleno potencial genético dos vegetais (TAIZ et al., 2017), por exemplo, a baixa disponibilidade hídrica no solo causa efeitos negativos no crescimento da planta (SANTOS, 2017), pois ocorre quando não há água suficiente na rizosfera capaz de atender às suas funções biológicas e, conseqüentemente, em determinado momento a água transpirada ultrapassará a absorvida, caracterizando o déficit hídrico (LAWLOR & CORNIC, 2002).

O desequilíbrio causado pela baixa disponibilidade no *status* hídrico (déficit hídrico), a depender de sua intensidade e tempo de duração pode levar a planta ao-estresse. Segundo Taiz et

al. (2017) em condição ambiental desfavorável, a permanência de fatores (fatores de estresse) que impedem a planta de atingir seu potencial genético pleno (crescimento vegetativo e potencial reprodutivo) é caracterizado como condição de estresse. Quando o organismo vegetal é submetido à condição de estresse são observadas as respostas que variam de acordo com o tipo, a intensidade, tempo de duração do estresse e da tolerância e/ou plasticidade fenotípica (LARCHER 2000; NOBREGA et al., 2020).

Quando dois ou mais fatores de estresse atuam de modo simultâneo, é comum a ocorrência do sinergismo, identificado por meio da amplificação das respostas de estresse ou a identificação destas quando os fatores atuam em conjunto, estando ausentes quando estes atuam de forma isolada sobre o organismo (RONQUIM, et al., 2013).

Ao contrário do ingá que tem seletividade por ambientes úmidos (seletiva higrófila), as plantas xerófitas são adaptadas geneticamente para tolerar a baixa disponibilidade hídrica no solo, diferente daquelas espécies, como a deste estudo, que precisam aclimatar-se à condição de déficit. Mesmo em condições adversas, algumas espécies apresentam plasticidade fenotípica quando sob déficit hídrico (MELO, 2018) por meio de ajustamento osmótico, acumulando solutos orgânicos como aminoácidos e açúcares (ASHRAF & FOOLAD, 2007, BUCCI et al., 2008, SILVA et al., 2009), que retardam a dessecação dos tecidos.

Para plantas mesófitas, a tolerância ao estresse hídrico é limitada, reiterando a importância da água que, dentre outros aspectos, implica em meio de transporte e distribuição de metabólitos, além de seu efeito nas reações bioquímicas, como reagente, solvente de sais e açúcares, dentre outros. Portanto, sua deficiência afetará quase todos os processos metabólicos nestas plantas (SÁNCHEZ-DÍAZ & AGUIRREOLEA, 2008).

O déficit hídrico (DH) está associado aos ambientes com baixa pluviosidade e/ou com uma distribuição irregular de chuva. O DH induzido pelas flutuações ambientais desencadeia diversos transtornos fisiológicos e bioquímicos nas plantas sendo causado por períodos intermitentes ou contínuos de acordo com o clima, área geográfica e tipo e manejo do solo (SANTOS & CARLESSO, 1998, MALIVA & MISSIMER 2012, TAIZ et al., 2017).

De forma geral, causa efeitos primários como desidratação celular, redução do potencial hídrico e resistência hidráulica (TAIZ et al., 2017). A desidratação celular afeta negativamente o potencial hídrico (Ψ_w), reduzindo a turgescência e volume da célula. Isso ocorre, pois a rota

apoplasto torna-se mais negativa do que a simplasto (resistência hidráulica) (GONÇALVES et al., 2009; TAIZ et al., 2017).

Além dos efeitos primários, o DH causa outros efeitos secundários como redução da expansão celular (DAVIES et al. 1986, SHAO et al., 2008, CAMPELO et al., 2018), redução das atividades celulares e metabólicas, fechamento estomático, (CHEN et al., 2010; NASCIMENTO et al., 2011; SCALON et al., 2011; LLUSIA et al., 2016; FREITAS et al., 2020), inibição fotossintética, abscisão foliar, cavitação, citotoxicidade iônica (LARCHER, 2000; TAIZ et al., 2017), produção de espécies reativas de oxigênio (BARBOSA et al., 2014), e morte (TAIZ et al., 2017). Entre outros aspectos, o DH causa alterações no metabolismo vegetal por meio da redução das trocas gasosas e inibição fotossintética. Conseqüentemente, ocorre desacoplamento dos fotossistemas induzidos pela baixa disponibilidade hídrica, produzindo elétrons livres em excesso nos cloroplastos (ASADA, 2006; TAIZ et al., 2017)

Esses excedentes fazem com que a clorofila transfira o excesso de energia ao oxigênio molecular. Essa transferência pode formar oxigênio siglete (1O_2), que é uma espécie reativa de oxigênio (ERO) potencialmente prejudicial ao metabolismo vegetal, que isoladas ou em conjunto com outras ERO's são capazes de reagir rapidamente e oxidar diversos constituintes celulares e moléculas orgânicas como lipídios, proteínas e ácidos nucleicos (PINTÓ-MARIJUAN & MUNNÉ-BOSCH, 2014; TAIZ et al., 2017). As espécies reativas de oxigênio podem desencadear um processo autocatalítico e, em excesso, oxidam membranas, resultando na degradação da membrana plasmática e organelas, além de oxidar os pigmentos fotossintéticos e causar a morte celular (TAIZ et al., 2017).

A capacidade das células permanecerem turgidas é considerado um mecanismo necessário para garantir as funções biológicas sob déficit hídrico (KERBAUY, 2004). Para compensar a perda de água as plantas fecham seus estômatos (mecanismo regulado pelo hormônio ácido abscísico - ABA), entretanto, o fechamento estomático pode reduzir a capacidade de assimilação de CO_2 , com redução na atividade da Rubisco pelas folhas (ROSA et al, 2017; REIS et al., 2018), sendo assim, reduz a fotossíntese e interfere na eficiência com que os fotoassimilados são convertidos e redistribuídos para as diferentes partes da planta (ANJUM, 2011; TAIZ et al., 2017).

É comum que a maioria das plantas desenvolvidas sob condições de déficit hídrico desenvolvam um sistema radicial mais robusto e profundo, ampliando a superfície de absorção na rizosfera, aumentando a eficiência de absorção da água do solo (MOURA et al., 2016).

Características como aumento de cutícula foliar (para reduzir a perda de água via transpiração), quantidade significativa de aminoácidos (Prolina), ABA, e clorofila também são utilizados como mecanismos para tolerar a dessecação e manter o metabolismo vegetal em condições regulares.

Embora a adaptabilidade e aclimatação ao DH sejam mecanismos intrínsecos de diferentes espécies de plantas, é válido que sejam desenvolvidos estudos que visem a ecofisiologia vegetal para o entendimento de como as espécies sobrevivem/toleram em condições estressantes. Tais respostas poderão subsidiar estudos futuros e utilização sustentável de determinada espécie vegetal (SCALON et al., 2011).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Avaliar o efeito de níveis de sombreamento artificial e regimes hídricos no metabolismo fotossintético e no crescimento inicial de mudas de *Inga vera* Willd.

2.2 Objetivos específicos

- Avaliar o efeito do sombreamento em mudas de *I. vera* sob diferentes regimes hídricos nas características de crescimento, metabolismo fotossintético e produção de antioxidantes;
- Conhecer os mecanismos fisiológicos das plantas quando submetidas a condições ambientais estressantes pela baixa disponibilidade hídrica no substrato e sombreamento;
- Avaliar a capacidade de recuperação de *I. vera* após período de estresse;
- Fornecer informações sobre os mecanismos de plasticidade fisiológica de *I. vera* diante das condições induzidas, visando disseminar informações técnicas de cultivo e conservação *ex situ* e utilização em áreas degradadas.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHMAD, F., ANWAR, F., HIRA, S. Review on medicinal importance of Fabaceae family. **Pharmacologyonline**, v. 3, p. 151-157, 2016.

AJALLA, A. C. A., VIEIRA, M. D. C., VOLPE, E., & ZÁRATE, N. A. H. Crescimento de mudas de *Campomanesia adamantium* (Cambess.) O. Berg (guavira), submetidas a três níveis de sombreamento e substratos. **Revista Brasileira de Fruticultura** [online]. v. 36, n. 2, pp. 449-458, 2014.

ALBUQUERQUE, T. C. S, EVANGELISTA, T. C, DE ALBUQUERQUE NETO, A. A. R. Níveis de sombreamento no crescimento de mudas de castanheira do Brasil. **Revista Agro@ mbiente On-line**, v. 9, n. 4, p. 440-445, 2016.

ALLEN, C. D., MACALADY, A. K., CHENCHOUNI, H., BACHELET, D., MCDOWELL, N., VENNETIER, M., ... & COBB, N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest ecology and management**, v. 259, n. 4, p. 660-684, 2010.

ALMEIDA, L. S. D., MAIA, N. D., ORTEGA, A. R., & ANGELO, A. C. Crescimento de mudas de *Jacaranda puberula* Cham. em viveiro submetidas a diferentes níveis de luminosidade. **Ciência Florestal**, v. 15, p. 323-329, 2005.

AMARAL, C. H., ALMEIDA, T. I. R., SOUZA FILHO, C. R., ROBERTS, D. A., FRASER, S. J., ALVES, M. N., BOTELHO, M. Characterization of indicator tree species in neotropical environments and implications for geological mapping. **Remote Sensing of Environment**, v. 216, p. 385-400, 2018.

AMO, S. R. del. Alguns aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. In: GOMEZ-POMPA, A. & AMO, S.R. del. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. México, **Alhambra Mexicana**, v. 2, p. 79-92, 1985.

ANJUM, S. A., XIE, X. Y., WANG, L. C., SALEEM, M. F., MAN, C., & LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 9, p. 2026-2032. 2011.

ARAGÃO, D. S., LUNZ, A. M. P., OLIVEIRA, L. C., RAPOSO, A., FERMINO JUNIOR, P. C. P. Efeito do sombreamento na anatomia foliar de plantas jovens de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.). **Revista Árvore**, v. 38, n. 4, p. 631-639, 2014.

ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant physiology**, v. 141, n. 2, p. 391-396, 2006.

ATKINSON, N. J., & URWIN, P. E. (2012) **The interaction of plant biotic and abiotic stresses: From genes to the field**. *J. Exp. Bot.* 63: 3523–3543

AZEVEDO, G. T. O. S., NOVAES, A. B., AZEVEDO, G. B., SILVA, H. F. Desenvolvimento de mudas de nim indiano sob diferentes níveis de sombreamento. **Floresta e Ambiente**, v. 22, n. 2, p. 249-255, 2015.

BARBEIRO, C., ROMAGNOLO, M. B., PASTORINI, L. H. Crescimento de *Lonchocarpus cultratus* (Vell.) AVG Azevedo & HC Lima (Fabaceae) mantidos em diferentes condições de sombreamento e disponibilidade hídrica. **Revista Ceres**, v. 65, n. 6, p. 491-499, 2018.

BARBOSA, M. R., SILVA, M. M. DE A., WILLADINO, L., ULISSES, C., CAMARA, I.T.R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, n.3, p.453-460, 2014.

BARTIERES, E. M. M., DRESCH, D. M., REIS, L. C., PEREIRA, Z. V., MUSSURY, R. M., & SCALON, S. P. Q. Sombreamento minimiza o efeito do déficit hídrico em mudas de *Campomanesia xanthocarpa* (Mart.) O. Berg. **Brazilian Journal of Biology**, v. 83, 2021.

BARTIERES, E. M., SCALON, S. P., DRESCH, D. M., CARDOSO, E. A., JESUS, M. V., & PEREIRA, Z. V. Shading as a means of mitigating water deficit in seedlings of *Campomanesia xanthocarpa* (Mart.) O. Berg. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 48, n. 1, p. 234-244, 2020.

BEGON, M., TOWNSEND, C. R., HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre: Artmed, 2007. 740p.

BIESKI, I. G. C., SANTOS, F. R., OLIVERIA, R. M. de., ESPINOSA, M. M., MACEDO, M., ALBUQUERQUE, U. P., MARTINS, D. T. de O. **Ethnopharmacology of medicinal plants of the pantanal region** (Mato Grosso, Brazil). v. 2012, 2012.

BILIA, D. A. C., BARBEDO, C. J., CICERO, S. M., MARCOS FILHO, J. Ingá: uma espécie importante para recomposição vegetal em florestas ripárias, com sementes interessantes para a ciência. **Informativo Brates**, v.13, n.1, p.26-30, 2003.

BRANDIMARTE, A. L., SANTOS, D. Y. A. Fluxo de energia. In: LOPES, S.G.B.C., VISCONTI, M.A. (Coords). **Diversidade biológica, história da vida na Terra e Bioenergética**. São Paulo: USP/Univesp/Edusp. p. 357-371, 2014.

BUCCI, S. J., SCHOLZ, F. G., GOLDSTEIN, G., HOFFMANN, W. A., MEINZER, F. C., FRANCO, A. C., ... & MIRALLES-WILHELM, F. Controls on stand transpiration and soil water

utilization along a tree density gradient in a Neotropical savanna. **agricultural and forest meteorology**, v. 148, n. 6-7, p. 839-849, 2008.

BUNCE, J. A. Light dependence of carboxylation capacity for C₃ photosynthesis models. **Photosynthetica**, v. 54, n. 4, p. 484-490, 2016.

CAMPELO, D. D. H., LACERDA, C. F. D., SOUSA, J. A. D., BEZERRA, A. M. E., ARAÚJO, J. D. M., NEVES, A. L. R., & SOUSA, C. H. C. Características Morfofisiológicas Foliares E Estado Nutricional De Seis Espécies Lenhosas Em Função Da Disponibilidade De Água No Solo. **Ciência Florestal**, v. 28, p. 924-936, 2018.

CARVALHO, P. E. R. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, Colombo/PR: **Embrapa Florestas**. v.1, 1039 p, 2003.

CARVALHO, P. E. R. Espécies Arbóreas Brasileiras. Brasília - DF: Embrapa Informação Tecnológica: Colombo, PR: **Embrapa Florestas**, p. 297-303. v. 3. 2008.

CHEN, J. W., ZHANG, Q., LI, X. S., & CAO, K. F. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. **Tree Physiology**, v. 30, n. 7, p. 876-885. 2010.

CHRISTIE, J. M., MURPHY, A. S. Shoot phototropism in higher plants: new light through old concepts. **American journal of botany**, v. 100, n. 1, p. 35-46, 2013.

CHRISTIE, J. M., MURPHY, A. S. Shoot phototropism in higher plants: new light through old concepts. **American journal of botany**, v. 100, n. 1, p. 35-46, 2013.

CORADINI, F., LIMA, A. G., DE LIMA FIORIN, J. V., SIMONETTI, A., DE GASPARI PEZZOPANE, C., DA CRUZ, P. G., ... & PEZZOPANE, J. R. M. Respostas produtivas de acessos de *Paspalum spp.* ao sombreamento artificial. **Agrometeoros**, v. 29, 2021.

CRANE, E., WALKER, P., & DAY, R. Directory of important world honey sources. **International Bee Research Association**, 1984.

DAI, A. Increasing drought under global warming in observations and models. **Nature climate change**, v. 3, n. 1, p. 52-58, 2013.

DALMOLIN, A. C., DE OLIVEIRA THOMAS, S. E., DE ALMEIDA, B. C., & ORTIZ, C. E. R. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. **Revista brasileira de Biociências**, v. 13, n. 1, 2015.

DAMASCENO-JUNIOR, G. A., SEMIR, J., DOS SANTOS, F. A. M., & DE FREITAS LEITÃO-FILHO, H. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai,

Pantanal, Brazil. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 200, n. 2, p. 119-135, 2005.

DAVIES, W. J., METCALFE, J., LODGE, T. A., & DA COSTA, A. R. Plant growth substances and the regulation of growth under drought. **Functional Plant Biology**, v. 13, n. 1, p. 105-125, 1986.

DE OLIVEIRA FURLAN, A., MUNIZ, C. C., CARNIELLO, M. A. Análise do componente vegetal na alimentação de peixes e da relação com a dispersão de sementes no pantanal matogrossense. **Brazilian Journal of Environmental Sciences** (Online), n. 45, p. 61-70, 2017.

DE SOUZA PINTO, J. R., DOMBROSKI, J. L. D., DE FREITAS, R. M. O. Crescimento e índices fisiológicos de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook., sob sombreamento no semiárido. **Floresta**, v. 46, n. 4, p. 465-472, 2017.

DÍAZ, M. S., MORALES, J. A. El agua en la planta: movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera. In: **Fundamentos de fisiología vegetal**. McGraw-Hill Interamericana de España, 2008. p. 25-39.

FAIAD, M. G. R., SALOMÃO, A. N., FERREIRA, F. R. P., GONDIM, M. T. P., WETZEL, M. M. V. S., MENDES, R. A., GOES, M. de. Manual de procedimentos para conservação de germoplasma semente em longo prazo na Embrapa Brasília, DF: **Embrapa**, 21 p. 1998.

FELFILI, J., HILGBERT, L. F., FRANCO, A. C., SOUSA-SILVA, J. C., RESENDE, A. V., & NOGUEIRA, M. V. P. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. **Brazilian Journal of Botany**, v. 22, p. 297-301, 1999.

FERNANDES, S. S. L., PEREIRA, Z. V., LOBTCHENKO, G., GOMES, C. F., & GOMES, M. E. S. Estrutura e similaridade florística de dois componentes arbóreos de florestas estacionais semidecíduais do Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema-MS. **Ensaios e Ciência C Biológicas Agrárias e da Saúde**, v. 17, n. 6, 2013.

FERREIRA, W. N., ZANDAVALLI, R. B., BEZERRA, A. M. E., & MEDEIROS FILHO, S. Crescimento inicial de *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke (Mimosaceae) e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altshul (Mimosaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 408-414, 2012.

FORS, A.J. **Maderas cubanas**. La Habana, Cuba: Instituto Nacional de la Reforma Agraria. 65 p. 1965.

FREIRE, J. M., AZEVEDO, M. C., CUNHA, D. F., SILVA, T. F., RESENDE, A. S., Fenologia Reprodutiva de espécies arbóreas em área fragmentada de Mata atlântica em Itaboraí-RJ, 2013.

FREITAS, C. D., PAMPLONA, J. D. P., LINS, H. A., SOUZA, M. D. F., DOMBROSKI, J. L., & SILVA, D. V. Gaseous exchanges of corn and weeds under competition and water regimes. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 24: 465-473, 2020.

FREITAS, V. D. M. B., SCALON, S. D. P. Q., DRESCH, D. M., DA SILVA BASTOS, S., DE SOUZA, A. P. R., & JUNGLOS, F. S. Emergence, initial growth and photosynthetic metabolism of *Ormosia arborea* (Vell.) Harms under different light availabilities. **Floresta**, v. 50, n. 4, p. 1689-1697, 2020.

GARCIA, F. C. P. **Relações sistemáticas e fitogeografia de Inga Miller (Leguminosae-Mimosoideae) nas florestas da costa sul e sudeste do Brasil**. 1998. Tese de Doutorado. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 247p.

GARCIA, F. C. P., FERNANDES, J. M. *Inga* in lista de espécies da flora do Brasil. Rio de Janeiro: **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, 2015.

GIL, B. V. **Respostas morfofisiológicas de mudas de *Eugenia uniflora* em condições de sombreamento**. 2019. Dissertação de Mestrado. Universidade Tecnológica Federal do Paraná.

GOMES, G. A. C., PAIVA, R., PAIVA, P. D. de O., SANTIAGO, É. J. A. de. Plant regeneration from callus culture of *Maclura tinctoria*, an endangered woody species. In vitro Cellular and Developmental Biology Plant, **Wallingford**, v. 39, n. 3, p. 293-295, May 2003.

GONÇALVES, J. F. DE C., SILVA, C.E.M. DA, GUIMARÃES, D.G. Características fotossintéticas e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, n.1, p.8-14. 2009.

GU, J., ZHOU, Z., LI, Z. CHEN, Y., WANG, Z., ZHANG, H., YANG, J. Photosynthetic properties and potentials for improvement of photosynthesis in pale green leaf rice under high light conditions. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, n. 1082, p. 1-14, 2017.

HARTMANN, H. T., KESTER, D. E. **Propagacion de plantas: principios e prácticas**. México: México Continental, 810 p.1976.

HERRERA, M. A., SALAMANCA, C. P., BAREA, J. M. Inoculação de leguminosas lenhosas com fungos micorrízicos arbusculares selecionados e rizóbios para recuperar ecossistemas mediterrâneos desertificados. **Applied and Environmental Microbiology**. v59, p.129-133,1993.

IPCC - **INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE**: Climate Change 2014: Synthesis Report. 2014 Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, p. 151.

JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution**. 21: 620-637.

JESUS, M. V., SCALON, S. D. P. Q., DRESCH, D. M., LINNÉ, J. A., & REIS, L. C. Physiological behavior of *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. seedlings under flooding and shading. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 42, n. 6, p. 3149-3166, 2021.

JOLY, A. B. **Botânica: introdução à taxonomia vegetal**. 11.ed. São Paulo: Nacional, 1993.

JUNGLOS, M. S. **Efeito da submersão em água na germinação e da luz na emergência e desenvolvimento inicial de Inga vera Wild.** (Fabaceae). 2016. 74 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Geral/Bioprospecção) – Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, 2016.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004.

LAWLOR, D. W., CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, n. 2, p. 275-294, 2002.

LENHARD, N. R., PAIVA NETO, V. B. D., SCALON, S. D. P. Q., & ALVARENGA, A. A. D. Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. **Pesquisa Agropecuária Tropical** [online]. v. 43, n. 2, pp. 178-186, 2013.

LEON, J. **Central American and West Indian species of Inga (Leguminosae)**. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 53(3): 265-359, 1966.

LEWIS, G.P., SCHRIRE, B.D., MACKINDER, B. & LOCK, M. 2005. **Legumes of the World**. The Royal Botanic Gardens, Kew. p. 577.

LIANCOURT, P., BOLDGIV, B., SONG, D. S., SPENCE, L. A., HELLIKER, B. R., PETRAITIS, P. S., & CASPER, B. B. Leaf-trait plasticity and species vulnerability to climate change in a Mongolian steppe. **Global Change Biology**, v. 21, n. 9, p. 3489-3498, 2015.

LIMA, C. S., CAMPOS, M. A. S., SILVA, F. S. B. Mycorrhizal Fungi (AMF) increase the content of biomolecules in leaves of *Inga vera* Willd. seedlings. **Symbiosis**, v. 65, n. 3, p. 117-123. 2015.

LIMA, L. C. P., DE QUEIROZ, L. P., TOZZI, A. M. G. D. A., & LEWIS, G. P. A taxonomic revision of *Desmodium* (Leguminosae, Papilionoideae) in Brazil. **Phytotaxa**, v. 169, n. 1, p. 1-119, 2014.

LINNÉ, J. A., JESUS, M. V., DE LIMA, V. T., REIS, L. C., DRESCH, D. M., DE PAULA QUINTÃO SCALON, S., & SANTOS, C. C. Effects of shading on growth and photosynthetic

metabolism in *Dipteryx alata* Vogel seedlings under flooding. **Brazilian Journal of Botany**, v. 44, n. 3, p. 629-638, 2021.

LITTLE, E. L., WADSWORTH, F. H. **Common trees of Puerto Rico and the Virgin islands**. US Department of Agriculture, Forest Service, 1964.

LLUSIA, J., ROAHTYN, S., YAKIR, D., ROTENBERG, E., SECO, R., GUENTHER, A., & PENUELAS, J. Fotossíntese, condutância estomática e resposta de emissão de terpeno à disponibilidade de água em florestas mediterrâneas secas e mésicas. **Trees**, 30: 749-759, 2016.

LORENZI, H., BACHER, L., LACERDA, M. & SARTORI, S. São Paulo: **Instituto Plantarum de Estudos da Flora**. 2006. 672p.

MAIA, J., SCOTTI, M. R. Growth of *Inga vera* Willd. subsp. *affinis* under rizobia inoculation. **Revista de la ciencia del suelo y nutrición vegetal**, v. 10, n. 2, p. 139-149, 2010.

MALIVA, R., MISSIMER, T. **Arid lands water evaluation and management**. Springer Science & Business Media, 2012.

MARTINS, S. B., 2. ed. **Recuperação de matas ciliares - Viçosa-MG**: Editora Aprenda Fácil, 255p. 2011,

MARTINS, S. V. **Recuperação de matas ciliares**. Aprenda Fácil Editora, 2007.

MATHUR, S., JAIN, L., JAJOO, A. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. **Photosynthetica**, v. 56, n. 1, p. 354-365, 2018.

MELO, A. F. R. D. **Tolerância ao déficit hídrico em mudas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Fabaceae) produzidas a partir de sementes hidrocondicionadas para projetos de regeneração da caatinga. 2018. 92 f.** Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, SE, 2018.

MOURA, R., LAMEIRA, O., de ASSIS, R. M. A., & COSTA, K. Efeito do ácido indolbutírico no enraizamento de estacas de oriza (*Pogostemon cablin* Benth). In: **Embrapa Amazônia Oriental- Artigo em anais de congresso (ALICE)**. In: SIMPÓSIO DE ESTUDOS E PESQUISAS EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS NA AMAZÔNIA, 5., 2016, Belém, PA. Anais. Belém, PA: UEPA, 2016., 2016.

MUNIZ-MELENDZ, E. **Demographic analysis of the life history of *Inga vera* subspecies *vera***. 1978. Tese de Doutorado. University of Tennessee, Knoxville.

NASCIMENTO, H. H. C. D., NOGUEIRA, R. J. M. C., SILVA, E. C. D., SILVA, M. A. D. Análise do crescimento de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes níveis de água no solo. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 35, n. 3, p. 617-626, 2011.

NERY, F. C., OLIVEIRA, H. M. D., ALVARENGA, A. A. D., DOUSSEAU, S., CASTRO, E. M. D., & CAMPOS, A. C. A. L. Initial development and gas exchange of *Talisia subalbans* (Mart.) Radlk. under different shading conditions. **Revista Árvore**, v. 35, p. 61-67, 2011.

NESELLO, L. A. N., CAMPOS, A., ROSA, R. L. D., ANDRADE, S. F. D., & CECHINEL, V. Screening of wild fruit trees with gastroprotective activity in different experimental models. **Arquivos de Gastroenterologia** [online]. v. 54, n. 02, 2017.

NOBREGA, M. A. S., PONTES, M. S., SANTOS, J. S., FERNANDES, S. S. L., KISSI, Y. A., SANTIAGO, E. F. Respostas Ecofisiológicas de Plantas ao Lodo de Esgoto. 1. ed. **Editora Pantanal**, 2020. v. 1. 151p.

ODUM, E. P. **Fundamentos de Ecologia**. 4. ed. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 927p., 1971.

PACHECO, F. V., PEREIRA, C. R., SILVA, R. L. D., & ALVARENGA, I. C. A. Crescimento inicial de *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex. Benth (Fabaceae) e *Chorisia speciosa* A. St.-Hil (Malvaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 37, p. 945-953, 2013.

PAGUIGAN, N. D., CASTILLO, D. H. B., CHICHIOCO-HERNANDEZ, C. L. Atividade anti-úlceras de plantas leguminosas. **Arquivos de Gastroenterologia**, v. 51, p. 64-67, 2014.

PINTO, A. E. **Phenological studies of trees at El Verde**. Puerto Rico Nuclear Center, Rio Piedras, 1971.

PINTÓ-MARIJUAN, M., MUNNÉ-BOSCH, S. Photo-oxidative stress markers as a measure of abiotic stress-induced leaf senescence: advantages and limitations. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 14, p. 3845-3857, 2014.

PIRATELLI, A. J. Comportamento alimentar de Beija-flores em flores de *Inga spp.* (Leguminosae, Mimosoideae) e *Jacaratia spinosa* (Caricaceae) em um fragmento florestal do sudeste brasileiro. **IPEF**, v. 46, p. 47-51, 1993.

PITTIER, H. **The middle American species of the genus Inga**. The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico, v. 13, n. 4, p. 117-177, 1929.

REIS, L. C., FORESTI, A., SCALON, S. P. Q., DRESCH, D. M., PEREIRA, Z. V. Effect of water deficit and abscisic acid on photosynthetic and antioxidant metabolism in seedlings of *Calophyllum brasiliense* (Cambess.). **Cerne**, v. 24, n. 4, p. 387-396, 2018.

RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 503p., 2003.

RODRIGUES, V. E. G., CARVALHO, D. A. de. **Plantas medicinais no domínio dos cerrados**. Lavras: UFLA, 180 p. 2001.

RONQUIM, C. C., PRADO, C. D. A., & SOUZA, J. P. Estabelecimento e crescimento de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* Mart.(Vochysiaceae) em área aberta e sombreada sob dossel florestal. **Embrapa Territorial-Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 2013.

RONQUIM, C. C., PRADO, C. D. A., & SOUZA, J. P. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) under contrasting irradiances. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 3, p. 197-208, 2009.

ROSA, D. B., SCALON, S. P., CREMON, T., CECCON, F., & DRESCH, D. M. Gas exchange and antioxidant activity in seedlings of *Copaifera langsdorffii* Desf. under different water conditions. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, p. 3039-3050, 2017.

SÁNCHEZ-DÍAZ, M., AGUIRREOLEA, J. Transpiración y control estomático. In: **Fundamentos de fisiología vegetal**. McGraw-Hill Interamericana de España, p. 41-56. 2008.

SANTANA, C. D. A., SILVA, V. D., & SILVA, A. T. Manual de identificação de mudas de espécies florestais. **Secretaria Municipal de Meio Ambiente, Rio de Janeiro, Segunda Edição**, 2016.

SANTOS, A. M. S. D., FERREIRA, M. J., GONÇALVES, J. F. D. C., & JUSTINO, G. C. Efeito da Fertilização Amoniacal na Aclimação de Ingá Sob Alta e Moderada Irradiância. **Floresta e Ambiente**, v. 24, 2017.

SANTOS, R. F., CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, n. 3, p. 287-294, 1998.

SCALON, S. D. P. Q., MUSSURY, R. M., EUZÉBIO, V. L. D. M., KODAMA, F. M., & KISSMANN, C. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, p. 655-662, 2011.

SCALON, S. P. Q., KODAMA, F. M., SCALON FILHO, H., & MUSSURY, R. M. Crescimento inicial de mudas de sangra-d'água (*Croton urucurana* Baill.) sob sombreamento e aplicação de giberelina. **Revista Brasileira de Plantas Medicinais**, v. 10, n. 3, p. 61-6, 2008.

SCOFFONI, C., KUNKLE, J., PASQUET-KOK, J., VUONG, C., PATEL, A. J., MONTGOMERY, R. A., ... & SACK, L. Light-induced plasticity in leaf hydraulics, venation, anatomy, and gas exchange in ecologically diverse Hawaiian lobeliads. **New Phytologist**, v. 207, n. 1, p. 43-58, 2015.

SHAO, H. B., CHU, L. Y., JALEEL, C. A., & ZHAO, C. X. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes rendus biologies**, v. 331, n. 3, p. 215-225, 2008.

SILVA, A. C., HIGUCHI, P., VAN DEN BERG, P., NUNES, M. H., CARVALHO, D. A. **Florestas Inundáveis: ecologia, florística e adaptações das espécies**. Lavras – MG: UFLA, 2012. 170p.

SILVA, A. T., SANTANA, C. A. A. **Manual de identificação e plantio de mudas de espécies florestais**. Rio de Janeiro: SMAC, 90p., 2009.

SIQUEIRA-FILHO, J. A., SANTOS, A., NASCIMENTO, M., & ESPÍRITO-SANTO, F. S. **Guia de árvores da Caatinga**. Petrolina, PE: Editora e Gráfica San-franciscana, 2009.

SOARES-SILVA, L. H., KITA, K. K., DAS CHAGAS, F. Fitossociologia de um trecho de floresta de galeria no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, Brasil. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v. 3, 1998.

SOUZA, C. C. D., OLIVEIRA, F. A. D., SILVA, I. D. F. D., & AMORIM NETO, M. D. S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, p. 338-342, 2000.

SOUZA, C. S. D. C. R. D., SANTOS, V. A. H. F. D., FERREIRA, M. J., & GONÇALVES, J. F. D. C. Biomassa, crescimento e respostas ecofisiológicas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* bonpl. submetidas a diferentes níveis de irradiância. **Ciência Florestal**, v. 27, p. 557-569, 2017.

STEIN, V. C., PAIVA, R., SOARES, F. P., NOGUEIRA, R. C., SILVA, L. C., & EMRICH, E. Germinação in vitro e ex vitro de *Inga vera* Willd. subsp. *affinis* (DC.) T.D. Penn. **Ciência e Agrotecnologia [online]**, v. 31, n. 6, 2007.

SWIADER, J. M., CHYAN, Y., & FREIJI, F. G. Genotypic differences in nitrate uptake and utilization efficiency in pumpkin hybrids. **Journal of Plant Nutrition**, v. 17, n. 10, p. 1687-1699, 1994.

TAIZ, L. Agriculture, plant physiology, and human population growth: past, present, and future. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 25, n. 3, p. 167-181, 2013.

TAIZ, L., ZEIGER, E., MØLLER, I. M., & MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. porto alegre: artmed, 888 p, 2017

TAKALA, H., BJÖRLING, A., BERNTSSON, O., LEHTIVUORI, H., NIEBLING, S., HOERNKE, M., ... & WESTENHOFF, S. Signal amplification and transduction in phytochrome photosensors. **Nature**, v. 509, n. 7499, p. 245-248, 2014.

TAMASHIRO, J. Y., & ESCOBAR, N. A. G. Subfamília Mimosoideae. **Taxon**, v. 52, p. 362-363, 2016.

TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and Soil**, v.58, n.3, p. 339-366, 1981.

UBESSI-MACARINI, C., NEGRELLE, R. R. B., & DE SOUZA, M. C. Produtos florestais não-madeiráveis e respectivo potencial de exploração sustentável, associados à remanescente florestal ripário do alto rio Paraná, Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 33, n. 4, p. 451-462, 2011.

URBANETZ, C., TAMASHIRO, J. Y., KINOSHITA, L. S. Chave de identificação de espécies lenhosas de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica, no Sudeste do Brasil, baseada em caracteres vegetativos. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 349-398, 2010.

WHATLEY J. M., WHATLEY F. R. **A luz e a vida das plantas**. v.30. São Paulo: EPU: EDUSP, 101 p.,1982.

ZAVISTANOVICZ, T. C. **Espécies potenciais para plantio em área antropizada na região central do Rio Grande do Sul. 2017. 84f.** Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria, RS, 2017.

4. CAPÍTULO I: COMO O METABOLISMO FOTOSSINTÉTICO DAS MUDAS DE *Inga vera* WILLD. RESPONDE AO SOMBREAMENTO E DISPONIBILIDADES HÍDRICAS?

COMO O METABOLISMO FOTOSSINTÉTICO DAS MUDAS DE *Inga vera* Willd. RESPONDE AO SOMBREAMENTO E DISPONIBILIDADES HÍDRICAS?

Resumo

Água e luz são fatores abióticos que determinam o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das espécies vegetais. A disponibilidade de água no solo e o sombreamento podem torna-se fatores de estresse em plantas não adaptadas ou tolerantes a condições adversas e limitar seu metabolismo fotossintético. Partindo dessa premissa, o objetivo deste trabalho foi de avaliar o metabolismo fotossintético em mudas de *Inga vera* Willd. submetidas a diferentes disponibilidades hídricas e sombreamentos. As mudas foram cultivadas sob três regimes hídricos, baseadas nas capacidades de retenção de água do substrato (CRS): 50%, 75% e 100% e três níveis de sombreamento (0% – pleno sol, 30% e 70%) e avaliadas em três períodos: aos 25 e 50 dias após a submissão do regimes hídricos e, o último período aos 80 dias, caracterizado como recuperação (REC), quando todos os tratamentos foram submetidos a 70% da CRS. Foram avaliadas as características de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e conteúdo relativo de água. Houve redução na taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), eficiência de carboxilação da Rubisco (A/C_i), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência quântica fotoquímica potencial do fotossistema II (F_v/F_m), eficiência de conversão de energia absorvida (F_v/F_0) e produção quântica basal dos processos não fotoquímicos (F_0/F_m) em mudas cultivadas a pleno sol em todos os períodos de avaliação, independente do regime hídrico. Os maiores valores do conteúdo relativo de água (CRA) nas folhas de *I. vera*, foram observados em 70% de sombreamento após REC e a eficiência do uso da água (EUA) não diferiu estatisticamente entre os tratamentos para o mesmo período. Plantas jovens de *I. vera* apresentaram aclimatação fenotípica quando submetidas a maiores níveis de sombreamento, sugerindo efeito mitigador quando induzidas a baixa disponibilidade hídrica.

Palavras-Chave: ingá, plasticidade fenotípica, luminosidade, casa de vegetação, sinergismo.

4.1 Introdução

Inga vera Willd. (Fabaceae) conhecida popularmente como ingá, ou ingá-banana, é uma espécie arbórea com ampla distribuição, classificada como pioneira, de grande porte podendo alcançar até 30 metros de altura, frutífera, com frutos muito apreciados pela fauna silvestre, frutificando de três a quatro anos após o plantio, semidecídua e seletiva higrófila (PENNINGTON, 1997; DAMASCENO-JUNIOR et al 2005; SANTANA et al., 2016; TAMASHIRO & ESCOBAR, 2016).

Geograficamente, está distribuída desde México até a Argentina e, no Brasil, ocorre em quase todas as regiões, principalmente em áreas sazonalmente inundáveis (DA SILVA, 2003; CARVALHO, 2008; FARIA et al., 2006; SILVA et al., 2012) como o Pantanal, independentemente da topografia e predisposição ao alagamento do substrato (DAMASCENO-JUNIOR et al., 2005). Estudos ecofisiológicos com o ingá demonstram que a espécie é recomendada para restauração de ambientes fluviais/ripários por ser uma espécie com seletividade a ambientes úmidos (JUNGLOS, 2016).

Geralmente, plantas de zonas úmidas são mais adaptadas às condições variáveis e/ou intermitentes de inundação e seca na fase inicial de crescimento, por apresentarem plasticidade fisiológica, podendo tolerar períodos curtos e irregulares dessa alternância (HUANG et al., 2019; ZHANG et al., 2019). No entanto, quando sob disponibilidades hídricas abaixo do necessário, podem ocorrer modificações anatômicas e fisiológicas capazes de interferir no crescimento e sobrevivência da planta (SHABALA, 2017).

Quando as células e tecidos vegetais são afetadas por menor disponibilidade hídrica no solo, ocorre uma série de alterações que afetam vários processos morfofisiológicos como o potencial hídrico (redução do potencial de turgor e volume), o estado nutricional, a redução acentuada da taxa fotossintética, a abscisão foliar e trocas gasosas (TAIZ et. al, 2017; ROSA et al., 2017; REIS et al., 2018).

Outro fator que influencia diretamente o crescimento das plantas é a luz, ou seja, a exposição contínua ou intermitente das plantas em condições limitantes de luz, podem induzir danos ao aparato fotossintético (BARBOSA, 2018; FREITAS, 2020; BARTIRES et al., 2021),

consequentemente, gerando efeitos deletérios no metabolismo fotossintético e na produção de fotoassimilados.

Estudos sobre os níveis de luminosidade colaboram na compreensão das respostas de ajuste e/ou de estresse, permitindo um melhor entendimento da tolerância ou sensibilidade do organismo vegetal. O sombreamento artificial tem sido uma prática muito utilizada, uma vez que simula diferentes níveis de luminosidade, permitindo inferências acerca da adaptação em plantas em condições naturais (AZEVEDO et al., 2015; AMARAL et al., 2018). De forma geral, o sombreamento pode afetar positivamente características de trocas gasosas, crescimento e qualidade vegetal e contribuir no desenvolvimento inicial de plantas (ALBUQUERQUE et al., 2016; BARBEIRO et al., 2018 DE SOUZA PINTO et al., 2017), constituindo um importante elemento nas práticas de manejo e produção de mudas.

A compreensão das respostas biológicas de plantas jovens de espécies nativas, submetidas à diferentes níveis de água e irradiâncias são ainda insuficientes, dada a diversidade da flora tropical. Desta forma, investigações acerca das possíveis alterações morfofisiológicas e bioquímicas para *I. vera* quando submetida à diferentes condições ambientais são importantes, uma vez que os estudos ecofisiológicos auxiliam na compreensão dos aspectos de cultivo, principalmente na fase de crescimento inicial, os quais poderão subsidiar práticas de manejo sustentável da espécie visando sua utilização nos serviços socioeconômicos e ecossistêmicos.

Sendo assim, levantamos a hipótese de que o sombreamento mitiga os efeitos estressantes do déficit hídrico mantendo o metabolismo fotossintético e garantindo a recuperação das mudas após o fornecimento normal de água.

Assim, objetivamos avaliar as respostas de metabolismo fotossintético e conteúdo relativo de água de *I. vera* sob sombreamentos e disponibilidades hídricas e seu potencial de recuperação.

4.2 Material e Métodos

Local de coleta e condições experimentais

As mudas de *I. vera* utilizadas no experimento, foram produzidas no viveiro da Universidade Federal da Grande Dourados (22°11'52.0"S 54°56'04.3"W), a partir de sementes de frutos coletados no mês de fevereiro de 2021 em aproximadamente 10 matrizes em área remanescente de Cerrado no município de Dourados, Mato Grosso do Sul.

Os frutos colhidos foram mantidos em sacos de papel e posteriormente foram beneficiados manualmente com o auxílio de peneira, sendo lavados sob água corrente para o total despulpamento (SILVA, 1993; NOGUEIRA, 2007). Após o despulpamento as sementes foram selecionadas de acordo com a integridade e uniformidade e armazenadas sob refrigeração por uma semana em caixa gerbox®. A semeadura ocorreu em tubetes de 290 cm³ (duas sementes por tubete) contendo Latossolo Vermelho Distroférico de textura argilosa e areia (3:1 v/v) como substrato e irrigados diariamente com dois turnos de rega e mantidos sob 70% de sombreamento.

Aos 50 dias após a semeadura, quando as plântulas atingiram altura média de 8 cm aproximadamente, foram transferidas para vasos de 7 kg, preenchidos com substrato composto de Latossolo Vermelho Distroférico de textura argilosa (SANTOS et. al., 2013) + areia grossa (3:1, v/v), sendo a partir de então consideradas como plantas jovens/mudas, e cada vaso contendo duas plantas cada.

Foram produzidas 192 mudas de *Inga vera* Willd. e após o transplântio as mudas foram aclimatadas aos diferentes níveis de sombreamento (Pleno sol, 30% e 70% de sombreamento) por 30 dias sob 70% da capacidade de retenção de água do solo (SOUZA et. al., 2000) e após o período de aclimação foram submetidas aos diferentes regimes hídricos.

Regimes hídricos, sombreamento e delineamento experimental

As mudas foram cultivadas sob três regimes hídricos, baseados na capacidade de retenção de água no substrato (CRS) : 50%, 75% e 100% (SOUZA et. al., 2000) e três níveis de sombreamento 0% – pleno sol, 30% e 70% obtidos com uso de telas de nylon (exceto pleno sol) tipo sombrite® caracterizando os seguintes tratamentos conforme tabela 1.

Tabela 1- Constituição dos tratamentos. CRS= Capacidade de retenção de água do substrato.

Tratamentos	CRS (%)	Níveis de Luminosidade
T1	100	Pleno sol
T2	75	Pleno sol
T3	50	Pleno sol
T4	100	30%
T5	75	30%
T6	50	30%
T7	100	70%
T8	75	70%
T9	50	70%

A massa dos vasos foi aferida no período da manhã (entre às 09:00 e 11:00 horas) em balança de precisão (0,001 g) e a irrigação individualizada dos mesmos, foi realizada diariamente, adicionando-se a quantidade de água suficiente para atingir o peso pré-estabelecido para cada tratamento segundo a metodologia de Souza et al. (2000). Para evitar perda de água do substrato por evaporação, folhas de plástico transparente foram alocadas, cobrindo apenas o substrato e, para a irrigação individualizada, os plásticos eram momentaneamente erguidos e a água adicionada diretamente no substrato.

Foram realizadas três avaliações, as quais ocorreram aos 25 e 50 dias após a submissão aos diferentes regimes hídricos, e após esse período, todas as mudas foram irrigadas mantendo o mesmo regime hídrico de 70% da CRAS por 30 dias, caracterizando o período de recuperação (REC), totalizando 110 dias de experimento.

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, sendo os tratamentos arranjos em esquema fatorial 9 x 3, sendo os regimes hídricos combinados aos níveis de

sombreamento e três períodos de avaliação, respectivamente, com quatro repetições, sendo cada unidade experimental constituída por 2 plantas.

Características avaliadas

Trocas gasosas

A taxa de assimilação de CO₂ (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e concentração intercelular de CO₂ (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$) foram quantificadas utilizando um sistema portátil de analisador de gás por infravermelho (IRGA) – LCI PRO - SD (Analytical Development Co. Ltda, Hoddesdon, UK). As avaliações foram realizadas no período da manhã, entre 8 e 11 horas, em folhas expandidas, previamente marcadas do início ao fim do experimento, sendo avaliadas folhas intermediárias maduras de idade similar em uma planta de cada repetição. A partir dos dados de trocas gasosas calculou-se a eficiência de carboxilação da Rubisco (A/C_i , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \mu\text{mol mol}^{-1}$) (ZHANG et al., 2001) e eficiência do uso da água ($EUA = A/E$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$).

Fluorescência da clorofila a

A determinação da fluorescência foi realizada entre 8 e 11h nas mesmas folhas utilizadas para as avaliações das trocas gasosas. As folhas foram submetidas à condição de escuro, utilizando cliques foliares durante 30 minutos com a finalidade de induzir a oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons dos centros de reação, em seguida foram expostas a um flash de 1 segundo, com intensidade de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e foi determinada a emissão da fluorescência inicial (F_0), fluorescência variável (F_v), fluorescência máxima (F_m) da clorofila *a* e eficiência quântica fotoquímica potencial do fotossistema II (F_v/F_m), utilizando um fluorômetro portátil OS-30p (Opti-Sciences Chlorophyll Fluorometer, Hudson, USA). A partir desses dados, calculou-se a eficiência de conversão de energia absorvida (F_v/F_0) e produção quântica basal dos processos não fotoquímicos do fotossistema II (F_0/F_m).

Conteúdo relativo de água

O conteúdo relativo de água na folha (CRA) foi determinado conforme metodologia de Turner (1981), após cada período de análise, em quatro folhas de cada tratamento, pela equação:

$$CRA = \frac{(P_f - P_s)}{(P_{st} - P_s)} * 100$$

No qual, P_f : = massa fresca, P_s = massa seca, P_{st} : massa da matéria saturada. As folhas de ingá foram retiradas das plantas sempre entre às 7 e 8h da manhã e levadas imediatamente ao laboratório, onde foram cortadas com vazador de cilindros. Os discos foliares foram pesados para obter a massa fresca e depois deixados em placa de Petri, adicionando água destilada e cobertos com papel alumínio por um período de 24h e novamente, pesados para obter a massa saturada. Em seguida, os discos foliares foram colocados em sacos de papel e acondicionadas em estufa com circulação forçada de ar à 60 ± 5 °C durante 48 horas e pesados para obter a massa seca.

Temperatura e umidade relativa do ar

Durante o período experimental os valores médios de temperatura (°C), umidade relativa do ar (UR%) das condições sob cada nível de sombreamento (Figura 1) foram obtidos com uso de termohigrometro.

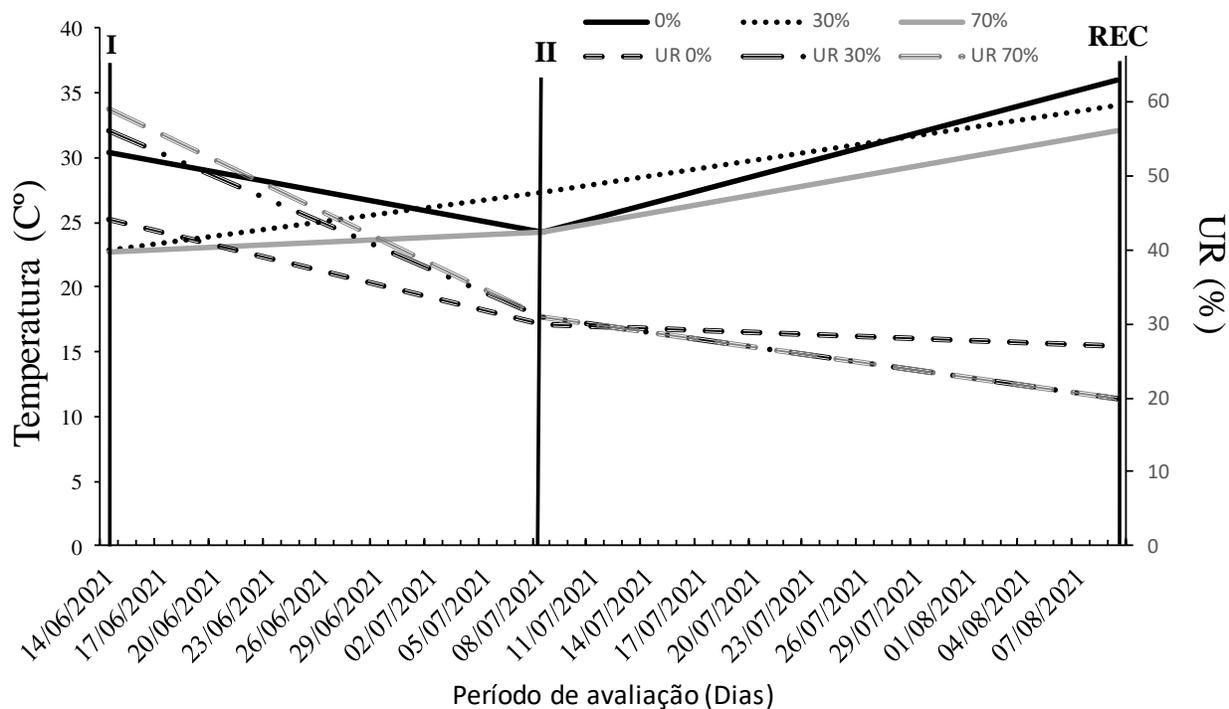


Figura 1 – Médias durante os períodos de avaliações de Temperatura (C°) e Umidade Relativa (UR%). 0% = temperatura 0% sombreamento, 30%= temperatura 30% sombreamento, 70%= temperatura 70% sombreamento. UR 0% = Umidade relativa 0% sombreamento, UR 30% = Umidade relativa 30% sombreamento, UR 70% = Umidade relativa 70% sombreamento. (**I**= 25 dias, **II**= 50 dias, **REC**= Recuperação) Dourados – MS, 2021.

Análises estatísticas

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e quando significativos pelo teste F ($p < 0,05$), as médias dos tratamentos foram comparadas pelo Teste de Scott-Knott ($p < 0,05$) e as médias das épocas pelo teste de Tukey ($p > 0,05$). As análises estatísticas foram realizadas utilizando o *software* SISVAR (FERREIRA, 2011).

4.3 Resultados

A maioria das características avaliadas nas mudas de *I. vera* foram influenciadas pela interação entre os níveis de sombreamento associados aos regimes hídricos e períodos de avaliação, exceto a C_i , que foi afetada pelos fatores isoladamente.

Aos 25 dias, as mudas cultivadas sob 70% de sombreamento com 100% da capacidade de retenção de água no solo (CRS) (Tratamento 7) tiveram os maiores valores de taxa fotossintética ($5,74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$), enquanto que aos 50 dias, nesse mesmo nível de sombreamento apresentaram efeito semelhante independente dos regimes hídricos. Na REC, as mudas sombreadas tiveram maiores valores de A (Tratamento 4 ao 9) não diferindo estatisticamente em função da CRS em que estavam previamente submetidas, variando de $5,06$ a $3,79 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ (Figura 2a).

Para a taxa transpiratória (E) em folhas de *I. vera* os menores valores foram observados aos 25 dias nos tratamentos conduzidos à pleno sol independente do regime hídrico e no tratamento 6 variando entre $1,08$ a $0,54 \text{ mmol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$. Aos 50 dias, houve efeito semelhante para as mudas cultivadas à pleno sol demonstrando menores valores em comparação aos demais tratamentos, assemelhando-se as respostas de A nessas mesmas condições (Figura 2b).

Ressaltamos que, houve aumento da E nas mudas sombreadas a partir dos 50 dias, especialmente sob 30% de sombreamento. Na REC, mudas sob 30% de sombreamento, independente do regime hídrico a qual estavam previamente induzidas apresentando maiores valores de E ($4,29$, $3,83$ e $3,22 \text{ mmol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$).

Os maiores valores de EUA ocorreram nos tratamentos 1 ao 3 ($9,01$, $4,91$ e $3,75 \text{ mol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$) respectivamente, no primeiro período de avaliação, aos 50 dias, os maiores valores ocorreram nos tratamentos 2, 3, 7 e 8 variando entre $5,56$ a $3,79 \text{ mol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$. Na REC houve decréscimo de EUA e não houve diferença estatística entre os tratamentos apresentando valores entre $2,56$ a $1,11 \text{ mol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$ (Figura 2c).

A concentração interna de CO₂ (C_i) teve efeito isolado entre os períodos de avaliação e os tratamentos, sendo que os maiores valores ocorreram nas mudas sob 30% de sombra (Tratamento 4 ao 6), independente do regime hídrico (316,75, 313,50 e 300,88 μmol CO₂ mol⁻¹) (Figura 3a). Quanto aos períodos de avaliação (Figura 3b), a maior média foram observadas aos 50 dias (259,05 μmol CO₂ mol⁻¹).

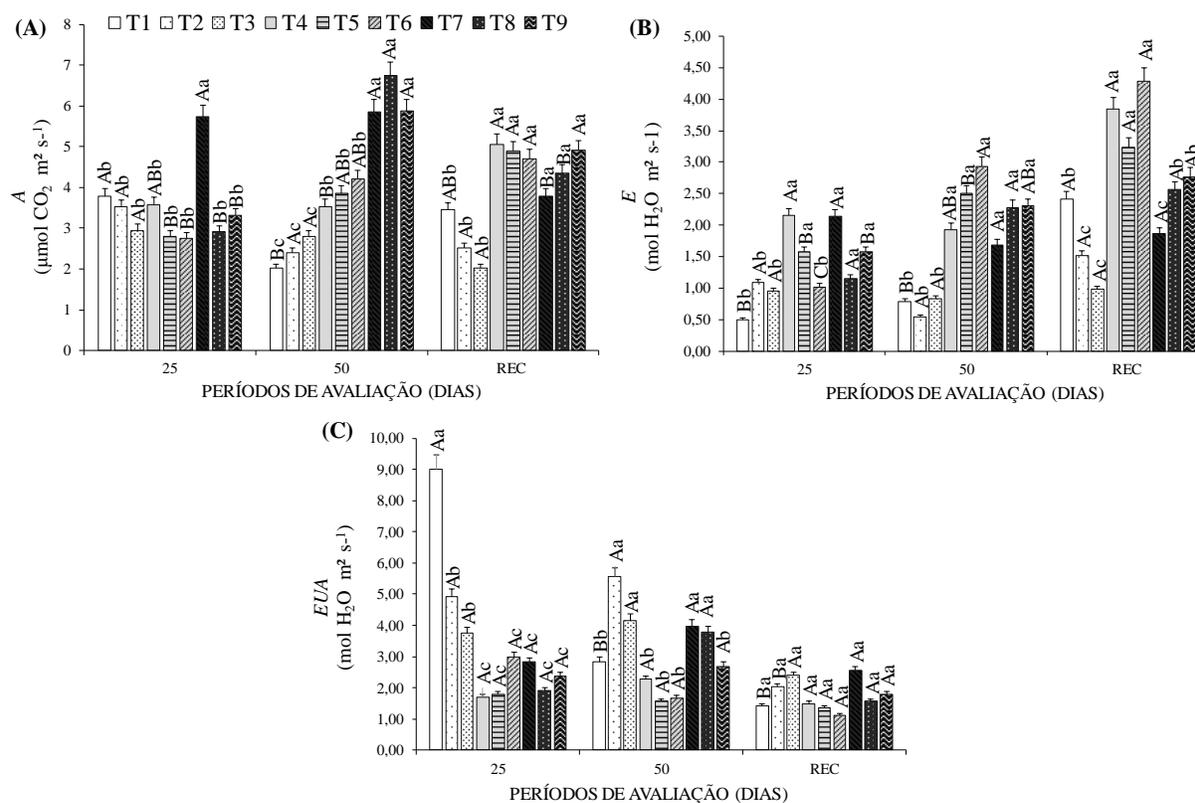


Figura 2 - Taxa de assimilação de CO₂ (A), taxa transpiratória (B) e eficiência do uso da água (C) em folhas de *Inga vera* Willd. sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

Quanto à gs, os maiores valores foram observados nos tratamentos 4, 5 e 7 (0,12, 0,08 e 0,07 mol H₂O m⁻² s⁻¹) respectivamente aos 25 dias e, aos 50 dias, os maiores valores foram verificados nos tratamentos 5, 6, 8 e 9 variando de 0,06 a 0,09 mol H₂O m⁻² s⁻¹. Na REC, as mudas

cultivadas no tratamento 6 obteve maior média estatística ($0,11 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em comparação aos demais tratamentos (Figura 3c).

Os maiores valores de eficiência de carboxilação da Rubisco – A/C_i ocorreram nos tratamentos 2, 3 e 7 ($0,018, 0,015$ e $0,021 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) respectivamente aos 25 dias. Aos 50 dias, o tratamento 8 obteve maior média estatística ($0,031 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Na REC, os maiores valores de A/C_i foram observados em mudas sombreadas, independente dos regimes hídricos a qual estavam antes do período de recuperação. (Figura 3d)

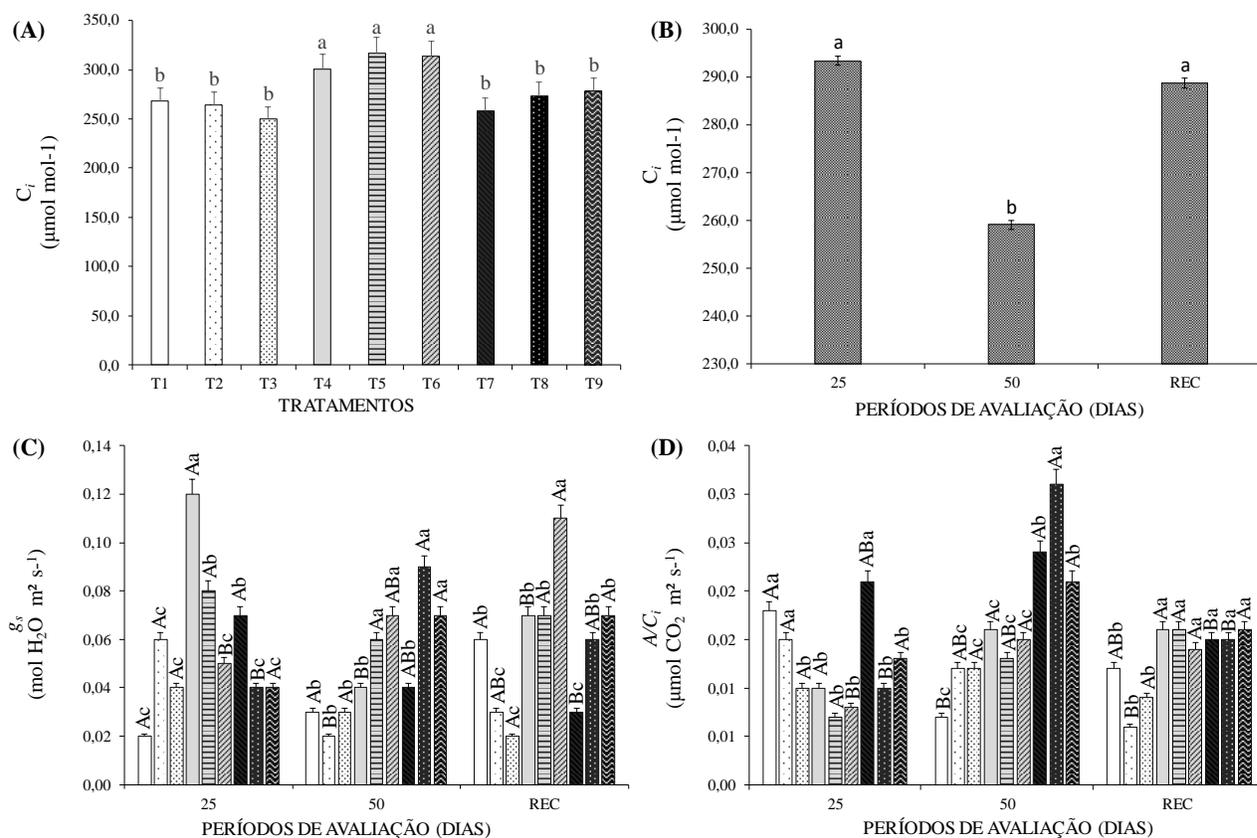


Figura 3 - Concentração interna de CO₂ (A e B), condutância estomática (C) e eficiência de carboxilação da Rubisco (D) em folhas de *I. vera Wild.* sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

Observamos que não houve diferença significativa na fluorescência inicial (F_0) aos 25 dias, mas aos 50 dias, mudas dos tratamentos 8 e 9 apresentaram menores valores (0,30 e 0,32 elétron quantum⁻¹). Na REC não houve diferença entre os regimes hídricos e níveis de sombreamento, mas ressaltamos que ocorreu aumento da F_0 no tratamento 8 e 9. E houve queda de fluorescência inicial na REC, em relação aos 50 dias (Figura 4a).

A eficiência quântica fotoquímica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) foi menor em mudas cultivadas à pleno sol, independente dos regimes hídricos aos 25 dias (T1 ao T3) variando estatisticamente de 0,46 a 0,44 elétron quantum⁻¹. Por outro lado, aos 50 dias houve decréscimo de F_v/F_m nos tratamentos 4, 5 e 6. Na REC, houve efeito semelhante ao segundo período de avaliação exceto nos tratamentos 1, 3 e 6 por apresentarem menor F_v/F_m em comparação aos demais (Figura 4b).

No que se refere à eficiência de conversão de energia absorvida (F_v/F_0), aos 25 dias as mudas sob 0% de sombreamento independente dos regimes hídricos e no tratamento 5 apresentaram menores médias estatística (1,43, 0,79, 2,07 e 1,77 elétron quantum⁻¹). Aos 50 dias, os maiores valores de F_v/F_0 ocorreram nas mudas cultivadas nos tratamentos 8 e 9, enquanto que na REC foram sob os tratamentos 7 e 8 (Figura 4c).

A produção quântica basal dos processos não fotoquímicos (F_0/F_m) foi maior (0,56, 0,57 e 0,54 elétron quantum⁻¹) nas mudas sob 0% de sombreamento, independente dos regimes hídricos aos 25 dias (Figura 4d). No segundo período de avaliação, houve decréscimo dos tratamentos 2, 3, 7, 8 e 9 (0,38, 0,32, 0,23, 0,17 e 0,18 elétron quantum⁻¹) e aumento nos tratamentos 4, 5 e 6 (0,57, 0,37 e 0,42 elétron quantum⁻¹). Na REC, mudas cultivadas à pleno sol demonstrou maiores médias (0,54, 0,42 e 0,41 elétron quantum⁻¹).

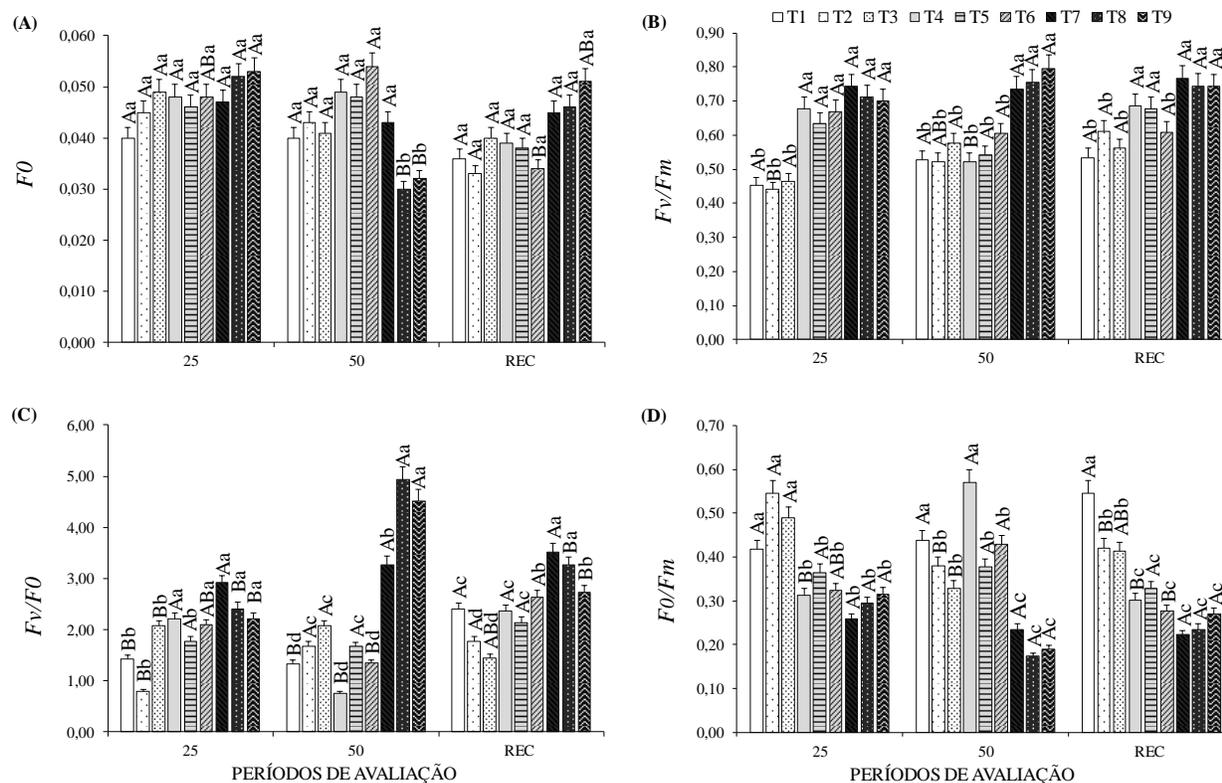


Figura 4 - Fluorescência inicial (A), eficiência quântica fotoquímica potencial do fotossistema II (B), eficiência de conversão de energia absorvida (C) e produção quântica basal dos processos não fotoquímicos do fotossistema II (D) em folhas de ingá sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

O conteúdo relativo de água (CRA) nas folhas de *I. vera*, foi menor nos tratamentos 1, 2, 3, 5 e 6 variando de 72,58 a 46,56% aos 25 dias (Figura 5). Observamos que, aos 50 dias, houve decréscimo de CRA nos tratamentos 2, 3 e em 70 % de sombreamento independente do regime hídrico (Tratamentos 7, 8 e 9) variando de 64,19 a 54,92% do CRA. Em REC, os maiores valores ocorreram nas mudas sob 70% de sombreamento, independente do regime hídrico a que foram previamente submetidas, variando de 94,75 a 86,47% do CRA.

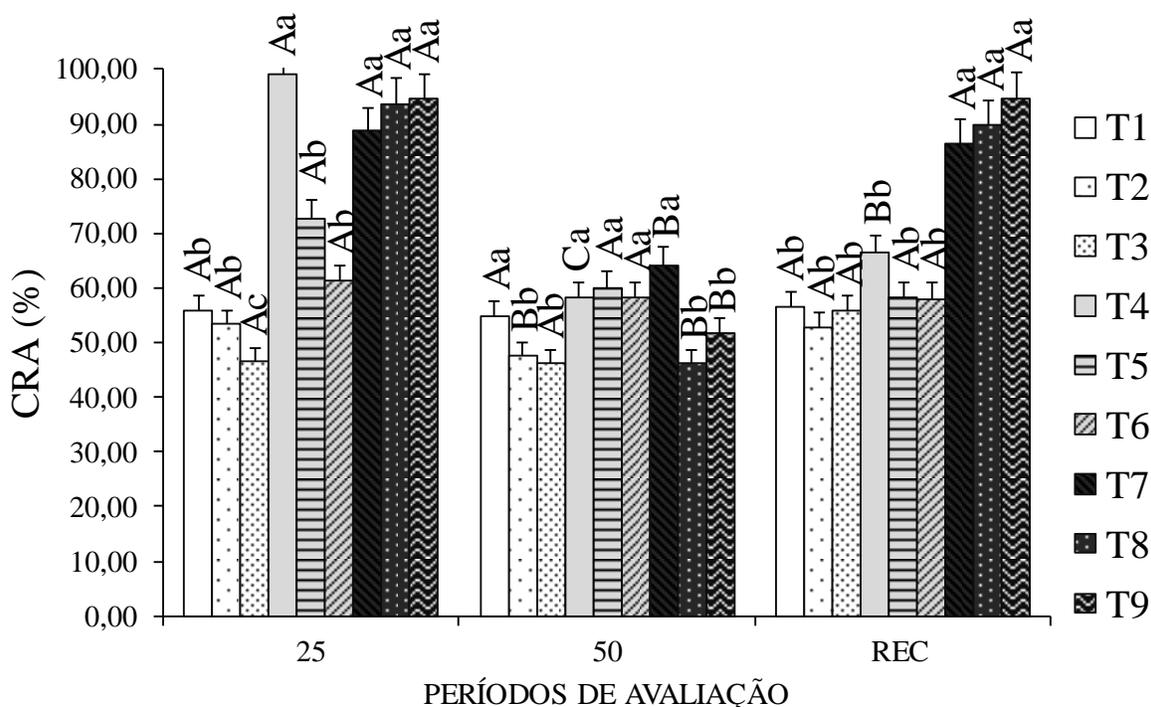


Figura 5 - Conteúdo relativo de água (CRA) em folhas de *Inga vera* Willd. cultivadas sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

4.4 Discussão

Partindo da premissa de que *Inga vera* Willd. é descrita como espécie pioneira, bem adaptada a ambientes úmidos, além de possuir mecanismos morfofisiológicos de aclimação para tolerar estações de seca (LITTLE, 1964, CARVALHO, 2008; TAMASHIRO & ESCOBAR, 2016), a hipótese do trabalho foi de que durante o período de experimento mudas de ingá submetidas à baixa disponibilidade hídrica no substrato e submetidas ao sombreamento artificial apresentariam efeito mitigador, influenciando positivamente nas características de metabolismo fotossintético.

A hipótese foi comprovada uma vez que, apesar de as plantas jovens de *I. vera* apresentarem plasticidade às diferentes condições de luz e disponibilidades hídricas, o sombreamento associado a menor disponibilidade hídrica não caracterizou sinergismo de estresse. Portanto, sob

sombreamento, as condições favoreceram o metabolismo fotoquímico e bioquímico da fotossíntese, uma vez que, as plantas mantiveram mais elevada a taxa fotossintética, eficiência de carboxilação da Rubisco (A/C_i) e os processos de conversão de energia absorvida (F_v/F_0) e da relação F_v/F_m mesmo em condição de baixa disponibilidade hídrica, aqui representada por 50% da CRS, sugerindo efeito mitigador das condições com maior limitação hídrica.

Diferentemente do esperado, os valores de referência para a eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) observados em 0% de sombra indicam que essa condição foi desfavorável para as mudas de *I. vera*, uma vez que os valores de referência adequados, isto é, centros de reação intactos, variam de 0,75 a 0,85 elétron quantum⁻¹ (BJÖRKMAN & DEMMIG, 1987; BAKER & ROSENQVST, 2004). Valores muito baixos de F_v/F_m , por exemplo, 0,60 elétron quantum⁻¹ ou inferior pode ser um indício de fotoinibição (MAGALHÃES et al., 2009). Portanto, por meio dos resultados obtidos neste estudo para esta variável, plantas de *I. vera* sob pleno sol independente da disponibilidade hídrica no substrato encontravam-se com indícios de fotoinibição dinâmica (TAIZ e ZEIGER, 2017).

A eficiência máxima do processo fotoquímico no fotossistema II (F_v/F_0) apresentou indicativo de estresse quando cultivadas em maior disponibilidade de luz, uma vez que os valores observados foram abaixo dos descritos como valores de referência que variam entre 4-6 para a maioria das plantas (ROHÁČEK, 2002). Esta resposta corrobora com o parâmetro anterior (F_v/F_m) já que é possível detectar com mais precisão as mudanças na maquinaria fotossintética.

O decréscimo na razão F_v/F_0 em mudas mantidas a pleno sol, pode estar relacionado aos danos nos centros de reação do FS-II devido à instabilidade no aparato fotossintético já que houve radiação excedente na condição de pleno sol, sendo assim, tal excitação em excesso dos centros de reações do FS-II está associada a danos ou inativação (MAXWELL e JOHNSON, 2000). Outro fator que pode ter refletido em maior eficiência de conversão de energia absorvida (F_v/F_0) está relacionado com maiores áreas foliares em condição de sombra (dados não amostrados).

Quanto à produção quântica basal dos processos não fotoquímicos do fotossistema II (F_0/F_m), foi evidenciado de modo geral, em condição de 0% de sombreamento valores altos (0,56, 0,57 e 0,54) e, de acordo com Roháček (2002), os valores de referência que indicam quando o vegetal está sob estresse variam entre 0,14 e 0,20.

Este resultado sugere que, para plantas jovens de *I. vera*, mesmo sob maior sombreamento não atuar de modo sinérgico de estresse à menor disponibilidade hídrica, a espécie apresenta

plasticidade fotossintética quando submetida a maiores níveis de sombreamento, demonstrando capacidade de aclimatação à baixa irradiância.

Tratando-se ao conteúdo relativo de água (CRA) nas folhas de ingá, se observou variações do CRA ao longo do período experimental e decréscimo acentuado para condições sombreadas no segundo período de avaliação. No período de recuperação, aquelas que estavam mantidas em condições de sombreamento aumentaram os percentuais de CRA demonstrando que a luminosidade foi um fator mais efetivo na determinação do *status* hídrico das plantas jovens de *I. vera*, corroborando de modo geral, com os parâmetros de fluorescência descritos.

De todo modo, não se descarta a influência da eficiência do uso de água (*EUA*) em mudas sob pleno sol, promovendo otimização da turgescência e, assim, as plantas reduziram sua taxa transpiratória (*E*) não havendo perda significativa de água devido ao fechamento estomático, distintamente daquelas sombreadas. Essa resposta corrobora com o estudo de Larcher (2000), pois segundo o autor, plantas expostas a maior irradiância tendem a diminuir a área foliar (dados não amostrados) e este fator está associado à diminuição da taxa transpiratória, uma vez que ocorre uma diminuição da superfície de evapotranspiração.

Corroborando com os dados de CRA, a disponibilidade de água fornecida no substrato não caracterizou fator limitante para a condutância estomática (g_s) em virtude de haver variações nos tratamentos com boas condições hídricas (100% e 75% da CRS) ou seja, apresentavam valores semelhantes (estatisticamente) com aquelas submetidas a 50% da CRS em condições de sombra ou pleno sol.

Neste estudo, reduções de C_i não tiveram relação com fatores estomáticos, podendo ser relacionada pela redução do transporte de elétrons ou pela ineficiência carboxilativa da Rubisco (MACHADO et al. 2005; TAIZ & ZEIGER 2017). Nesse sentido, o sombreamento diminuiu o efeito fotoinibitório, e favoreceu melhor eficiência de A/C_i e, sob maiores disponibilidades de luz, ocorreu menor A/C_i o que influenciou negativamente os valores de *A* a partir do segundo período de avaliação.

Mediante as respostas fisiológicas descritas até aqui, o comportamento heliófito e, portanto, adaptado à alta irradiância, seria o esperado, pois a espécie é classificada como pioneira (PENNINGTON, 1997; SANTANA et al., 2016). Por meio deste estudo, é possível aferir as interações entre plantas e condicionamento do meio, mesmo que complexas, portanto, salienta-se que essa classificação sucessional não é definitiva para *Inga vera* Willd.

Considerando que *I. vera* pode ser encontrada em condições de sombreamento/menor intensidade luminosa, ocorrendo em clareiras, bordas de galeria, bordas de floresta ou em sub-bosque densamente sombreado e mata-fechada. As respostas fisiológicas apresentadas pela espécie no presente estudo, complementados pelos dados de trocas gasosas, fluorescência e conteúdo relativo de água e por meio de uma revisão da ocorrência de *Inga vera* Willd em fitofisionomias distintas daquelas descritas anteriormente para seu estágio sucessional (Tabela 2), sugerimos a classificação secundária inicial, corroborando com os estudos na literatura (LOPES, et al., 2002; Souza et al., 2005; ZVIEJKOVSKI, 2008; MAGALHÃES, 2014)), em detrimento da classificação como pioneira (NASCIMENTO, et al., 2003, CHAMI, et al, 2011, VIAPIANA, 2017).

Tabela 2 - Ocorrência de *Inga vera* Willd. em diferentes fitofisionomias e tipos de solos. Grupo ecológico, PI= Pioneira, SI= Secundária inicial, NI= Não Informado.

Espécie	Fitofisionomia	Tipo de solo	Classificação sucessional	Autor
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta Estacional Semidecidual.	Latossolo Vermelho- Amarelo	SI	LOPES, et al., 2002.
<i>Inga vera</i> Willd	Caatinga arbórea aberta	Neossolo Flúvico	PI	NASCIMENTO, et al., 2003
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta estacional semidecidual (mata fechada)	Latossolo Vermelho- Escuro	SI	SOUZA, et al., 2005
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta Estacional Semidecidual Aluvial	Hidromórfico	SI	ZVIEJKOVSKI, 2008.
<i>Inga vera</i> Willd	Caatinga arbórea aberta	Embasamento Cristalino	NI	CÓRDULA, et al., 2008

<i>Inga vera</i> Willd	Floresta estacional decidual	Franco Arenoso	NI	RODRIGUES, 2011
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta Ombrófila Mista	Cambissolo Húmico Alumínico	PI	CHAMI, et al, 2011.
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta Estacional Semidecidual	Latossolo vermelho- Escuro Distrófico	SI	MAGALHÃES, 2014.c
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta estacional deciduífólia subtropical ribeirinha (mata ciliar).	Neossolo Flúvico	NI	FIGUEIRA, et al., 2014.
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta estacional semidecidual	Hidromórfico	NI	BARROS, 2017.
<i>Inga vera</i> Willd	floresta secundária	Latossolo/Neossolo Litólico	PI	VIAPIANA, 2017
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta poliespecífica	Hidromórfico	NI	MARTINS, et al., 2020

4.5 Conclusão

Os resultados mostram que o sombreamento afetou positivamente o metabolismo fotossintético de *Inga vera* Willd. e apresentou efeito mitigador do efeito danoso causado pela menor disponibilidade de água no substrato.

Mudas cultivadas a 30% e a 70% de luminosidade submetidas a menor disponibilidade hídrica do solo apresentam, de um modo geral, melhor capacidade de recuperação de suas trocas gasosas, não sendo observadas, nestas condições, danos significativos no aparato fotossintético.

4.6 Referências bibliográficas

ALEDI FELSEMBURGH, C., DOS SANTOS, K. J. S., DE CAMARGO, P. B., DO CARMO, J. B., & SIZA TRIBUZY, E. Respostas ecofisiológicas de *Aniba parviflora* ao sombreamento artificial. **Brazilian Journal of Forest Research/Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 36, n. 87, 2016.

AZEVEDO, G. T. D. O. S., NOVAES, A. B. D., AZEVEDO, G. B. D., & SILVA, H. F. Desenvolvimento de mudas de nim indiano sob diferentes níveis de sombreamento. **Floresta e Ambiente**, v. 22, p. 249-255, 2015.

BAKER, N. R., ROSENQVST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 403, p. 1607-1621, 2004.

BARBEIRO, C., ROMAGNOLO, M. B., & PASTORINI, L. H. *Lonchocarpus cultratus* (Vell.) AVG Azevedo & HC Lima (Fabaceae) growth under different shade and water availability conditions. **Revista Ceres**, v. 65, p. 491-499, 2018.

BARBOSA, L. D. O., DRESCH, D. M., SCALON, L., & SCALON, S. D. P. Q. Ecophysiological Strategies of *Cedrela fissilis* Vell. Seedlings under Conditions of Flooding and Light Availability. **Journal of Sustainable Forestry**, p. 1-16, 2021.

BARROS, L. C. A. **Levantamento florístico e fitossociológico em um fragmento de Mata Ciliar do Rio Pitanga, Sergipe**. 2017. Monografia (graduação em Ciências Florestais) – Curso de Engenharia Florestal, Departamento de Ciências Florestais, Centro de Ciências Agrárias Aplicadas, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, 2017

BASTOS, S. S. et al. Photosynthetic metabolism and antioxidant in *Ormosia arborea* are modulated by abscisic acid under water deficit?. **Brazilian Journal of Biology**, v. 82, 2021.

BATES, L. S., WALDREN, R. P., & TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and soil**, v. 39, n. 1, p. 205-207, 1973.

BRIGGS, L. Lyman James., and SHANTZ. Homer L.eRoy Shantz. **The water requirement of plants**. No. 284-285. US Government Printing Office, 1913.

CARVALHO, P. E. R. Espécies Arbóreas Brasileiras. Brasília - DF: Embrapa Informação Tecnológica: Colombo, PR: **Embrapa Florestas**, p. 297-303. v. 3. 2008.

CHAMI, L. B., ARAUJO, M. M., LONGHI, S. J., KIELSE, P., & LÚCIO, A. D. C. Mecanismos de regeneração natural em diferentes ambientes de remanescente de Floresta Ombrófila Mista, São Francisco de Paula, RS. **Ciência Rural**, v. 41, n. 2, p. 251-259, 2011.

CÓRDULA, E. QUEIROZ, L. P., ALVES, Ma. Checklist da flora de Mirandiba, Pernambuco: Leguminosae. **Rodriguésia**, v. 59, n. 3, p. 597-602, 2008.

CRUZ-NETO, Oswaldo et al. Pollination partial recovery across monospecific plantations of a native tree (*Inga vera*, Leguminosae) in the Atlantic forest: lessons for restoration. **Forest Ecology and Management**, v. 427, p. 383-391, 2018.

DA SILVA, A. F., DE OLIVEIRA, R. V., LOUREIRO, N. R. S., DE PAULA, A. Composição florística e grupos ecológicos das espécies de um trecho de floresta semidecídua submontana da Fazenda São Geraldo, Viçosa-MG. **Revista Arvore**, v. 27, n. 3, p. 311-319, 2003.

DAMASCENO-JUNIOR, G. A., SEMIR, J., DOS SANTOS, F. A. M., & DE FREITAS LEITÃO-FILHO, H. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 200, n. 2, p. 119-135, 2005.

DE OLIVEIRA, M. T., CASSOL, H. L. G., GANEM, K. A., DUTRA, A. C., PRIETO, J. D., ARAI, E., & SHIMABUKURO, Y. E. Mapeamento da Vegetação do Cerrado—Uma Revisão das Iniciativas de Sensoriamento Remoto. **Revista Brasileira de Cartografia**, v. 72, p. 1250-1274, 2020.

DEMMIG, B., BJÖRKMAN, O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. **Planta**, v. 171, n. 2, p. 171-184, 1987.

DEL LONGO, O. T., GONZÁLEZ, C. A., PASTORI, G. M., & TRIPPI, V. S. Antioxidant defences under hyperoxygenic and hyperosmotic conditions in leaves of two lines of maize with differential sensitivity to drought. **Plant and cell physiology**, v. 34, n. 7, p. 1023-1028, 1993.

DELAUNEY, Ashton J., VERMA, Desh Pal S. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. **The plant journal**, v. 4, n. 2, p. 215-223, 1993.

DICKSON, A., LEAF, A. L., HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10-13, 1960.

DOS SANTOS, Luciano Machado et al. Níveis de sombreamento na emergência e desenvolvimento inicial de mudas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 18, n. 2, p. 139-145, 2019.

FARIA, J. M., DAVIDE, L. C., DA SILVA, E. A., DAVIDE, A. C., PEREIRA, R. C., VAN LAMMEREN, A. A., & HILHORST, H. W. Physiological and cytological aspects of *Inga vera* subsp. *affinis* embryos during storage. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 18, p. 503-513, 2006.

FELFILI, J. M., NOGUEIRA, P. E., SILVA JÚNIOR, M. C. D., MARIMON, B. S., & DELITTI, W. B. C. Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa-MT. **Acta botanica brasílica**, v. 16, p. 103-112, 2002.

FELFILI, J. M., SILVA JR, M. C. D., REZENDE, A. V., MACHADO, J. W. B., WALTER, B. M. T., SILVA, P. E. N. D., & HAY, J. D. Análise comparativa da florística e fitossociologia da vegetação arbórea do cerrado sensu stricto na Chapada Pratinha, DF-Brasil. **Acta botanica brasílica**, v. 6, p. 27-46, 1992.

FERNANDES, M. M., SILVA, T. R. D., FERREIRA, R. A., PINTO, A. D. S., MAGALHÃES, J. S., & SOUZA, I. B. A. Aporte de serapilheira em reflorestamento misto. **Acta Biológica Catarinense**, 2018.

FERREIRA, D. F. **Programa de análises estatísticas** (Statistical Analysis Software) e planejamento de Experimentos – SISVAR 5.3. Lavras: UFLA, 2010.

FERREIRA, W. N., ZANDAVALLI, R. B., BEZERRA, A. M. E., & MEDEIROS FILHO, S. Crescimento inicial de *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke (Mimosaceae) e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altshul (Mimosaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Botanica Brasílica**, v. 26, p. 408-414, 2012.

FREITAS, V. D. M. B., SCALON, S. D. P. Q., DRESCH, D. M., DA SILVA BASTOS, S., DE SOUZA, A. P. R., & JUNGLOS, F. S. Emergence, initial growth and photosynthetic metabolism of *Ormosia arborea* (Vell.) Harms under different light availabilities. **Floresta**, v. 50, n. 4, p. 1689-1697, 2020.

JESUS, M. V., SCALON, S. D. P. Q., DRESCH, D. M., LINNÉ, J. A., & REIS, L. C. Physiological behavior of *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. seedlings under flooding and shading. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 42, n. 6, p. 3149-3166, 2021.

GANDOLFI, S., LEITÃO FILHO, H.F. & BEZERRA, C.L.F. Estudo florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecidual no município de Guarulhos, SP. **Revista Brasileira de Biologia**. 55(4): 753-767. 1995.

GIANNOPOLITIS, C. N., RIES, S. K. Superoxide dismutases: II. Purification and quantitative relationship with water-soluble protein in seedlings. **Plant physiology**, v. 59, n. 2, p. 315-318, 1977.

GUARINO, E., HENZEL, A. B. D., NORONHA, A., FOESCH, M., WELLER, E., GOMES, G., ... & MIURA, A. Sistemas agro. florestais como estratégia para restauração de ecossistemas. florestais. **Embrapa Clima Temperado-Capítulo em livro técnico (INFOTECA-E)**, 2020.

GUSSON, A. E., LOPES, S., OLIVEIRA, A., VALE, V., DIAS NETO, O. C., & SCHIAVINI, I. A Família Fabaceae nas Florestas Estacionais Semidecíduais do Triângulo Mineiro. **IX Simpósio Nacional Cerrado**. Brasília, DF, 2008.

HATFIELD, J. L., DOLD, C. Water-use efficiency: advances and challenges in a changing climate. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 103, 2019.

JUNGLOS, Mário Soares. **Efeito da submersão em água na germinação e da luz na emergência e desenvolvimento inicial de Inga vera Wild**. (Fabaceae). 2016. 74 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Geral/Bioprospecção) – Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, 2016.

LARCHER, W., & DE ASSIS PRADO, C. H. B. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa Artes e textos, 2000.

LENHARD, N. R., PAIVA NETO, V. B. D., SCALON, S. D. P. Q., & ALVARENGA, A. A. D. Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, p. 178-186, 2013.

LITTLE, E. L., WADSWORTH, F. H. **Common trees of Puerto Rico and the Virgin islands**. US Department of Agriculture, Forest Service, 1964.

LLUSIA, J., ROAHTYN, S., YAKIR, D., ROTENBERG, E., SECO, R., GUENTHER, A., & PENUELAS, J. Fotossíntese, condutância estomática e resposta de emissão de terpeno à disponibilidade de água em florestas mediterrâneas secas e méxicas. **Trees**, 30: 749-759, 2016.

LOPES, W. D. P., PAULA, A. D., SEVILHA, A. C., & SILVA, A. F. D. Composição da flora arbórea de um trecho de floresta estacional no Jardim Botânico da Universidade Federal de Viçosa (face sudoeste), Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v. 26, n. 3, p. 339-347, 2002.

MACHADO, A. F. L., FERREIRA, L. R., SANTOS, L. T., FERREIRA, F. A., VIANA, R. G., MACHADO, M. S., & FREITAS, F. C. L. Eficiência fotossintética e uso da água em plantas de eucalipto pulverizadas com glyphosate. **Planta Daninha**, v. 28, p. 319-327, 2010.

MAGALHÃES, N. S., MARENCO, R. A., MENDES, K. R. Aclimatação de mudas de acariquara à alta irradiância. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, p. 687-694, 2009.

MAGALHÃES, J. H. R. **Dinâmica do componente arbóreo e estrutura do estrato de regeneração da floresta estacional semidecidual da Fazenda do Glória**. 2014. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG

MALHEIROS, R. A influência da sazonalidade na dinâmica da vida no bioma Cerrado. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 19, 2016.

MARTINS, B. A. A., CASTRILLON, S. K. I., SANDER, N. L., OLIVO-NETO, A. M., LÁZARO, W. L., DA SILVA, C. J., ... & PEDROGA, J. A. Efeito da inundação sobre comunidades arbóreas em floresta poliespecífica na Estação Ecológica de Taiamã (Sítio Ramsar), Pantanal Matogrossense. **Research, Society and Development**, v. 9, n. 8, p. e385985808-e385985808, 2020.

MAXWELL, K., JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence-*a* practical guide. **Journal of experimental botany**, v. 51, n. 345, p. 659-668, 2000.

MOTA, L. H. D. S., SCALON, S. D. P. Q., & HEINZ, R. Sombreamento na emergência de plântulas e no crescimento inicial de *Dipteryx alata* Vog. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 3, p. 423-431, 2012.

MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A., & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NASCIMENTO, C. E. S., RODAL, M. J. N & CAVALCANTI, A. C. Fitossociologia dos remanescentes de mata xerofítica associada a um gradiente ambiental às margens do rio São Francisco - Petrolina, Pernambuco, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica [online]**, v. 26, n. 3, 2003.

NOGUEIRA, A. C., MEDEIROS, AC de S. Extração e beneficiamento de sementes florestais nativas. **Embrapa Florestas-Circular Técnica (INFOTECA-E)**, 2007.

PACHECO, F. V., PEREIRA, C. R., SILVA, R. L. D., & ALVARENGA, I. C. A. Crescimento inicial de *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex. Benth (Fabaceae) e *Chorisia speciosa* A. St.-Hil (Malvaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 37, p. 945-953, 2013.

PINZÓN-TORRES, J. A., & SCHIAVINATO, M. A. Crescimento, eficiência fotossintética e eficiência do uso da água em quatro espécies de leguminosas arbóreas tropicais. **Hoehnea**, v. 35, p. 395-404, 2008.

PIRASTEH-ANOSHEH, H., SAED-MOUCHESHI, A., PAKNIYAT, H., & PESSARAKLI, M. Stomatal responses to drought stress. **Water stress and crop plants**, p. 24-40, 2016.

REGO, G. M., POSSAMAI, E. Efeito do Sombreamento sobre o Teor de Clorofila e Crescimento Inicial do Jequitibá-rosa. **Pesquisa Florestal Brasileira**, n. 53, p. 179-179, 2006.

RODRIGUES, P. M. S. **Análise de gradientes de solo e vegetação em mata ciliar do Rio São Francisco, norte de Minas Gerais, para fins de restauração florestal**. 2011. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa.

ROHÁČEK, K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. **Photosynthetica**, v. 40, n. 1, p. 13-29, 2002.

ROSA, D. B. C. J., SCALON, S. D. P. Q., & DRESCH, D. M. Shading for water stress mitigation in *Copaifera langsdorffii* Desf. seedlings. **South African Journal of Botany**, v. 140, p. 240-248, 2021.

ROSA, D. B., SCALON, S. P., CREMON, T., CECCON, F., & DRESCH, D. M. Gas exchange and antioxidant activity in seedlings of *Copaifera langsdorffii* Desf. under different water conditions. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, p. 3039-3050, 2017.

SANTANA, C. D. A., SILVA, V. D., & SILVA, A. T. Manual de identificação de mudas de espécies florestais. **Secretaria Municipal de Meio Ambiente, Rio de Janeiro, Segunda Edição**, 2016.

SANTOS, H. G, JACOMINE, P. K. T, ANJOS, L. H. C, OLIVEIRA, V. A, LUBRERAS, J. F, COELHO, M. R, ALMEIDA, J. A, CUNHA, T. J. F, OLIVEIRA, J. B, editores. Sistema brasileiro de classificação de solos. 3^a ed. Brasília, DF, **Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária**, 2013.

SCALON, S. P. Q. et al. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, p. 655-662, 2011.

SCHOCK, A. A., RAMM, A., MARTINAZZO, E. G., SILVA, D. M., & BACARIN, M. A. Crescimento e fotossíntese de plantas de pinhão-mansão cultivadas em diferentes condições de luminosidade. **Revista brasileira de engenharia agrícola e ambiental**, v. 18, p. 3-9, 2014.

SCOTT, A. J., KNOTT, M. A cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. **Biometrics**, p. 507-512, 1974.

SHABALA, Sergey (Ed.). **Plant stress physiology**. Cabi, 2017.

SILVA, A. C., HIGUCHI, P., VAN DEN BERG, P., NUNES, M. H., CARVALHO, D. A. **Florestas Inundáveis: ecologia, florística e adaptações das espécies**. Lavras – MG: UFLA, 170p. 2012.

SILVA, A. da, FIGLIOLIA, M. B., AGUIAR, I. B. de. Secagem, extração e beneficiamento de sementes. In: AGUIAR, I. B. de, PIÑA-RODRIGUES, F. C. M., FIGLIOLIA, M. B. **Sementes florestais tropicais**. Brasília, DF: ABRATES, 1993. p. 303- 331.

SIMON, M. F., GREYER, R., DE QUEIROZ, L. P., SKEMA, C., PENNINGTON, R. T., & HUGHES, C. E. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 48, p. 20359-20364, 2009.

SOUZA, C. C., OLIVEIRA, F. A., SILVA, I. F., AMORIM NETO, M. S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, n. 3, p. 338-342, 2000.

SOUZA, J. P., ARAUJO, G. M. Estrutura arbustivo/arbórea do subosque de clareiras e áreas sob dossel fechado em floresta estacional semidecidual urbana em Araguari–MG. **Journal of Biociences**, v. 21, p. 93-102, 2005.

TAIZ, L., ZEIGER, E., MOLLER, I., MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 888 p, 2017

TAMASHIRO, J. Y., & ESCOBAR, N. A. G. Subfamília Mimosoideae. **Taxon**, v. 52, p. 362-363, 2016.

TANG, H., HU, Y. Y., YU, W. W., SONG, L. L., & WU, J. S. Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments. **Trees**, v. 29, n. 4, p. 1011-1022, 2015.

THACH, L. B., SHAPCOTT, A., SCHMIDT, S., & CRITCHLEY, C. The OJIP fast fluorescence rise characterizes Graptophyllum species and their stress responses. **Photosynthesis Research**, v. 94, n. 2, p. 423-436, 2007.

VIAPIANA, J. **Comparação entre estratos regenerantes de florestas primária e secundária: uma avaliação da restauração passiva no oeste do Paraná**. 2017. Dissertação de Mestrado. Universidade Tecnológica Federal do Paraná.

ZHANG, D., QI, Q., WANG, X., TONG, S., LV, X., AN, Y., & ZHU, X. Physiological responses of *Carex schmidtii* Meinsh to alternating flooding-drought conditions in the Momoge wetland, northeast China. **Aquatic Botany**, v. 153, p. 33-39, 2019.

ZVIEJKOVSKI, L. P. **Sucessão em uma pastagem tropical abandonada: mudanças estruturais e estimativa de recuperação florestal**. 2008. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

5. ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO DE MUDAS DE *INGA VERA* WILLD. SOB CONDIÇÕES LUMINOSAS E HÍDRICAS.

ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO DE MUDAS DE *Inga vera* Willd. SOB CONDIÇÕES LUMINOSAS E HÍDRICAS

Resumo

Objetivou-se neste trabalho, verificar as alterações fisiológicas em mudas de *Inga vera* Willd. sob diferentes níveis de luz e disponibilidades hídricas. Para tanto, as mudas foram cultivadas sob três regimes hídricos, baseadas nas capacidades de retenção de água do substrato (CRS): 50%, 75% e 100% e três níveis de sombreamento (0% – pleno sol, 30% e 70%) e avaliadas em três períodos: aos 25 e 50 dias após a submissão do regimes hídricos e, o último período aos 80 dias, caracterizado como recuperação (REC), quando todos os tratamentos foram submetidos a 70% da CRS. Foram avaliadas as características de índice de clorofila a, b e total, comprimento da parte aérea e de raiz, área foliar, índice de qualidade de Dickson (IQD), teor prolina, atividade enzimática da peroxidase e teor de proteína total. Verificou aumento dos índices de clorofila a, b e total em mudas cultivadas em sombra. De modo geral, as maiores médias de área foliar (AF) foram verificadas em mudas cultivadas a 30% de sombra independente do regime hídrico. Houve um efeito isolado dos períodos de avaliação e tratamentos sobre o comprimento de raiz (CR), o qual apresentou maiores valores sob 0% de sombreamento com 100% da CRS (62,88 cm). Mudas cultivadas sob pleno sol e 30% de sombreamento apresentaram maiores índices de qualidade (IQD). Quanto ao teor de prolina, (agente osmoprotetor) nas raízes e folhas de *I. vera* cultivadas em 0% e 30% com menor CRS apresentaram (de modo geral) maiores concentrações de prolina. Em relação as atividades antioxidantes, a atividade da enzima peroxidase nas folhas de *I. vera* apresentou de modo geral maiores variações entre os tratamentos em comparação com as raízes. Mudas sob 30% de sombreamento e 75% da CRS tiveram maiores concentração de proteína total em folhas e raízes. Através das respostas que a espécie apresentou nesta pesquisa, podemos verificar a alta plasticidade fenotípica de tolerância em diferentes condições. A espécie apresenta comportamento sucessional secundária inicial quando jovens e apresenta tolerância quando cultivadas a menores disponibilidades hídricas do solo sob sombreamento. Em pleno sol, de modo geral conseguem se desenvolver e ter boa qualidade quando crescidas sob 70/75% da CRS.

Palavras-Chave: ingá, plasticidade fenotípica, prolina, peroxidase, IQD, clorofila.

5.1 Introdução

Água e luz são fatores abióticos que determinam o crescimento vegetativo e reprodutivo das espécies vegetais. Esses fatores são essenciais na interação planta/ambiente, pois auxiliam às plantas a detectarem as mudanças no ambiente por meio de receptores que captam e realizam a transdução de sinais, promovendo respostas biológicas de curto a longo prazo (RICKLEFS, 2003; TAIZ et al., 2017).

Quando geneticamente adaptadas, as plantas apresentam mecanismos bioquímicos de tolerância ao estresse respondendo às mudanças na disponibilidade de recursos ambientais como água e luz, tais respostas são caracterizadas como plasticidade fenotípica. Espécies vegetais com maior grau de plasticidade fenotípica, possuem, portanto, capacidade de se aclimatar e sobreviver em condições ambientais instáveis (VALLADARES et al., 2005; CONTIN et al., 2014).

Portanto, a intensidade de luz e escassez/excesso de água na qual a planta é submetida pode afetar o crescimento e vigor, principalmente na fase de crescimento inicial, além de desencadear ajustes morfofisiológicos negativos ou positivos (aclimatação) diretos sobre o aparato e metabolismo fotossintético (RABELO et al., 2013; TERASHIMA, et al., 2021), pode causar alterações na síntese e composição de pigmentos fotossintéticos (SILVESTRINE et al., 2007; LAGE-PINTO et al., 2012), modificações em tecidos foliares e espessura foliar, alterações na proporção de tecidos fotossintetizantes e não fotossintetizantes, além de outros fatores bioquímicos como atividades antioxidantes.

Estudos ecofisiológicos relacionados ao manejo/produção vegetal ainda são escassos, sendo necessário novas pesquisas que auxiliam no entendimento de aspectos de cultivo, principalmente durante os estágios iniciais de crescimento. Esses estudos podem beneficiar projetos de recomposição/reflorestamento de áreas em degradação ambiental utilizando espécies nativas (SCOFFONI et al., 2015; SANTOS et al., 2017).

Dentre as espécies nativas com potencial de utilização na recomposição de áreas degradadas, merece destaque *Inga vera* Willd. conhecida popularmente como ingá ou ingá-banana, tratada na literatura como espécie pioneira ou secundária inicial, de grande porte, podendo alcançar até 30 metros de altura, semidecídua e seletiva higrófila (DAMASCENO-JUNIOR et al 2005; SANTANA et al., 2016; TAMASHIRO & ESCOBAR, 2016).

No Brasil, *I. vera* ocorre em quase todas as regiões, principalmente em áreas sazonalmente inundáveis (DA SILVA, 2003; DAMASCENO-JUNIOR et al., 2005; OLIVEIRA et al., 2015).

Inga vera Willd. é uma espécie indicada para recobrimento de áreas degradadas (GUARINO et al., 2020), visto que, espécies de recobrimento apresentam rápido crescimento e tem função de sombrear o solo e controlar as espécies invasoras que necessitam de luz plena.

O fruto de *I. vera* é muito apreciado por polinizadores, peixes, primatas e outros animais (CARVALHO, 2008; MARTINS, 2009, SILVA et al., 2012 DE OLIVEIRA FURLAN et al. 2017). No estudo de Ubessi-Macarini et al. (2011), se observa que a espécie também é utilizada como produto alimentício, apícola, ornamental e medicinal e é considerada uma árvore de alto valor de uso sustentável por comunidades ribeirinhas.

Levantamos a hipótese de que o sombreamento mitiga os efeitos estressantes do déficit hídrico mantendo o crescimento e a qualidade das mudas e garantindo sua recuperação após o fornecimento normal de água. Hipotetizamos ainda que o potencial mitigador do sombreamento se deve à ação das enzimas antioxidantes. Mediante isso, se objetivou verificar as alterações fisiológicas em *I. vera* sob diferentes níveis de luz e disponibilidades hídricas.

5.2 Material e métodos

Local de coleta e condições experimentais

As mudas de *I. vera* utilizadas no experimento, foram produzidas no viveiro da Universidade Federal da Grande Dourados (22°11'52.0"S 54°56'04.3"W), a partir de sementes de frutos coletados no mês de fevereiro de 2021 em aproximadamente 10 matrizes em área remanescente de Cerrado no município de Dourados, Mato Grosso do Sul.

Os frutos colhidos foram mantidos em sacos de papel e posteriormente foram beneficiados manualmente com o auxílio de peneira, sendo lavados sob água corrente para o total despulpamento (SILVA, 1993, NOGUEIRA, 2007). Considerando a recalitrância das sementes, a semeadura ocorreu no mesmo dias após o despulpamento dos frutos, sendo realizada em tubetes de 290 cm³ (duas sementes por tubete) contendo Latossolo Vermelho Distroférico de textura argilosa e areia (3:1 v/v) como substrato e irrigados diariamente com dois turnos de rega e mantidos sob 70% de sombreamento.

Aos 50 dias após a semeadura, quando as plântulas atingiram altura média de 8 cm aproximadamente, foram transferidas para vasos com 7 kg de capacidade, preenchidos com substrato composto de Latossolo Vermelho Distroférico de textura argilosa (SANTOS et. al., 2013) + areia grossa (3:1, v/v), sendo a partir de então consideradas como plantas jovens/mudas, e cada vaso contendo duas plantas cada.

Foram produzidas 192 mudas de *Inga vera* Willd. e após o transplântio as mudas foram aclimatadas aos diferentes níveis de sombreamento (pleno sol, 30% e 70% de sombreamento) por 30 dias sob 70% da capacidade de retenção de água do solo (SOUZA et. al., 2000) e após o período de aclimação foram submetidas aos diferentes regimes hídricos.

Regimes hídricos, sombreamento e delineamento experimental

As mudas foram cultivadas sob três regimes hídricos, baseados na capacidade de retenção de água no substrato (CRS) : 50%, 75% e 100% (SOUZA et. al., 2000) e três níveis de sombreamento 0% – pleno sol, 30% e 70% obtidos com uso de telas de nylon (exceto pleno sol) tipo sombrite® caracterizando os seguintes tratamentos conforme tabela 1.

Tabela 1 - Constituição dos tratamentos. CRS= Capacidade de retenção de água do substrato.

Tratamentos	CRS (%)	Sombreamento
T1	100	0%
T2	75	0%
T3	50	0%
T4	100	30%
T5	75	30%
T6	50	30%
T7	100	70%
T8	75	70%
T9	50	70%

As massas dos vasos foram aferidas no período da manhã (entre às 09:00 e 11:00 horas) em balança de precisão (0,001 g) e a irrigação individualizada dos mesmos, foi realizada diariamente, adicionando-se a quantidade de água suficiente para atingir o peso pré-estabelecido para cada tratamento segundo a metodologia de Souza et al. (2000).

Foram realizadas três avaliações, as quais ocorreram aos 25 e 50 dias após a submissão aos diferentes regimes hídricos, e após esse período, todas as mudas foram irrigadas mantendo o mesmo regime hídrico de 70% da CRS por 30 dias, caracterizando o período de recuperação (REC), totalizando 110 dias de experimento.

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, sendo os tratamentos arrançados em esquema fatorial 9 x 3, sendo os regimes hídricos combinados aos níveis de sombreamento e três períodos de avaliação, respectivamente, com quatro repetições, sendo cada unidade experimental constituída por 2 plantas.

Características avaliadas

Índice de clorofila

A determinação dos índices de clorofila *a*, *b* e total foi realizada entre 8 e 11h nas mesmas folhas utilizadas para as avaliações utilizando clorofilômetro portátil (FALKER).

Crescimento

O comprimento da parte aérea e de raiz foi mensurado com régua graduada em milímetros, a área foliar utilizando-se integrador de área (LI-COR, 3100 C – Area Meter) e o número de folhas por contagem. As amostras da parte aérea e raízes foram acondicionadas em estufa com circulação forçada de ar à 60 ± 5 °C por 3 dias e posteriormente as respectivas massas aferidas em balança analítica de precisão decimal (0,0001 g).

Qualidade das mudas

A qualidade das mudas foi avaliada pelo Índice de qualidade de Dickson (IQD) obtido pela expressão matemática: $IQD = [\text{massa seca total} / (\text{razão altura/diâmetro} + \text{razão massa seca da parte aérea/massa seca da raiz})]$ (DICKSON et al., 1960).

Atividade das enzimas antioxidantes: preparo do extrato

A análise enzimática foi realizada conforme modificações na metodologia descrita por Broetto (2014). Após colhidas, as folhas e raízes de *I. vera* de todos os tratamentos e repetições foram congelados em nitrogênio líquido e macerados. De cada amostra foi pesado 1 g e macerado em solução contendo 0,3 g de polivinilpirrolidona (PVP), diluído em 100 mL de tampão fosfato de potássio (0,2 M), na qual foram adicionados 6 mL. Em seguida, as amostras foram centrifugadas a 4000 rpm por 20 minutos a 4 °C e o sobrenadante utilizado como extrato enzimático.

Atividade da peroxidase (POD)

A atividade da enzima peroxidase determinada por meio da adição de 2 mL de tampão fosfato de potássio (0,2 M, pH 7,0) e 10 µL de extrato em tubo de ensaio. Os tubos foram levados para banho-maria até a estabilização da temperatura a 25°C. Em seguida, adicionou-se 200 µL de guaicol (0,5%) e 200 µL de peróxido de hidrogênio (0,08%) e imediatamente, realizou-se a leitura na absorbância a 470 nm no espectrofotômetro Biospectro, com três repetições por tratamento. O resultado foi expresso em $\mu\text{Kat } \mu\text{g Prot}^{-1}$.

Proteína total

Realizada por meio da determinação quantitativa pelo método de Bradford (1976), sendo que no preparo do extrato foram utilizadas material fresco congelados em nitrogênio líquido. As

leituras de absorvância (Metash Visible Spectrophotometer - modelo V5000) foram realizadas em triplicatas no comprimento de onda de 595nm. Sendo a proteína expressa em mg de proteína por g de MF⁻¹.

Quantificação de Prolina

A quantificação de prolina foi adaptada segundo a metodologia de Bates et al. (1973), no qual folhas e raízes de ingá foram utilizados. O ácido-ninidrina foi preparado aquecendo 2,50 g de ninidrina em 60 mL de ácido acético glacial e 40 mL de ácido fosfórico 6M, com agitação até ser dissolvido, após mantido em resfriamento. Aproximadamente 0,5 g de material vegetal (folha e raiz, separadamente) foi macerado em nitrogênio líquido e armazenado em ampolas e acondicionados sob refrigeração. Em seguida, o material vegetal foi homogeneizado em 10 mL de ácido sulfossalicílico aquoso a 3% e o homogenato filtrado através de Papel filtro nº 2 da Whatman. Em tubo de ensaio, adicionou 1ml de ácido acético, 1mL de ácido ninidrina e 1ml do extrato vegetal. O extrato foi homogeneizado por agitação e em seguida incubados a 100 °C por 1 h, em banho termostático. A mistura de reação foi extraída com 2 mL de tolueno, misturado vigorosamente com um agitador de tubo de ensaio por 15-20 seg. O cromóforo contendo tolueno foi aspirado da fase aquosa, aquecido à temperatura ambiente e a absorvância lida a 520 nm em espectrofotômetro Bioespectro, sendo utilizado como controle (branco) somente tolueno. A concentração de prolina foi determinada a partir de uma curva padrão e calculada com base na massa fresca da seguinte forma: $[(\mu\text{g prolina} / \text{mL} \times \text{mL de tolueno}) / 115,5 \mu\text{g} / \mu\text{mol}] / [(g amostra) / 5] - = \mu \text{ moles de prolina massa fresca (g)}^{-1}$.

Análises estatísticas

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e quando significativos pelo teste F ($p < 0,05$), as médias dos tratamentos foram comparadas pelo Teste de Scott-Knott ($p <$

0,05) e as médias das épocas pelo teste de Tukey ($p > 0,05$). As análises estatísticas foram realizadas utilizando o *software* SISVAR (FERREIRA, 2011).

5.3 Resultados

A maioria das características avaliadas nas mudas de *I. vera* foram influenciadas pela interação entre os níveis de sombreamento associados aos regimes hídricos e períodos de avaliação, exceto os índices de clorofila e comprimento de raiz que foram afetados isoladamente.

Para o índice de clorofila *a* (Chl_a) verificou-se aumento conforme a intensidade de sombreamento (Tratamento 7 ao 9) obtendo maiores valores de Chl_a independente dos regimes hídricos, variando de 30,11 a 27,19 (Figura 1a, 1b). Nos períodos de avaliação aos 25 dias as plantas cultivadas nos diferentes ambientes tiveram maiores médias de Chl_a (25,28).

Os índices de clorofila *b* (Chl_b) e clorofila total (Chl_{tot}) tiveram efeitos semelhantes aos de Chl_a , mas diferiram estatisticamente nos regimes hídricos, para Chl_b (Figura 1c, 1d), onde as maiores médias foram verificadas no tratamento 9 (10,52). Por outro lado, para a Chl_{tot} (Figura 1e, 1f) as maiores médias foram evidenciadas no tratamento 8 (13,52). Para os períodos de avaliação as maiores médias de Chl_a , Chl_b e Chl_{tot} foi aos 25 dias (primeiro período).

A área foliar (AF) das mudas de *I. vera* cultivadas nos tratamentos 1, 2, 3, 7 e 9, não apresentaram diferença estatística e tiveram os menores médias de AF no primeiro período de avaliação, de forma geral os maiores valores de AF foi verificado em mudas cultivadas a 30% de sombra independente do regime hídrico. Aos 50 dias, houve aumento de AF nos tratamentos 1, 5, 7 e 8. Destacamos que, mudas em 70% de sombreamento e 75% da CRS (Tratamento 8) apresentaram maior AF (152,33 cm²) na REC (Figura 2).

O comprimento de raiz (CR) apresentou efeito isolado com os períodos de avaliação e tratamentos (Figura 3a), com maiores valores sob 0% de sombreamento com 100% da CRS (62,88 cm). Para os períodos de avaliação (Figura 3b) não houve diferença estatística no comprimento de raiz aos 25 e 50 dias de condução experimental sendo a maior média em REC (57,09 cm).

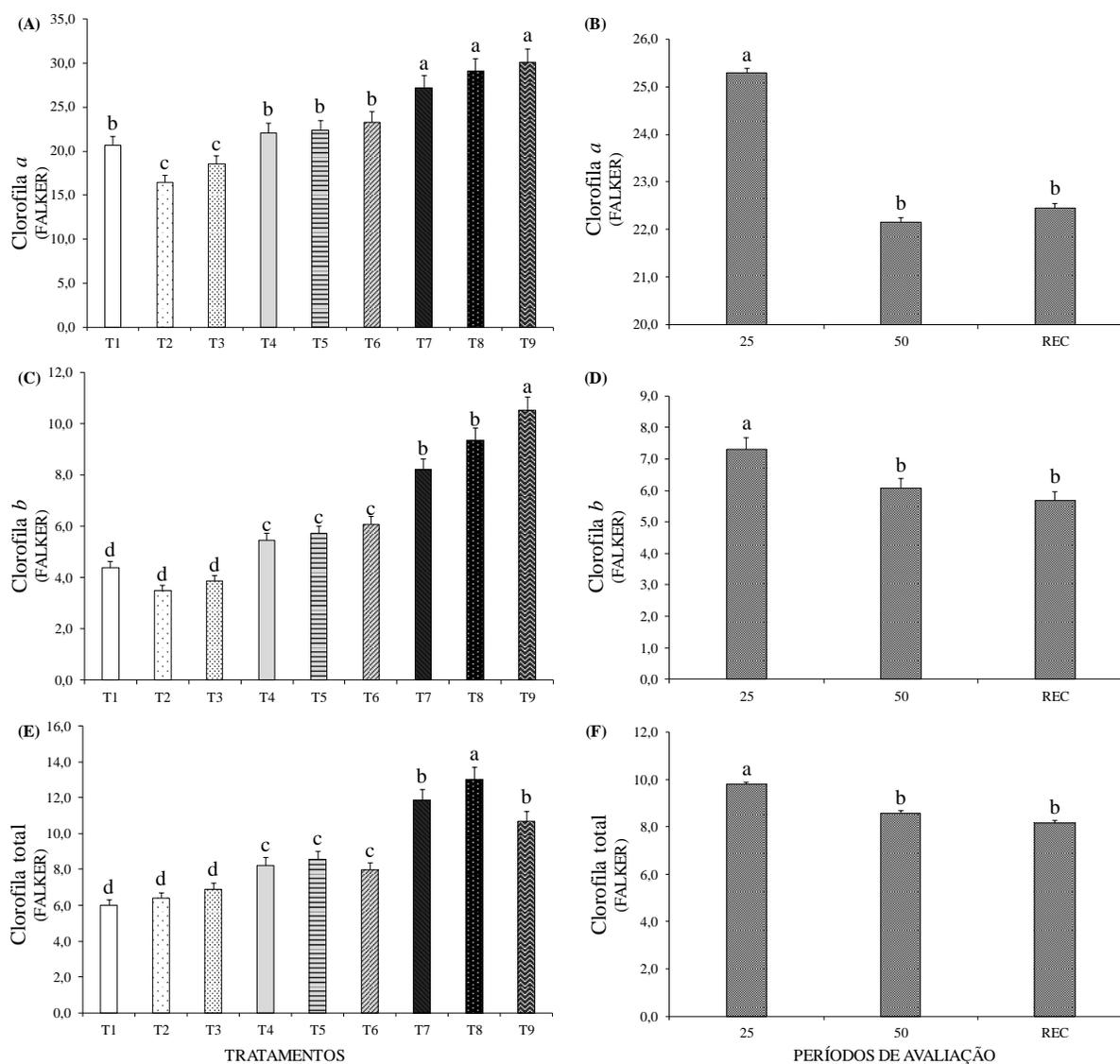


Figura 1 - Índice de clorofila *a* (A e B), índice de clorofila *b* (C e D) e índice de clorofila total (E e F) de mudas de *Inga vera Willd* sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

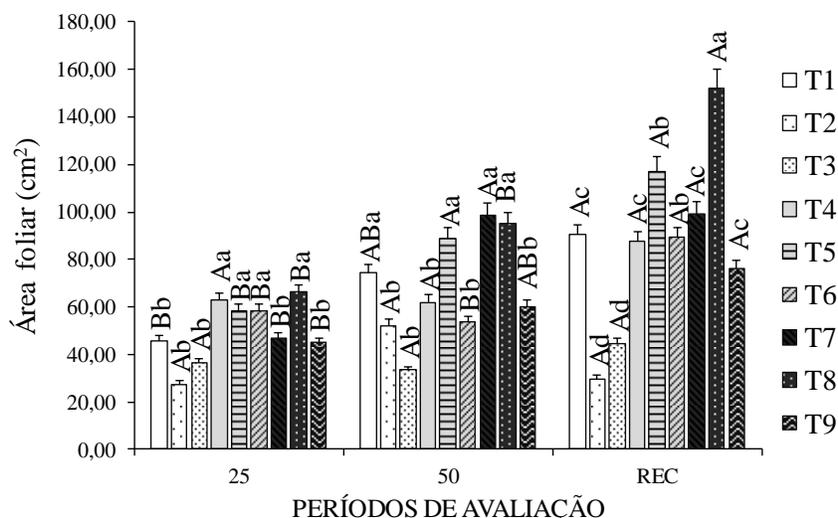


Figura 2 - Área foliar de mudas de *Inga vera Willd.* sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

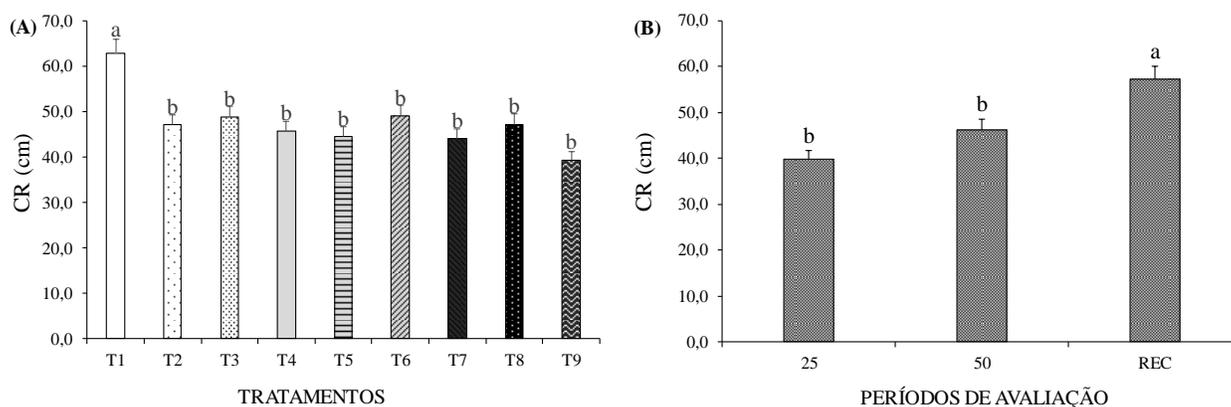


Figura 3 - Comprimento de raiz (A e B) de mudas de *Inga vera Willd.* sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

O índice de qualidade das mudas (IQD) de *I. vera* não diferiu estatisticamente entre os tratamentos aos 25 e 50 dias, mas na REC, os maiores valores ocorreram nas mudas sob 0% de sombreamento com 100% CRS (Tratamento 1) e naquelas cultivadas nos tratamentos 1, 4 e 5 variando de 0,5 a 0,4 (Figura 4).

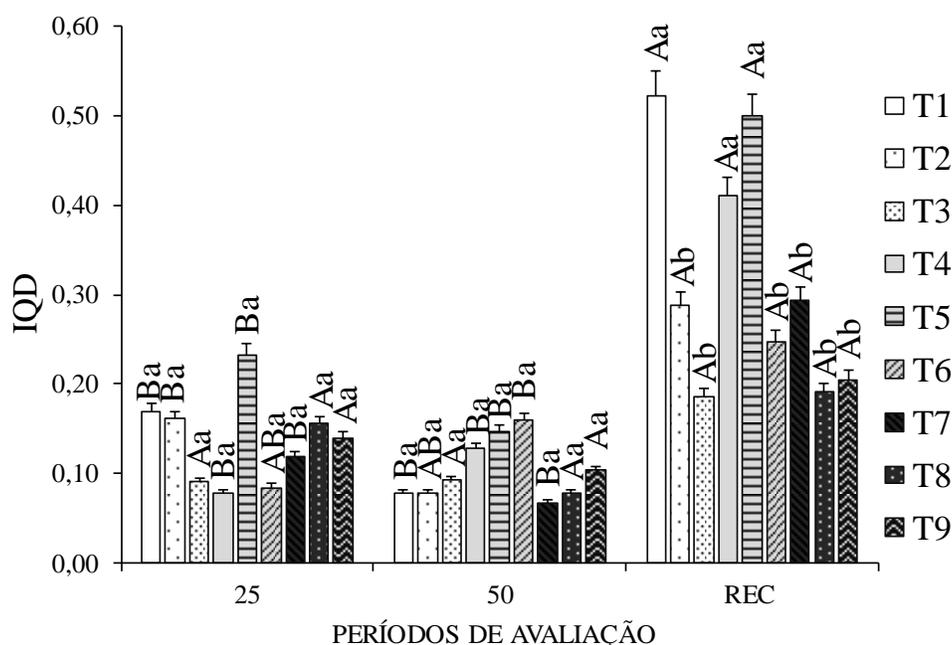


Figura 4 - Índice de qualidade de Dickson (D) de mudas de *Inga vera* Willd. sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

Os teores de prolina nas folhas e raízes foram influenciados pela interação entre os fatores em estudo. Em folhas de *I. vera*, aos 25 dias, as mudas cultivadas à pleno sol apresentaram maiores teores de prolina independente dos regimes hídricos (5,68 a 5,35 $\mu\text{mol/g}$). Aos 50 dias houve aumento do teor de prolina nas plantas cultivadas sob os tratamentos 1, 2, 3, 7, 8 e 9 e ocorreram poucas variações, enquanto que na REC os maiores valores (5,7 e 5,1 $\mu\text{mol/g}$) foram nas mudas em 0% e 30% de sombreamento, ambas com 50% da CRS (Figura 5a).

Nas raízes (Figura 5b), aos 25 dias, o maior valor de prolina (3,3 $\mu\text{mol/g}$) ocorreu no tratamento 1. Aos 50 dias, as mudas em 30% de sombreamento tiveram maiores valores,

independente dos regimes hídricos (tratamento 1 a 3). Na REC, as mudas em 0% de sombreamento com 100% da CRS (tratamento 1) apresentaram maiores teores de prolina (4,2 $\mu\text{mol/g}$).

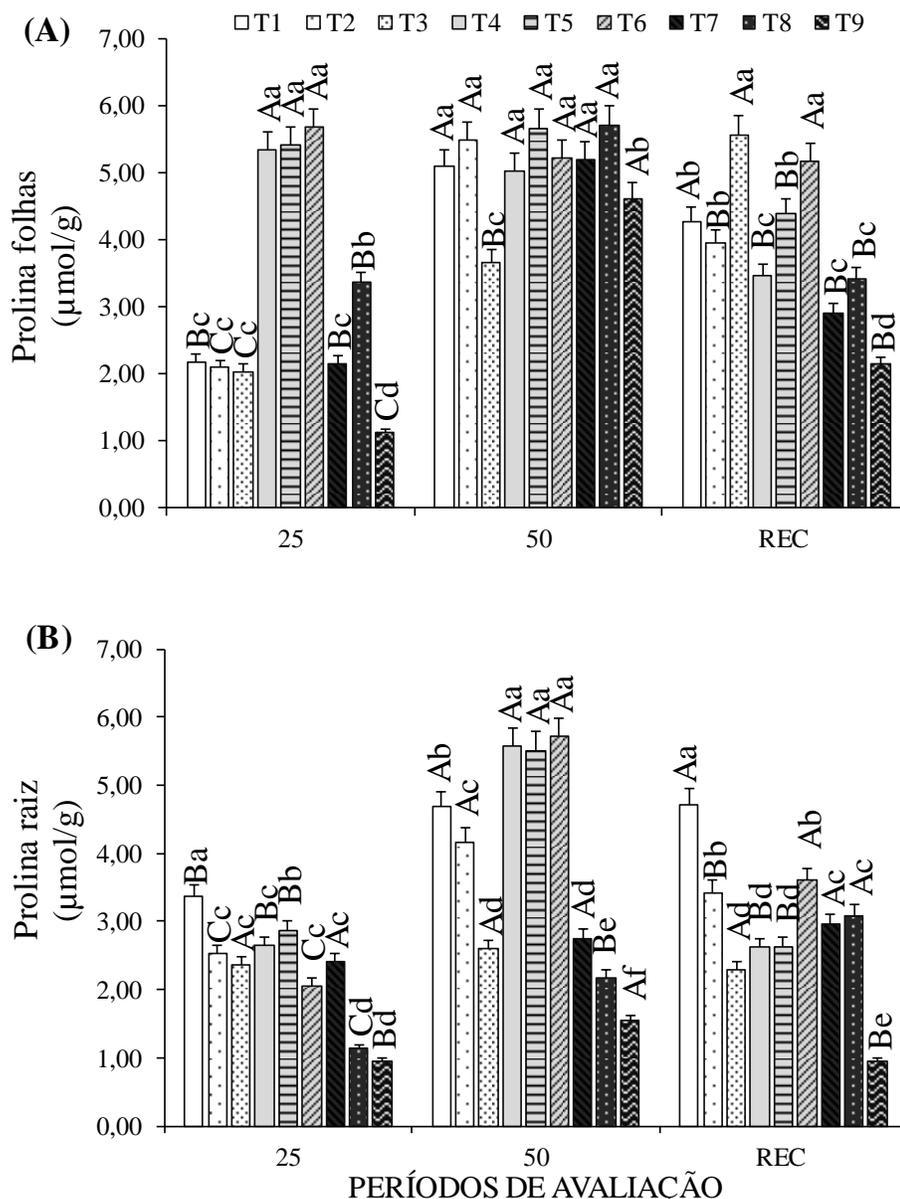


Figura 5 - Teores de Prolina em folhas (A) e raízes (B) de *Inga vera* Willd. sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

A atividade da enzima peroxidase (POD) nas folhas de *I. vera* apresentou de modo geral maiores variações entre os tratamentos em comparação com as raízes. Aos 25 dias, foi observado maiores médias de POD nos tratamentos 3, 7 e 9 variando de 0,48 a 0,51 $\mu\text{mol g MF}^{-1}$ (Figura 6a). Aos 50 dias, houve aumento da atividade enzimática (POD) e maior média estatística no tratamento 7 (2,09 $\mu\text{mol g MF}^{-1}$). Em REC, mudas que estavam cultivadas previamente no tratamento 9 tiveram maior atividade enzimática (1,85 $\mu\text{mol g MF}^{-1}$).

Para as raízes de *I. vera* (Figura 6b), no primeiro período de avaliação não houve muitas variações na atividade enzimática ao ponto de diferir estatisticamente, na maioria dos tratamentos, exceto o tratamento 9 que teve maior valor de POD (0,46 $\mu\text{mol g MF}^{-1}$). Aos 50 dias, diferentemente do primeiro período de avaliação, as médias da atividade de POD diferiu entre os tratamentos sendo o tratamento 7, o qual promoveu maior média (1,35 $\mu\text{mol g MF}^{-1}$), semelhante ao que foi observado nas folhas para o mesmo período. Em REC, os valores foram semelhantes ao primeiro período de avaliação, ou seja, poucas variações entre os tratamentos, exceto o tratamento 2 que apresentou maior atividade enzimática (0,78 $\mu\text{mol g MF}^{-1}$).

A concentração de proteína total tanto nas folhas quanto nas raízes não apresentou muitas variações entre os tratamentos e períodos de avaliação. No primeiro período, mudas sob 30% de sombreamento e 75% da CRS (tratamento 5) tiveram maiores concentração de proteína total (48,00 mg g MS^{-1}). Aos 50 dias e no período de recuperação não houve diferença estatística entre os tratamentos (Figura 7a).

Nas raízes, maiores concentrações de proteína foram verificadas no tratamento 4 e 5 aos 25 dias (58,72 e 58,70 mg g MS^{-1}). Não houve diferença estatística entre os tratamentos para o segundo período de avaliação. Em REC, os tratamentos 3, 4 e 7 tiveram maiores concentrações de proteína total variando de 32,49 a 34,51 mg g MS^{-1} (Figura 7b).

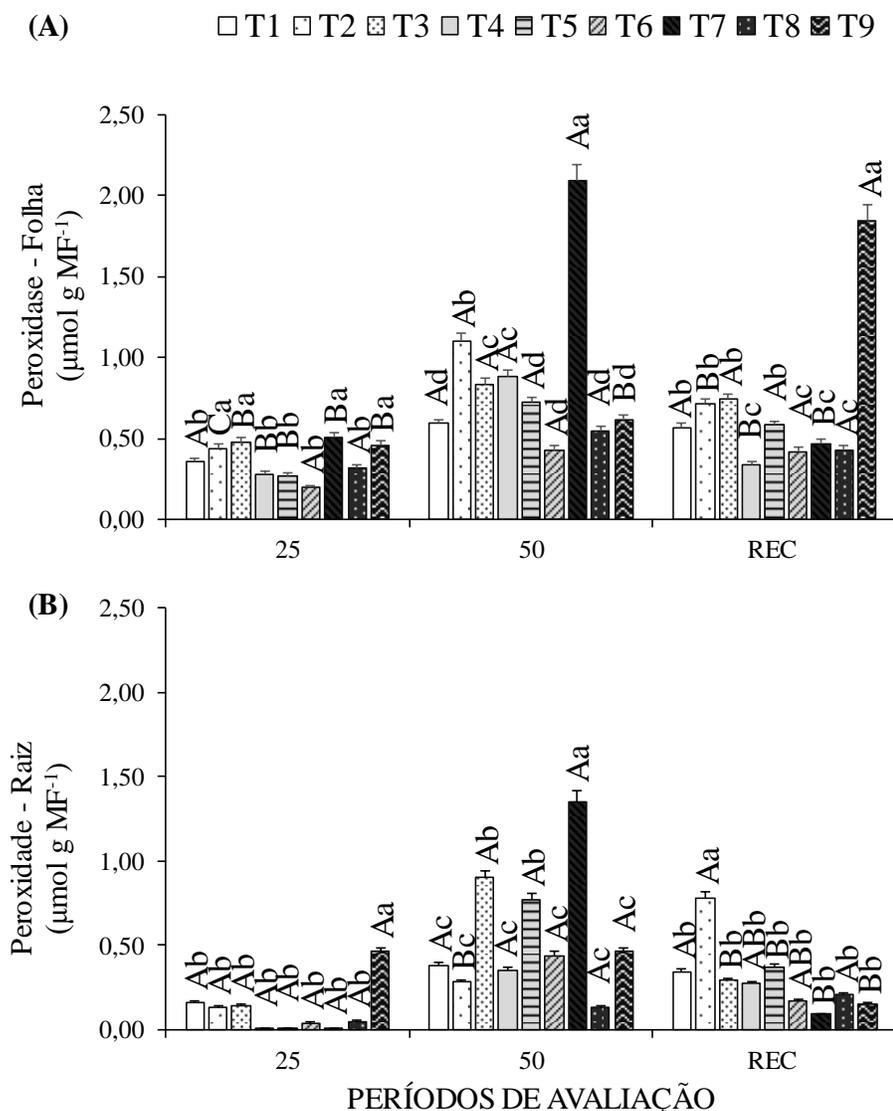


Figura 6 – Atividade da peroxidase em folhas (a) e raízes (b) de *Inga vera* Willd. sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

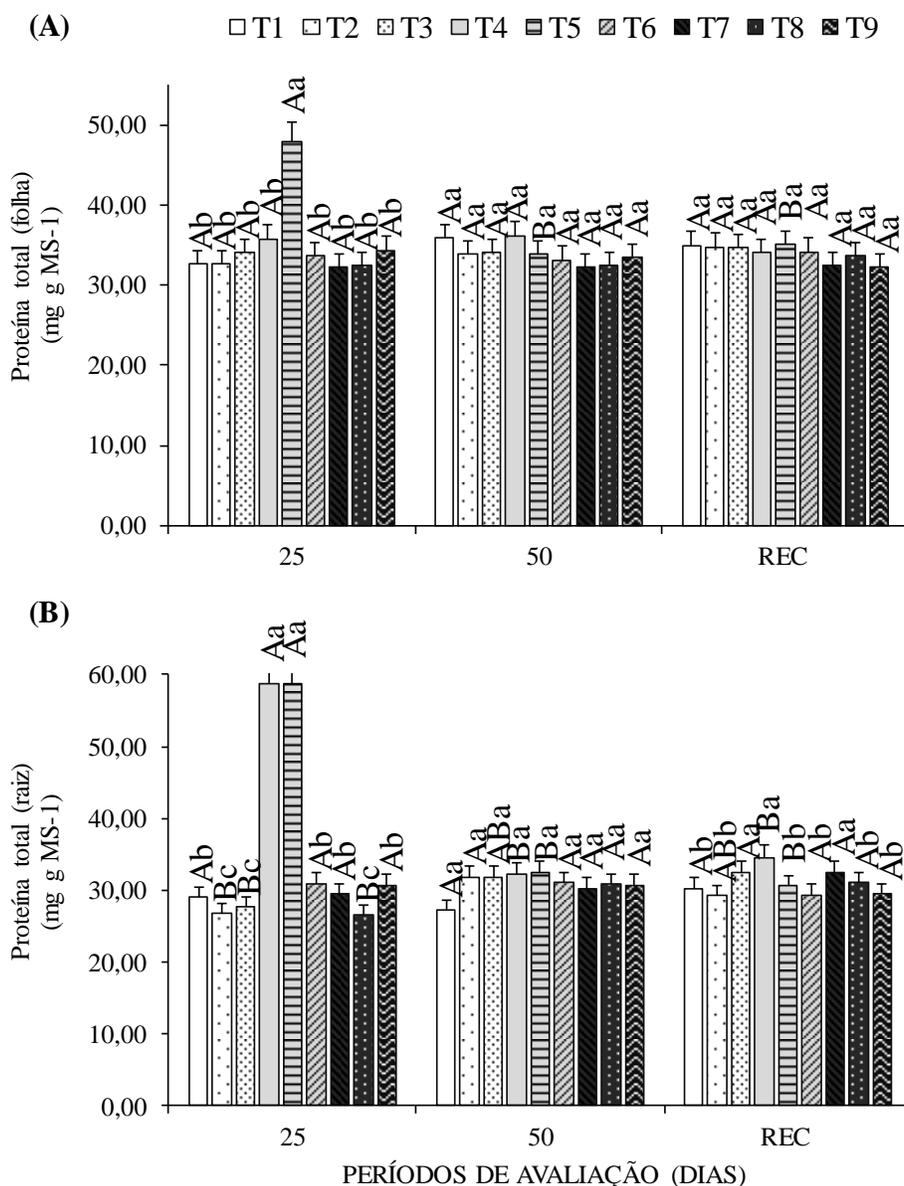


Figura 7 - Atividade da peroxidase em folhas (a) e raízes (b) de *Inga vera* Willd. sob diferentes níveis de sombreamentos (SOMB), capacidade de retenção de água no substrato (CRS) e períodos de avaliação. Letras maiúsculas comparam o efeito dos períodos de avaliação dentro de cada tratamento (teste de Tukey). Letras minúsculas comparam o efeito dos tratamentos em cada período de avaliação (teste de Scott-Knott). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si a 5% de probabilidade. T1 - 0% SOMB + 100% da CRS, T2 - 0% SOMB + 75% da CRS, T3 - 0% SOMB + 50% da CRS, T4 - 30% SOMB + 100% da CRS, T5 - 30% SOMB + 75% da CRS, T6 - 30% SOMB + 50% da CRS, T7 - 70% SOMB + 100% da CRS, T8 - 70% SOMB + 75% da CRS, T9 - 70% SOMB + 50% da CRS.

5.4 Discussão

A capacidade de responder de modo ajustado às variações das condições ambientais é fundamental para o estabelecimento e recrutamento das plantas em ambientes naturais. De modo distinto das especialistas que são adaptadas a habitats particulares, as plantas de espécies generalista performam em habitats diversificados (BRÜCKMANN, et al., 2010; BUCHI & VUILLEUMIER, 2014)

Inga vera Willd. é considerada generalista, possuindo mecanismos ecofisiológicos para aclimação em condições limitantes, por exemplo, determinadas por variações na intensidade de radiação solar e disponibilidade hídrica. Em nosso estudo, ficou evidente que *I. vera* tolera variações de luminosidade e disponibilidade hídrica, mantendo crescimento sob condições variáveis e com maior qualidade das mudas durante a recuperação. O ajuste inclui os mecanismos de defesa enzimático (enzimas antioxidantes) e moléculas de clorofila.

O aumento dos índices de clorofilas *a*, *b* e total em condição de sombreamento artificial implicou em respostas de ajuste à baixa disponibilidade luminosa, atuando para otimizar a interceptação de energia em condições de menor irradiância. Variações nas proporções de pigmentos fotossintéticos implicam em respostas plásticas de ajuste às condições de luz no ambiente de ocorrência das plantas (REGO e POSSAMI, 2006, TANG et al., 2015). Em nosso estudo, mudas cultivadas em pleno sol tiveram menores índices de clorofila e a razão para tal resposta pode ser entendida pela degradação desses pigmentos fotossintetizantes uma vez que, em condições que ocorrem o excesso de luz implica na síntese dessas moléculas (MAO et al., 2007, FERREIRA et al., 2012).

Diferentes condições ambientais às quais as plantas são submetidas podem atuar de modo sinérgico amenizando ou ampliando a pressão sobre o crescimento das plantas (RONQUIM, ET AL., 2013). Em nosso estudo o sombreamento atuou como mitigador sob a baixa disponibilidade hídrica. Resultados semelhantes do efeito positivo do sombreamento foram observados em mudas de *Inga marginata* (MOKOCHINSKI et al., 2014) quando cultivadas sob 10% de luminosidade, em plantas jovens de *Cupania vernalis* (LIMA JUNIOR et al., 2005) e *Caesalpinia ferrea* (LENHARD et al., 2013), em condições de 50 e 70% de sombreamento.

Outra característica verificada para o índice de clorofila foi o aumento de *Chl_b* conforme o aumento do sombreamento. O aumento de *Chl_b* é uma estratégia/mecanismo muito importante para o metabolismo fotossintético da planta, pois a *Chl_b* capta energia de comprimentos de onda

diferentes (aumento da proporção do complexo coletor clorofila *a/b*-proteína) da *Chl_a* (complexo P700-clorofila *a*-proteína) e transfere essa energia aos centros de reação, também funcionando como via dissipadora de excedente de energia, otimizando as reações fotoquímicas (TAIZ et al., 2017). Outro fator importante, segundo Mebrahtu (1991) é o desenvolvimento de maior número de grana em cloroplastos de folhas de sombra, onde localiza-se o complexo *a/b*-proteína.

A relação do índice de clorofila e a baixa disponibilidade hídrica no solo é uma variável e complexa, pois depende da plasticidade fenotípica da planta para tolerar a baixa disponibilidade de água no substrato. No entanto, geralmente o déficit hídrico leva à redução do teor de clorofila (NASCIMENTO et al., 2011, SCALON et al., 2011, LLUSIA et al., 2016, FREITAS et al., 2020, BASTOS et al., 2021).

No entanto, esta relação pode ser reversível por meio de mecanismos fisiológicos que impeçam ou minimizem a degradação desses pigmentos fotossintéticos como o sombreamento. Ressaltamos que, em nossa pesquisa, o sombreamento artificial agiu de forma compensatória e mitigou o efeito da baixa disponibilidade hídrica nos índices desses pigmentos fotossintéticos, uma vez que mesmo quando cultivadas sob menor CRS mantiveram valores elevados. Respostas similares foram verificadas no trabalho de Bartieres et al., (2020), quando submeteu mudas de *Campomanesia xanthocarpa* à sombreamento de (30 e 70%) com suspensão e reidratação hídrica no solo.

Em relação a área foliar (AF), o sombreamento artificial (30% e 70%) promoveu maiores médias. Além disso, verificamos mediante das respostas após período REC variações de AF de acordo com a disponibilidade de água do substrato a qual estavam previamente submetidas, principalmente daquelas cultivadas em pleno sol sob redução de CRS (tratamento 3 e 4) apresentando menores médias de AF.

De acordo com a literatura, plantas expostas a maior irradiância tendem a diminuir a área foliar e este fator está associado à diminuição da taxa transpiratória (dados não amostrados), uma vez que ocorre uma diminuição da superfície de evapotranspiração (LARCHER, 2000, LENHARD et al., 2013). Entretanto, o aumento de AF em condições de menor radiação solar pode ser considerada como plasticidade fenotípica uma vez que, a espécie utilizou de tal mecanismo fisiológico para otimizar a radiação fotossinteticamente ativa e investir em maior área de superfície e alocar com mais eficiência os fotoassimilados.

Na literatura, foram verificadas respostas semelhantes para a mesma espécie no trabalho de Junglos (2016) quando cultivadas em condições de sombreamento de 30% e 70% e em outras leguminosas como mudas de *Dalbergia nigra* (PACHECO et al., 2013) cultivadas sob 70% e 85% de sombra, em mudas de *Clitoria fairchildiana* (SCALON et al., 2006) cultivadas sob 50% e 75% de sombreamento, em plantas jovens de *Pterogyne nitens* Tull. (CÉSAR, et al., 2014) submetidas a restrição de luz até 70%.

O efeito isolado do comprimento das raízes nos diferentes tratamentos e períodos de avaliação mostram que, de modo geral, não apresentaram diferença significativa, exceto para T1 (pleno sol). Para esta variável, supomos que as mudas tiveram maior alocação de fotoassimilados na parte subterrânea para o tratamento em questão.

O índice de qualidade de Dickson (IQD), plantas de *Inga vera* Willd. sob os diferentes níveis de sombreamento e disponibilidades hídricas apresentaram resposta significativa quando cultivadas em pleno sol e 30% de sombra em REC (quando todas as mudas foram submetidas a 70% da CRS), indicando que, embora a maioria das características avaliadas tenham sido mais significativas nos índices de clorofila e área foliar sob sombreamento, mudas cultivadas em 70% apresentaram redução no IQD e portanto, na qualidades das mudas independente do regime hídrico.

Sendo assim, a qualidade das mudas de *I. vera* pode ser refletida pela maior fixação de carbono, pois a distribuição de fotoassimilados ocorre de maneira mais eficiente em condições de maior luminosidade, refletindo em maior produção de biomassa e vigor das mudas. Respostas similares quando submetidas a maior radiação solar (pleno sol) foram verificadas em *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (DOS SANTOS et al., 2019) e *Azadirachta indica* A. Juss. (AZEVEDO et al., 2015).

Outro fator que está relacionado com a qualidade das mudas em pleno sol e 30% de sombreamento é devido a ação conjunta dos fatores abióticos (luz e água) com osmoprotetores, como exemplo a prolina avaliada nesta pesquisa. As respostas dos teores de prolina são complexas, sendo necessária a análise tanto dos efeitos dos tratamentos (condição de luz e disponibilidade hídrica) quanto das características dos órgãos (raiz e folhas). Em linhas gerais, nossos dados evidenciaram que mesmo em se tratando de órgãos subterrâneos, os teores de prolina nas raízes variaram nas diferentes condições de luz, sugerindo uma resposta sinérgica dos fatores.

A acumulação de solutos, é uma das estratégias/mecanismos fisiológicos contra o estresse, as plantas ajustam-se osmoticamente para tolerar solos com baixa disponibilidade hídrica ou

quando há excesso/limitação de luz. Os solutos compatíveis como a prolina, têm ação osmoprotetora contra subprodutos tóxicos (TAIZ et al., 2017).

No presente estudo, verificou-se que os teores de prolina variaram por conta do transporte interno na planta, por exemplo, a prolina pode ser transportada para as raízes, auxiliando no ajuste osmótico em resposta ao estresse hídrico (DELAUNEY e VERMA, 1993), ou transportadas para a parte aérea para proteger contra espécies reativas de oxigênio (EROS) que são altamente prejudiciais no metabolismo fotossintético e integridade de tecidos e membranas.

Aliada a ação osmoprotetora, as concentrações de proteína total foram semelhantes aos de prolina para os tratamentos sob 30% de sombra tanto nas folhas quanto nas raízes. Comumente, compostos como lipídios e proteínas são encontrados em maiores concentrações em condições de pleno sol em comparação àquelas cultivadas à sombra (MELETIOU-CHRISTOU et al. 1994). As menores concentrações de proteínas totais em *I. vera*, podem estar associadas a estresses abióticos, como baixa umidade relativa do ar durante o período experimental (dados não apresentados).

Contrariando as repostas de prolina e proteína total, a atividade da enzima peroxidase (POD) nas folhas e raízes de íngá foi mais evidente em condição com decréscimo de CRS a partir do segundo período de avaliação nos diferentes níveis de luz. Após REC, as mudas que estavam cultivadas sob 70% de sombreamento e 50% de CRS, apresentaram maiores médias de atividades enzimáticas para as folhas, para as raízes no mesmo período teve efeito contrário, pois verificamos maiores atividades antioxidantes no tratamento 2 (0% *SOMB* + 75% da CRS), sendo assim, pode inferir que a ação oxidante em conjunto com outras características (plasticidade fenotípica, índice de clorofila e área foliar) promoveram efeito compensatório uma vez que poderia ocorrer sinergismo de estresse pela baixa disponibilidade hídrica do solo e menor incidência de luz.

Por meio das repostas que a espécie apresentou nesta pesquisa, podemos verificar a alta plasticidade fenotípica de tolerância em diferentes condições. A espécie apresenta comportamento sucessional secundária inicial quando jovens e apresenta tolerância quando cultivadas a menores disponibilidades hídricas do solo sob sombreamento. Em pleno sol, de modo geral conseguem se desenvolver e ter boa qualidade quando crescidas sob 70/75% da CRS. Para os trabalhos futuros, sugere avaliações anatômicas, afim de entender com mais detalhamento as repostas da espécie nas condições a qual foi submetida para esta pesquisa.

5.5 Conclusão

Concluimos que o sombreamento mitigou os efeitos causados pela baixa disponibilidade de água no substrato. O nível de luz até 30% proporciona condições para maior qualidade e vigor das mudas. Não houve sinergismo de estresse quando cultivadas sob maiores níveis de sombreamento e menor CRS.

A capacidade da espécie em produzir compostos com ação antioxidante em conjunto com outras características (plasticidade fenotípica, índice de clorofila e área foliar) auxiliaram no potencial de recuperação das mudas.

5.6 Referências bibliográficas

AZEVEDO, G. T. D. O. S., NOVAES, A. B. D., AZEVEDO, G. B. D., & SILVA, H. F. Desenvolvimento de mudas de nim indiano sob diferentes níveis de sombreamento. **Floresta e Ambiente**, v. 22, p. 249-255, 2015.

BAKER, N. R., ROSENQVST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 403, p. 1607-1621, 2004.

BARTIERES, E. M., SCALON, S. P., DRESCH, D. M., CARDOSO, E. A., JESUS, M. V., & PEREIRA, Z. V. Shading as a means of mitigating water deficit in seedlings of *Campomanesia xanthocarpa* (Mart.) O. Berg. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 48, n. 1, p. 234-244, 2020.

BASTOS, S. S. et al. Photosynthetic metabolism and antioxidant in *Ormosia arborea* are modulated by abscisic acid under water deficit?. **Brazilian Journal of Biology**, v. 82, 2021.

BATES, L. S., WALDREN, R. P., & TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and soil**, v. 39, n. 1, p. 205-207, 1973.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.

BROETTO, F. Métodos de trabalho em bioquímica vegetal e tecnologia de enzimas. **Coordenador: Fernando Broetto-Botucatu: IBB, Cultura. Acadêmica**, 2014.

BRÜCKMANN, S. V., KRAUSS, J., STEFFAN-DEWENTER, I. Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, n. 4, p. 799-809, 2010.

BÜCHI, L., VUILLEUMIER, S. Coexistence of specialist and generalist species is shaped by dispersal and environmental factors. **The American Naturalist**, v. 183, n. 5, p. 612-624, 2014.

CARVALHO, P. E. R. Espécies Arbóreas Brasileiras. Brasília - DF: Embrapa Informação Tecnológica: Colombo, PR: **Embrapa Florestas**, p. 297-303. v. 3. 2008.

CÉSAR, F. R. C. F., MATSUMOTO, S. N., VIANA, A. E. S., & BONFIM, J. A. Crescimento inicial e qualidade de mudas de *Pterogyne nitens* Tull. conduzidas sob diferentes níveis de restrição luminosa artificial. **Ciência Florestal**, v. 24, p. 357-366, 2014.

CONTIN, D. R., SORIANI, H. H., HERNANDEZ, I., FURRIEL, R. P., MUNNE-BOSCH, S., & MARTINEZ, C. A. Antioxidant and photoprotective defenses in response to gradual water stress under low and high irradiance in two Malvaceae tree species used for tropical forest restoration. **Trees**, v. 28, n. 6, p. 1705-1722, 2014.

DA SILVA, A. F., DE OLIVEIRA, R. V., LOUREIRO, N. R. S., DE PAULA, A. Composição florística e grupos ecológicos das espécies de um trecho de floresta semidecídua submontana da Fazenda São Geraldo, Viçosa-MG. **Revista Arvore**, v. 27, n. 3, p. 311-319, 2003.

DAMASCENO-JUNIOR, G. A., SEMIR, J., DOS SANTOS, F. A. M., & DE FREITAS LEITÃO-FILHO, H. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 200, n. 2, p. 119-135, 2005.

DE OLIVEIRA FURLAN, A., MUNIZ, C. C., CARNIELLO, M. A. Análise do componente vegetal na alimentação de peixes e da relação com a dispersão de sementes no pantanal matogrossense. **Brazilian Journal of Environmental Sciences (Online)**, n. 45, p. 61-70, 2017.

DELAUNEY, A. J., & VERMA, D. P. S. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. **The plant journal**, v. 4, n. 2, p. 215-223, 1993.

DICKSON, A., LEAF, A. L., HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10-13, 1960.

DOS SANTOS, H. G., JACOMINE, P. K. T., DOS ANJOS, L. H. C., DE OLIVEIRA, V. A., LUMBRERAS, J. F., COELHO, M. R., ... & CUNHA, T. J. F. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília, DF: Embrapa, 2018., 2018.

DOS SANTOS, Luciano Machado et al. Níveis de sombreamento na emergência e desenvolvimento inicial de mudas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 18, n. 2, p. 139-145, 2019.

FERREIRA, W. N., ZANDEVALLI, R. B., BEZERRA, A. M. E., & MEDEIROS FILHO, S. Crescimento inicial de *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke (Mimosaceae) e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altshul (Mimosaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 408-414, 2012.

FREITAS, C. D., PAMPLONA, J. D. P., LINS, H. A., SOUZA, M. D. F., DOMBROSKI, J. L., & SILVA, D. V. Gaseous exchanges of corn and weeds under competition and water regimes. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 24: 465-473, 2020.

GUARINO, E., HENZEL, A. B. D., NORONHA, A., FOESCH, M., WELLER, E., GOMES, G., ... & MIURA, A. Sistemas agro. florestais como estratégia para restauração de ecossistemas. florestais. **Embrapa Clima Temperado-Capítulo em livro técnico (INFOTECA-E)**, 2020.

JUNGLOS, M. S. **Efeito da submersão em água na germinação e da luz na emergência e desenvolvimento inicial de Inga vera Wild.** (Fabaceae). 2016. 74 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Geral/Bioprospecção) – Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, 2016.

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

LARCHER, W., & DE ASSIS PRADO, C. H. B. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa Artes e textos, 2000.

LENHARD, N. R., PAIVA NETO, V. B. D., SCALON, S. D. P. Q., & ALVARENGA, A. A. D. Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, n. 2, p. 178-186, 2013.

LIMA JUNIOR, É. D. C., ALVARENGA, A. A. D., CASTRO, E. M. D., VIEIRA, C. V., & OLIVEIRA, H. M. D. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Ciência Rural**, v. 35, p. 1092-1097, 2005.

LLUSIA, J., ROAHTYN, S., YAKIR, D., ROTENBERG, E., SECO, R., GUENTHER, A., & PENUELAS, J. Fotossíntese, condutância estomática e resposta de emissão de terpeno à disponibilidade de água em florestas mediterrâneas secas e méxicas. **Trees**, 30: 749-759, 2016.

MAO, L. Z., LU, H. F., WANG, Q., & CAI, M. M. Comparative photosynthesis characteristics of *Calycanthus chinensis* and *Chimonanthus praecox*. **Photosynthetica**, v. 45, n. 4, p. 601-605, 2007.

MEBRAHTU, T., HAVOVER, J. W. Leaf age effects on photosynthesis and stomatal conductance of black locust seedlings. **Photosynthetica**, Prague, v. 25, n. 4, p. 537-544, 1991.

MELETIOU-CHRISTOU, M. S.; RHIZOPOULOU, S.; DIAMANTOGLOU, S. Seasonal changes of carbohydrates, lipids and nitrogen content in sun and shade leaves from four Mediterranean evergreen sclerophylls. **Environmental and Experimental Botany**, v. 34, n. 2, p. 129-140, 1994.

MOKOCHINSKI, F. M., MOREIRA, V. S., VOGEL, G. F., MARTINKOSKI, L., GUILHERMETI, P. G. C. Variação estacional do teor de clorofila em mudas florestais sob diferentes condições de luminosidade. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 9, n. 3, p. 324-330, 1 Oct. 2014.

MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A., & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NASCIMENTO, H. H. C. D., NOGUEIRA, R. J. M. C., SILVA, E. C. D., SILVA, M. A. D. Análise do crescimento de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes níveis de água no solo. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 35, n. 3, p. 617-626, 2011.

NOGUEIRA, A. C., MEDEIROS, AC de S. Extração e beneficiamento de sementes florestais nativas. **Embrapa Florestas-Circular Técnica (INFOTECA-E)**, 2007.

PACHECO, F. V., PEREIRA, C. R., SILVA, R. L. D., & ALVARENGA, I. C. A. Crescimento inicial de *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex. Benth. (Fabaceae) e *Chorisia speciosa* A. St.-Hil (Malvaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 37, p. 945-953, 2013.

RABELO, G. R., VITÓRIA, Â. P., DA SILVA, M. V., CRUZ, R. A., PINHO, E. I., RIBEIRO, D. R., ... & DA CUNHA, M. Structural and ecophysiological adaptations to forest gaps. **Trees**, v. 27, n. 1, p. 259-272, 2013.

REGO, G. M., POSSAMAI, E. Efeito do Sombreamento sobre o Teor de Clorofila e Crescimento Inicial do Jequitibá-rosa. **Pesquisa Florestal Brasileira**, n. 53, p. 179-179, 2006.

RICKLEFS, R. E. A economia da natureza. 5ª Edição. **Guanabara Koogan**, 2003.

RONQUIM, C. C., PRADO, C.H.B. DE A., SOUZA, J P. Estabelecimento e crescimento de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* Mart.(Vochysiaceae) em área aberta e sombreada sob dossel florestal. **Embrapa Territorial-Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 2013.

SANTANA, C. D. A., SILVA, V. D., & SILVA, A. T. Manual de identificação de mudas de espécies florestais. **Secretaria Municipal de Meio Ambiente, Rio de Janeiro, Segunda Edição**, 2016.

SANTOS, A. M. S. D., FERREIRA, M. J., GONÇALVES, J. F. D. C., & JUSTINO, G. C. Efeito da Fertilização Amoniacal na Aclimação de Ingá Sob Alta e Moderada Irradiância. **Floresta e Ambiente**, v. 24, 2017.

SCALON, S. D. P. Q., MUSSURY, R. M., EUZÉBIO, V. L. D. M., KODAMA, F. M., & KISSMANN, C. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, p. 655-662, 2011.

SCALON, S. D. P. Q., MUSSURY, R. M., SCALON FILHO, H., & FRANCELINO, C. S. F. Desenvolvimento de mudas de aroeira (*Schinus terebinthifolius*) e sombreiro (*Clitoria fairchildiana*) sob condições de sombreamento. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 30, p. 166-169, 2006.

SCOFFONI, C., KUNKLE, J., PASQUET-KOK, J., VUONG, C., PATEL, A. J., MONTGOMERY, R. A., ... & SACK, L. Light-induced plasticity in leaf hydraulics, venation,

anatomy, and gas exchange in ecologically diverse Hawaiian lobeliads. **New Phytologist**, v. 207, n. 1, p. 43-58, 2015.

SILVA, A. C., HIGUCHI, P., VAN DEN BERG, P., NUNES, M. H., CARVALHO, D. A. **Florestas Inundáveis: ecologia, florística e adaptações das espécies**. Lavras – MG: UFLA, 170p. 2012.

SILVA, A. da, FIGLIOLIA, M. B., AGUIAR, I. B. de. Secagem, extração e beneficiamento de sementes. In: AGUIAR, I. B.de, PIÑA-RODRIGUES, F. C. M., FIGLIOLIA, M. B. **Sementes florestais tropicais**. Brasília, DF: ABRATES, p. 303- 331,1993.

SILVESTRINI, M., VÁLIO, I. F. M., & MATTOS, E. A. D. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian Semideciduous Tropical Forest. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 3, p. 463-474, 2007.

SOUZA, C. C., OLIVEIRA, F. A., SILVA, I. F., AMORIM NETO, M. S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, n. 3, p. 338-342, 2000.

TAIZ, L., ZEIGER, E., MOLLER, I., MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 888 p, 2017

TAMASHIRO, J. Y., & ESCOBAR, N. A. G. Subfamília Mimosoideae. **Taxon**, v. 52, p. 362-363, 2016.

TANG, H., HU, Y. Y., YU, W. W., SONG, L. L., & WU, J. S. Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments. **Trees**, v. 29, n. 4, p. 1011-1022, 2015.

TERASHIMA, I., MATSUO, M., SUZUKI, Y., YAMORI, W., & KONO, M. Photosystem I in low light-grown leaves of *Alocasia odora*, a shade-tolerant plant, is resistant to fluctuating light-induced photoinhibition. **Photosynthesis research**, v. 149, n. 1, p. 69-82, 2021.

UBESSI-MACARINI, C., NEGRELLE, R. R. B., & DE SOUZA, M. C. Produtos florestais não-madeiráveis e respectivo potencial de exploração sustentável, associados à remanescente florestal ripário do alto rio Paraná, Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 33, n. 4, p. 451-462, 2011.

VALLADARES, F., ARRIETA, S., ARANDA, I., LORENZO, D., SÁNCHEZ-GÓMEZ, D., TENA, D., ... & PARDOS, J. A. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. **Tree physiology**, v. 25, n. 8, p. 1041-1052, 2005.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados mostram que o sombreamento afetou positivamente o metabolismo fotossintético de *Inga vera* Willd. e apresentou efeito mitigador sobre a menor disponibilidade de água no substrato. O nível de luz até 30% representa melhor condição para proporcionar qualidade e vigor das plântulas.

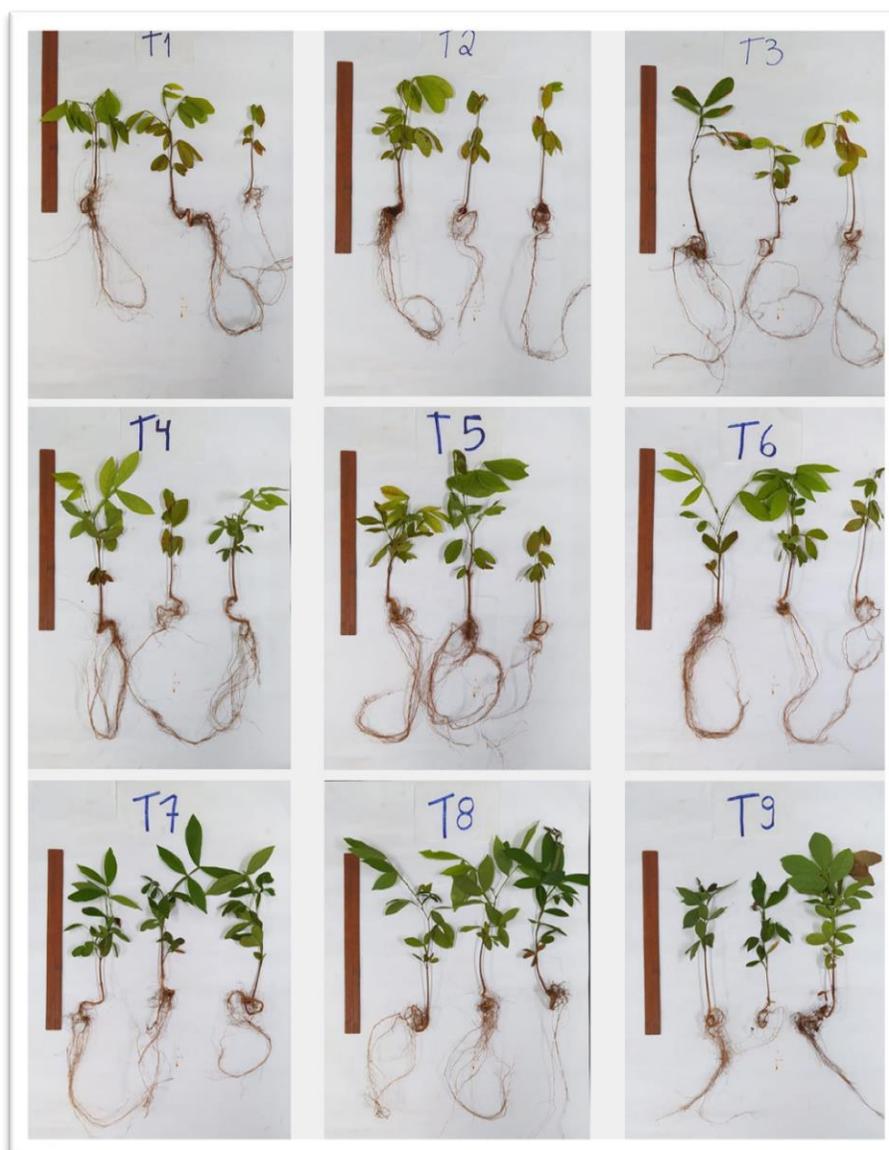
Não houve sinergismo de estresse quando cultivadas sob maiores níveis de sombreamento e menor CRS. *I. vera* tolera variações de luminosidade e disponibilidade hídrica. A espécie pode ser classificada como secundária inicial.

Sugerimos para trabalhos futuros a submissão de CRS inferior a 50%.

APÊNCIDE A - Aspecto visual das mudas de *Inga vera* Willd. aos 25 dias de condução experimental. T1 - 0% de sombreamento + 100% da CRS, T2 - 0% de sombreamento + 75% da CRA, T3 - 0% de sombreamento + 50% da CRA, T4 - 30% de sombreamento + 100% da CRA, T5 - 30% de sombreamento + 75% da CRA, T6 - 30% de sombreamento + 50% da CRA, T7 - 70% de sombreamento + 100% da CRA, T8 - 70% de sombreamento + 75% da CRA, T9 - 70% de sombreamento + 50% da CRA. Fotos: Cerqueira, 2021.



APÊNDICE B - Aspecto visual das mudas de *Inga vera* Willd. aos 80 dias de condução experimental. T1 - 0% de sombreamento + 100% da CRA, T2 - 0% de sombreamento + 75% da CRA, T3 - 0% de sombreamento + 50% da CRA, T4 - 30% de sombreamento + 100% da CRA, T5 - 30% de sombreamento + 75% da CRA, T6 - 30% de sombreamento + 50% da CRA, T7 - 70% de sombreamento + 100% da CRA, T8 - 70% de sombreamento + 75% da CRA, T9 - 70% de sombreamento + 50% da CRA. Fotos: Cerqueira, 2021.



APÊNCIDE C – Aspecto visual das mudas de *Inga vera* Willd. aos 80 dias de condução experimental. T1 - 0% de sombreamento + 100% da CRA, T2 - 0% de sombreamento + 75% da CRA, T3 - 0% de sombreamento + 50% da CRA, T4 - 30% de sombreamento + 100% da CRA, T5 - 30% de sombreamento + 75% da CRA, T6 - 30% de sombreamento + 50% da CRA, T7 - 70% de sombreamento + 100% da CRA, T8 - 70% de sombreamento + 75% da CRA, T9 - 70% de sombreamento + 50% da CRA. Fotos: Cerqueira, 2021.

