

UNIVERSIDADE REGIONAL INTEGRADA DO ALTO URUGUAI E DAS MISSÕES
CAMPUS DE ERECHIM
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

SAMIR SAVACINSKI

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE *Eugenia involucrata* DC. e *Eugenia
uniflora* L. SOB INUNDAÇÃO E LUMINOSIDADE**

AGOSTO DE 2020

SAMIR SAVACINSKI

RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE *Eugenia involucrata* DC. e *Eugenia uniflora* L. SOB INUNDAÇÃO E LUMINOSIDADE

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ecologia, Área de Concentração: Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Orientadora: Prof. Dr. Tanise Luisa Sausen

Co-Orientador: Prof. Dr. Rogério Luís Cansian

S263r Savacinski, Samir

Respostas morfofisiológicas de *Eugenia involucrata* DC. e *Eugenia uniflora* L. sob inundação e luminosidade / Samir Savacinski. - 2020.

42 f.

Dissertação (mestrado) – Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Erechim, 2020.

“Orientação: Prof. Dra. Tanise Luisa Sausen, Prof. Dr. Rogério Luis Cansian.”

1. Matas ciliares 2. Inundações 3. Dossel florestal 4. Gradiente topográfico.
I. Título

C.D.U.: 581.5

Catálogo na fonte: bibliotecária Sandra Milbrath CRB 10/1278

SAMIR SAVACINSKI

RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE *Eugenia involucrata* DC. e *Eugenia uniflora* L. SOB INUNDAÇÃO E LUMINOSIDADE

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia. Área da concentração: Ecologia e Conservação da Biodiversidade

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. TANISE LUISA SAUSEN
Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Campus de Erechim

Prof. Dr. ROGÉRIO LUÍS CANSIAN
Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Campus de Erechim

Prof. Dra. SILVIA VENDRUSCOLO MILESI
Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Campus de Erechim

Prof. Dra. CAROLINE MÜLLER
Universidade Federal Fronteira Sul, Campus de Erechim

Erechim, agosto de 2020

AGRADECIMENTOS

Nesta tão pequena página, faço meus agradecimentos... Apesar de pequena, tornar-se-á enorme, repleta de sentimentos que brotam de dentro de mim, enquanto esmiúço lembranças desta etapa da minha vida.

Com toda certeza, foram momentos de inúmeros aprendizados...

Primeiramente, agradeço a Deus pela vida!

Sou extremamente grato aos meus pais e irmãos. É um alívio tremendo poder contar com todos vocês quando mais preciso. Tenho todos vocês resguardados dentro de mim!

Agradeço, do âmago mais profundo do meu coração a Poliana. Obrigado por estar presente em todos os momentos, poder compartilhar e somar, e acima de tudo amar. Obrigado por tudo!

Agradeço a minha orientadora e amiga Tanise. Tenho certeza de que nesses anos que trabalhamos juntos, obtive enormes aprendizados, os quais fizeram-me cada vez mais forte. Muito obrigado de coração!

Quanto a turma do Eccossis! Ah, como vocês me auxiliaram em todos os momentos de necessidade.

Obrigado a todos por estarem presentes em minha vida! Sem vocês, nada disso faria sentido.

*As pessoas que mais crescem são as
que se lançam no desconhecido
com prazer...*

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Altura (H), diâmetro do caule (DC), número de folhas (NF), comprimento da raiz (CR), diâmetro da raiz (DR), área foliar (AF), massa seca das folhas (MF), área foliar específica (AFE), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), proporção raiz/parte aérea (R: PA), índice de clorofila (Clor), taxa fotossintética (A), condutância estomática (gs), concentração intercelular de CO₂ (Ci), taxa transpiratória (E) e eficiência fotossintética (A/Ci) em plantas de *Eugenia involucrata* e *Eugenia uniflora* submetidas a condições de luminosidade por um período de 45 dias.

Tabela 2: Resultados da análise (ANOVA two-way) para altura (H), diâmetro do caule (DC), número de folhas (NF), comprimento da raiz (CR), diâmetro da raiz (DR), área foliar (AF), massa seca das folhas (MF), área foliar específica (AFE), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), proporção raiz/parte aérea (R: PA), índice de clorofila (Clor), taxa fotossintética (A), condutância estomática (gs), concentração intercelular de CO₂ (Ci), taxa transpiratória (E) e eficiência fotossintética (A/Ci) em plantas de *E. involucrata* e *E. uniflora* submetidas à diferentes disponibilidades de luz (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial) após 12 dias de inundação, ($p \leq 0.05$).

Tabela 3: Altura (H), número de folhas (NF), comprimento da raiz (CR), área foliar (AF), massa seca das folhas (MSF) e índice de clorofila (Clor) em plantas de *Eugenia involucrata* e *E. uniflora* submetidas a diferentes condições de luminosidade (sol = 1679 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; e sombra = 83,95 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e disponibilidade hídrica (C, controle; e IP, inundação parcial) por um período de 12 dias.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Parâmetros morfológicos em *E. involucrata* e *E. uniflora* submetidas a condições de luminosidade (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial) por um período de 12 dias. As barras em linha vertical representam o desvio padrão. Letras diferentes indicam diferença entre os tratamentos.

Figura 2: Parâmetros morfológicos em *E. involucrata* e *E. uniflora* submetidas a condições de luminosidade (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial) por um período de 12 dias. As barras em linha vertical representam o desvio padrão. Letras diferentes indicam diferença entre os tratamentos.

Figura 3: Parâmetros fisiológicos em *E. involucrata* e *E. uniflora* submetidas a condições de luminosidade (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial) por um período de 12 dias. Os parâmetros apresentados são a taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s), concentração intercelular de CO_2 (C_i) e a taxa transpiratória (E). As barras em linha vertical representam o desvio padrão. Letras diferentes indicam diferença entre os tratamentos.

Figura 4: Eficiência fotossintética (A/C_i) de *E. involucrata* e *E. uniflora* submetidas a condições de luminosidade (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial) por um período de 12 dias. As barras em linha vertical representam o desvio padrão. Letras diferentes indicam diferença entre os tratamentos.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	13
REFERÊNCIAS	17
Efeitos combinados de luz e alagamento nos atributos ecofisiológicos em <i>Eugenia involucrata</i> DC. e <i>Eugenia uniflora</i> L.	21
INTRODUÇÃO	23
MATERIAL E MÉTODOS	24
<i>Espécies estudadas e preparação do experimento</i>	24
<i>Condições experimentais</i>	24
<i>Delineamento experimental</i>	25
<i>Avaliações</i>	25
<i>Características morfológicas</i>	25
<i>Trocas Gasosas</i>	26
<i>Análise dos dados</i>	26
RESULTADOS	27
<i>Aclimação aos tratamentos de luminosidade</i>	27
<i>Efeitos dos tratamentos de luz e inundação</i>	28
DISCUSSÃO	36
CONCLUSÃO GERAL	39
REFERÊNCIAS	40
CONSIDERAÇÕES FINAIS	42

RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE *Eugenia involucrata* DC. e *Eugenia uniflora* L. SOB INUNDAÇÃO E LUMINOSIDADE

SAMIR SAVACINSKI

DRA. TANISE LUISA SAUSEN

DR. ROGÉRIO LUÍS CANSIAN

RESUMO

As florestas ribeirinhas possuem uma importante função ambiental, visto que são classificadas como ecótonos entre ecossistemas terrestres e aquáticos. Apesar de sua importância, a expansão de atividades antropogênicas tem causado profundos impactos nesses ambientes. A conversão de zonas ripárias em áreas agrícolas e monoculturas florestais destacam-se entre as principais atividades que contribuem com a perda da integridade ecológica e redução da diversidade. Através deste cenário, a presente dissertação foi desenvolvida com o objetivo de identificar espécies em potencial para a utilização em projetos de restauração de florestas ribeirinhas. Tendo em vista que a ocorrência das espécies em florestas ribeirinhas é fortemente associada ao gradiente topográfico, com relação entre frequência de inundações e abertura do dossel, a hipótese testada neste estudo foi que a combinação entre períodos de inundação e a intensidade luminosa são os principais fatores que determinam a ocorrência das espécies *Eugenia involucrata* e *Eugenia uniflora*, espécies características de florestas ribeirinhas subtropicais. Para este estudo, as plantas foram inicialmente aclimatadas por 45 dias em condições contrastantes de luminosidade: sol ($1679 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e sombra ($83,95 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e mantidas sob condições de irrigação até a capacidade de vaso. Após o período de aclimação, as plantas de sol e de sombra foram expostas aos tratamentos hídricos de inundação parcial (IP) e condições controle (C) por 12 dias. Após os tratamentos foram realizadas avaliações de crescimento, trocas gasosas e acúmulo de biomassa. Ambas as espécies apresentaram maior taxa fotossintética e área foliar específica sob condições de sombra, independente do tratamento hídrico. *E. involucrata* sob sol e IP apresentou redução na condutância estomática (g_s), concentração intercelular de CO_2 (C_i) e taxa de transpiração (E), sugerindo que a redução do oxigênio do solo afetou a permeabilidade e condutividade hidráulica da raiz. Esses resultados foram acompanhados por uma redução no diâmetro e acúmulo de massa seca nas raízes. No entanto, a taxa fotossintética (A) não foi alterada, demonstrando tolerância moderada de *E. involucrata* em ambientes inundados e ensolarados. Por outro lado, as plantas de *E. uniflora* apresentaram redução em A e aumento da C_i quando expostas à alta intensidade luminosa e IP. Estes resultados foram acompanhados pela redução da eficiência fotossintética (A/C_i), indicando ocorrência de limitação não estomática e possível fotoinibição, decorrente da exposição em condições de sol e inundação. Todavia, plantas de *E. uniflora* de sol e sob IP apresentaram maior crescimento e acúmulo de biomassa na parte aérea, características importantes para tolerância a inundação. Os resultados deste estudo indicam que a luminosidade foi mais responsiva em relação a inundação parcial, sendo o fator responsável pela ocorrência diferencial das espécies em florestas ribeirinhas. A espécie *E. uniflora*, apesar da fotoinibição sob alta luminosidade, apresenta características morfológicas de tolerância à inundação do

solo e pode ser recomendada para restauração de ambientes com maior intensidade luminosa. Já a espécie *E. involucrata* devido a limitação hidráulica da raiz em condições de inundação e alta luminosidade deve ser utilizada com cautela na recomposição de florestas ribeirinhas degradadas.

Palavras-chave: Matas ciliares. Gradiente topográfico. Inundações. Dossel florestal. Limitações estomáticas e não estomáticas.

ABSTRACT

Riparian forests have an important environmental function, as they are classified as ecotones between terrestrial and aquatic ecosystems. Despite its importance, the expansion of anthropogenic activities has had profound impacts on these environments. The conversion of riparian zones into agricultural areas and forest monocultures stands out among the main activities that contribute to the loss of ecological integrity and reduction of diversity. Through this scenario, the present dissertation was developed with the objective of identifying potential species for use in riparian forest restoration projects. Considering that the occurrence of species in riparian forests is strongly associated with the topographic gradient, with relation to the frequency of floods and canopy opening, the hypothesis tested in this study was that the combination between periods of flooding and the light intensity are the main factors that determine the occurrence of the species *Eugenia involucrata* and *Eugenia uniflora*, species characteristic of subtropical riparian forests. Phytosociological studies observe the occurrence of *E. involucrata* in more accentuated reliefs, far from floods and in places with more shadow, while *E. uniflora* is found in plains that are frequently flooded and with open canopy. For this study, the plants were initially acclimated for 45 days under contrasting light conditions: sun and shade. After acclimation, the sun and shade plants were exposed to water treatments of partial flood (PF) and control conditions (C) for 12 days. During the experiment the sun plants were exposed to $1679 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and the shade plants $83.95 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, intercepting 95% of the external radiation. After treatments, growth evaluations, gas exchange and biomass accumulation were performed. Both species showed a higher photosynthetic rate and specific leaf area under shade conditions, regardless of water treatment. *E. involucrata* under sun and PF presented a reduction in stomatal conductance (g_s), intercellular CO_2 concentration (C_i) and transpiration rate (E), suggesting that in this light condition an effect of soil flooding may occur in reducing hydraulic permeability and root conductivity, due to the reduction of oxygen in the soil. These results were accompanied by a reduction in the root diameter and dry mass accumulation. However, sun plants (C and PF) showed no differences for the photosynthetic rate (A), indicating partial tolerance to flooding in sunny environments. In *E. uniflora*, sun and PF plants showed a reduction in (A) and an increase in C_i , indicating that non-stomatal limitations are responsible for the lower carbon assimilation. These results were accompanied by the reduction of photosynthetic efficiency (A / C_i), which suggests that in flooded plants and exposed to high light, photoinhibition may be the main responsible for the reduction in photosynthesis. However, sun and PF plants showed higher shoot growth and mass accumulation, important characteristics for flood tolerance. The results of this study indicate that the luminosity was more responsive in relation to partial flooding, being the factor responsible for the differential occurrence of species in riverside forests. The *E. uniflora* species, despite photoinhibition under high light, has morphological characteristics of tolerance to soil flooding and can be recommended for restoring environments with greater light intensity. The species *E. involucrata*, due to the root hydraulic limitation in flood conditions and high light, should be used with caution in the restoration of degraded riverside forests.

Keywords: Riparian forests. Topographic gradient. Flooding. Forest canopy. Stomatal and non-stomatal limitations.

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas ribeirinhas são formações vegetais adjacentes aos cursos d'água (NAIMAN; DÉCAMPS, 1997), formando áreas de transição entre os ecossistemas aquáticos e terrestres (NAIMAN; DÉCAMPS; POLLOCK, 1993; NAIMAN; DÉCAMPS, 1997). Estes ambientes florestais são caracterizados pelas variações nos pulsos hidrológicos, tais como frequência, magnitude e previsibilidade dos regimes de inundações (RICHTER et al., 1996; FERREIRA, 2000), podendo variar desde um acúmulo de água no solo até a submersão total das plantas (BLOM et al., 1990). Assim, as inundações desempenham um papel importante na estruturação de florestas ribeirinhas e são associadas às diferenças na diversidade e composição da comunidade arbórea (NAIMAN; DECAMPS, 1997; POLLOCK; NAIMAN; HANLEY, 1998).

A distribuição das espécies em florestas ribeirinhas pode ocorrer de acordo com o aumento do gradiente topográfico, onde as espécies com ocorrência em áreas planas estão sujeitas a inundações frequentes enquanto as plantas que ocorrem em áreas de maior relevo estão associadas a períodos de inundação ocasionais ou ausência de inundação (BUDKE; JARENKOW; OLIVEIRA-FILHO, 2010b). Áreas planas, frequentemente inundadas, são geralmente associadas a ausência de um dossel florestal, o que aumenta a intensidade luminosa nesses ambientes. Por outro lado, com o aumento do gradiente topográfico observa-se um fechamento do dossel florestal e a redução da intensidade luminosa (GIEHL; JARENKOW, 2015). Assim, além do regime de inundações, a variação na intensidade luminosa também é considerada um importante fator ambiental que pode influenciar a sobrevivência e o desenvolvimento das plantas em florestas ribeirinhas (VALLADARES; NIINEMETS, 2008; MIELKE; SCHAFFER, 2010, GIEHL; JARENKOW, 2015).

Os pulsos hidrológicos e a intensidade luminosa são mecanismos capazes de moldar as comunidades vegetais, atuando no padrão de distribuição e estabelecimento das espécies ao longo da topografia ambiental (FERREIRA; STOHLGREN, 1999). De forma a enfrentar as condições ambientais adversas, combinadas pela variação nos regimes de inundação e no gradiente de luminosidade (BUDKE; JARENKOW; OLIVEIRA-FILHO, 2010b; GIEHL; JARENKOW, 2015), as espécies vegetais desenvolvem estratégias de crescimento e ajustes morfofisiológicos, as quais permitem a sobrevivência e o sucesso no seu estabelecimento e desenvolvimento (BLOM et al., 1990; BLOM; VOESENEK, 1996; VOESENEK et al., 2004).

O principal efeito das inundações é a privação de oxigênio no solo para as plantas (VARTAPETIAN; JACKSON, 1997). Durante as inundações, a baixa difusão do oxigênio na água ocasiona menores concentrações de oxigênio dissolvido no solo, resultando em hipóxia (BLOKHINA; VIROLAINEN; FAGERSTEDT, 2003). As respostas das plantas as variações no conteúdo de água e oxigênio do solo ocorrem através de diferentes mecanismos adaptativos, como adaptações anatômicas, fisiológicas e morfológicas, os quais auxiliam a suportar essas variações ambientais adversas (SCARANO; CATTÂNIO; CRAWFORD, 1994; LOBO; JOLY, 1998; VASELLATI et al., 2001; KOZLOWSKI, 2002). Sob condições de baixa disponibilidade de oxigênio, o metabolismo do sistema radicular muda de aeróbico para anaeróbico, reduzindo o rendimento energético (BLOM; VOESENEK, 1996; DREW, 1997; OLIVEIRA; JOLY, 2010). Uma forma de compensar o baixo rendimento energético é através do aumento da utilização de carboidratos pelas células da raiz, reduzindo a disponibilidade para outras funções da planta, como a síntese de novas folhas e brotos (OLIVEIRA; JOLY, 2010; SAMOJEDEN, 2018).

A condição de hipóxia na rizosfera, ao reduzir a absorção de água, afeta a condutância estomática, refletindo na perda do turgor foliar em plantas sensíveis a inundação (JACKSON; DREW, 1984). Todavia, plantas tolerantes aos ambientes inundáveis são capazes de suportar a redução na concentração de oxigênio no solo através de ajustes morfofisiológicos que melhoram a aeração das raízes, como o desenvolvimento de aerênquima e/ou a maior difusão de oxigênio da parte aérea para as raízes (CRAWFORD; BRAENDLE, 1996; VASELLATI et al., 2001), e o desenvolvimento de raízes adventícias e lenticelas hipertrofiadas (PIMENTEL et al., 2014). A tolerância de espécies sob ambientes inundáveis também envolve mudanças metabólicas associadas com o aumento da alocação de biomassa para a parte aérea (BYUN; NAM; KIM, 2017), redução da fotossíntese por limitações por limitações estomáticas (VARTAPETIAN; JACKSON, 1997; CHIRINO et al., 2017) e acúmulo de carboidratos nas raízes (BENDER et al., 2017; YE et al., 2018).

Diversos estudos que investigaram os efeitos combinados de inundação e luminosidade observaram que as plantas crescendo em ambientes sombreados apresentam maior tolerância à períodos de inundação do solo (HALL; HARCOMBRE, 1998; MIELKE; SCHAFFER, 2010; BENDER et al., 2017). Além disso, plantas desenvolvidas em condições de sombreamento tendem a investir em um maior número de folhas e teor de clorofila (SAMOJEDEN et al., 2018), o que permite maior interceptação de luz (VISSER et al., 2015). Essas respostas morfológicas podem estar associadas ao maior acúmulo de açúcares solúveis

na parte aérea (QIN et al., 2013; BENDER et al., 2017). Tendo em vista que a estrutura de florestas ribeirinhas é influenciada pelo gradiente topográfico, observa-se um padrão de ocorrência de espécies pioneiras em áreas planas, as quais apresentam dossel mais aberto e recebem uma maior incidência luminosa e estão sujeitas a ciclos de inundações e secas frequentes e alternados (PAROLIN et al., 2010; MAURENZA et al., 2012; GIEHL; JARENKOW, 2015). Dessa forma, essas condições ambientais são consideradas as mais importantes para o estabelecimento e desenvolvimento das espécies vegetais em florestas ribeirinhas (MAURENZA et al., 2012).

Os ecossistemas ribeirinhos são ambientes extremamente diversos e dinâmicos (NAIMAN; DECAMPS, 1997). Porém, atualmente, os processos de fragmentação e degradação desses ambientes causam impactos em suas funções ecológicas (TILMAN, 1999; PIMM; RAVEN, 2000). A conversão de zonas ripárias em áreas agrícolas e monoculturas florestais destacam-se entre as principais atividades que contribuem com a perda da integridade ecológica e redução da diversidade (NAIMAN; DÉCAMPS; Mc CLAIN, 2006; SCHERR; Mc NELLY, 2008). Desta forma, existe uma necessidade intrínseca e crescente de restauração de ecossistemas naturais (HARRIS et al., 2006). Para conservar o estado natural de um ecossistema, ou restaura-lo de forma desejada, devem-se conhecer os padrões ecológicos existentes nos mesmos (LESICA; ALLENDORF, 1999).

O conhecimento das estratégias das plantas aos efeitos simultâneos de inundações e luminosidade é crucial para a compreensão dos processos ecofisiológicos que determinam a estrutura da comunidade arbórea nas florestas ribeirinhas (KOZLOWSKI 1997; ZÚÑIGA-FEEST et al., 2017). O entendimento sobre o estabelecimento, crescimento e distribuição das plantas em condições ambientais estressantes é necessário para o estabelecimento de medidas de manejo adequadas (NILSSON, 1992; BLOM, 1999). Um método comumente utilizado é o transplante de mudas cultivadas em casa de vegetação para a reintrodução em campo (GODEFROID et al. 2011). Porém, faz-se necessário conhecer os padrões ecológicos de composição e distribuição das espécies ao longo do gradiente topográfico associados a combinação de diferentes condições ambientais característicos de florestas ribeirinhas (FERREIRA, 2000; BUDKE; JARENKOW; OLIVEIRA-FILHO, 2010a; GIEHL; JARENKOW, 2015), para que sejam tomadas medidas de manejo adequadas com a comunidade arbórea e suas variáveis ambientais (BLOM, 1999).

Tendo em vista este cenário de aumento da fragmentação das zonas ripárias, a presente dissertação foi desenvolvida com o objetivo de identificar espécies em potencial

para a utilização em projetos de restauração de florestas ribeirinhas. Esta dissertação compreende um capítulo, apresentado em formato de manuscrito científico, que será submetido ao periódico *Tree Physiology*, intitulado: Efeitos combinados de luz e alagamento nos atributos ecofisiológicos em *Eugenia involucrata* DC. e *Eugenia uniflora* L.

As espécies avaliadas neste estudo apresentam ocorrência diferencial em florestas ribeirinhas subtropicais, com *E. uniflora* sendo observada em áreas de baixo e médio relevo, frequentemente inundadas, enquanto *E. involucrata* ocorre geralmente em relevos mais acentuados, não associada com áreas de inundações. Além da frequência de inundações estar associada ao gradiente topográfico, observa-se que áreas planas apresentam dossel mais aberto e áreas de relevo acentuado possuem dosséis mais fechados. A hipótese avaliada neste trabalho é que será possível verificar resposta diferencial aos efeitos combinados de luminosidade e intensidade de inundação, onde *E. uniflora* apresentará tolerância a inundação em condições de alta luminosidade, enquanto *E. involucrata* demonstrará tolerância à inundação quando associada com ambientes sombreados. Os resultados deste estudo permitiram relacionar a distribuição das espécies em florestas ribeirinhas com a tolerância ao alagamento e alta luminosidade, o que reflete a história de vida das espécies e também fornece informações acerca de atributos ecofisiológicos que podem ser utilizados como indicadores na recomendação adequada de espécies em projetos de reconstituição de zonas ripárias.

REFERÊNCIAS

- BENDER, B. Growth responses and accumulation of soluble sugars in *Inga marginata* Wild. (Fabaceae) subjected to flooding under contrasting light conditions. **Brazilian Journal of Biology**, v.77, n. 2, p. 260-266, 2017.
- BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. **Annals of Botany**, v. 91, n. 2, p. 179-194, 2003
- BLOM, C. W. P. M. et al. Adaptations to flooding in plants from river areas. **Aquatic Botany**, v. 38, n. 1, p. 29-47, 1990.
- BLOM, C. W. P. M. Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule. **Plant Biology**, v. 1, n. 3, p. 261-273, 1999.
- BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding: the survival strategies of plants. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 1, n. 7, p. 290-295, 1996.
- BUDKE, J. C.; JARENKOW, J. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Intermediary disturbance increases tree diversity in riverine forest of Southern Brazil. **Biodiversity and conservation**, v. 19, n. 8, p. 2371-2387, 2010a.
- BUDKE, J. C.; JARENKOW, J. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Florestas ribeirinhas e inundações: de contínuos espaciais a gradientes temporais. In: Santos, J. E.; Zanin, E. M.; Moschini, L. E. (Org.). **Faces da Polissemia da Paisagem: Ecologia, Planejamento e Percepção**. São Carlos: Rima Editora, v.3, p. 201-218, 2010b.
- BYUN, C.; NAM, J. M.; KIM, J. G. Effects of flooding regime on wetland plant growth and species dominance in a mesocosm experiment. **Plant Ecology**, v. 218, p. 517-527, 2017.
- CHIRINO, E. et al. Morpho-functional traits and plant response to drought conditions in seedlings of six native species of Ecuadorian Ecosystems, **Flora**, v. 233, p. 58-67, 2017.
- CRAWFORD, R. M. M.; BRAENDLE, R. Oxygen deprivation stress in a changing environment. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, n. 295, p. 145-159, 1996.
- DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 48, p. 223-250, 1997.
- FERREIRA, L. V. Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forests: implications for future design of protected areas. **Biodiversity and Conservation**, v. 9, n. 1, p. 1-14, 2000.
- FERREIRA, L. V.; STOHLGREN, T. J. Effects of river level fluctuation on plant species richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in Central Amazonia. **Oecologia**, v. 120, p. 582-587, 1999.
- GIEHL, E. L. H.; JARENKOW, J. A. Disturbance and stress gradients result in distinct taxonomic, functional and phylogenetic diversity patterns in a subtropical riparian tree community. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 5, p. 889-901, 2015.
- GODEFROID, S. et al. How successful are plant species reintroductions? **Biological Conservation**, v. 144, n. 2, p. 672-682, 2011.
- HALL, R. B. W.; HARCOTBE, P. A. Flooding alters apparent position of floodplain saplings on a light gradient. **Ecology**, v. 79, n. 3, p. 847-855, 1998.
- HARRIS, J. A. et al. Ecological Restoration and Global Climate Change. **Restoration Ecology**, v. 14, n. 2, p. 170-176, 2006.

- JACKSON, M.B. & DREW, M.C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: **Flooding and Plant Growth**. (T.T. Kozlowski, ed.). Academic Press, San Diego, p. 47-127.
- KOZLOWSKI, T. T. Physiological-Ecological Impacts of Flooding on Riparian Forest Ecosystems. **Wetlands**, v. 22, n. 3, p. 550-561, 2002.
- KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology**, V. 17, n. 7. 1997.
- LESICA, P.; ALLENDORF, F. W. Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? **Restoration Ecology**, v. 7, n. 1, p. 42-50, 1999.
- LOBO, P. C.; JOLY, C. A. Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. In: SCARANO, F. R.; FRANCO, A. C. (Eds.). **Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics**, p. 137-156, 1998.
- MAURENZA, D. et al. Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. **Aquatic Botany**, v. 96, n. 1, p. 7-13, 2012.
- MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 61, p. 113-121, 2010.
- NAIMAN, R. J.; DECAMPS, H. The ecology of interfaces - riparian zones. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, n. 10, p. 621-658, Nov. 1997.
- NAIMAN, R. J.; DECAMPS, H.; POLLOCK, M. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. **Ecological Applications**, v. 3, n. 2, p. 209-212, 1993.
- NAIMAN, R. J.; DÉCAMPS, H; MCCLAIN, M. E. Riparia Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities. **Elsevier Academic Press**, London. 2006.
- NILSSON, C. Conservation management of riparian communities. In: Hansson L. (eds) **Ecological Principles of Nature Conservation. Conservation Ecology Series: Principles, Practices and Management**. Springer, Boston, MA. 1992.
- OLIVEIRA, V. C, JOLY, C. A. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. **Trees**, v. 24, n. 1, p. 185-193, 2010.
- PAROLIN, P. et al. Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. **Annals of Botany**, v. 105, p. 129-139, 2010.
- PIMENTEL, P., et al. Physiological and morphological responses of *Prunus* species with different degree of tolerance to long-term root hypoxia. **Scientia Horticulturae**, v. 180, p. 14-23, 2014.
- PIMM, S. L.; RAVEN, P. Biodiversity - Extinction by numbers. **Nature**, v. 403, p. 843-845, 2000.
- POLLOCK, M. M.; NAIMAN, R. J.; HANLEY, T. Plant species richness in riparian wetlands - a test of the biodiversity theory. **Ecology**, v. 79, n. 1, p. 94-105, 1998.
- QIN, X. et al. Growth responses and non-structural carbohydrates in three wetland macrophyte species following submergence and de-submergence. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 35, n. 7, p. 2069-2074, 2013.
- RICHTER, B. D. et al. A method for assessing hydrologic alteration within ecosystems. **Conservation Biology**, v. 10, n. 4, p. 1163-1174, 1996.
- SAMOJEDEN, C. G. et al. Light environment influences the flood tolerance in *Cordia americana* (L.) Gottschling & J.S.Mill. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, n. 3, p. 2945-2953, 2018.

SCARANO, F. R.; CATTÂNIO, J. H.; CRAWFORD, R. M. M. Root carbohydrate storage in young saplings of an Amazonian tidal *várzea* forest before the onset of the wet season. **Acta Botanica Brasilica**, v. 8, n. 2, p. 129-139, 1994.

SCHERR, S. J.; Mc NEELY, J. A. Biodiversity conservation and agricultural sustainability: towards a new paradigm of 'ecoagriculture' landscapes. **Physiological Transactions of the Royal Society B**, v. 363, p. 477-494, 2008.

TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principle. **Ecology**, v. 18, n. 5, p. 1455-1474, 1999.

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

VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. Plant adaptations to anaerobic stress. **Annals of Botany**, v. 70, n. 1, p. 3-20, 1997.

VASELLATI, V. et al. Effects of flooding and drought on the anatomy of *Paspalum dilatatum*. **Annals of Botany**, v. 88, n. 3, p. 355-360, 2001.

VISSER, E. J. W. et al. Shade affects responses to drought and flooding – acclimation to multiple stresses in bittersweet (*Solanum dulcamara* L.). **Plant Biology**, v. 18, n. 1, p. 112-119, 2015.

VOESENEK, L. A. C. J. et al. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. **Ecology**, v. 85, n. 1, p. 16-27, 2004.

YE, X. Q. et al. Improved flooding tolerance and carbohydrate status of flood-tolerant plant *Arundinella anomala* at lower water temperature. **Plos One**. V. 13, n. 3, p. 1-12, 2018.

ZÚÑIGA-FEEST, A. et al. Physiological and morphological responses to permanent and intermittent waterlogging in seedlings of four evergreen trees of temperate swamp forests. **Tree Physiology**, v. 37, n. 6, p. 779-789, 2017.

CAPÍTULO I

EFEITOS COMBINADOS DE LUZ E ALAGAMENTO NOS ATRIBUTOS ECOFISIOLÓGICOS EM *Eugenia involucrata* DC. e *Eugenia uniflora* L.

SAMIR SAVACINSKI^{1, 2}, POLIANA LOUZADA^{1, 2}, LUCAS HAIDUKI², ROGÉRIO LUIS
CANSIAN¹, TANISE LUISA SAUSEN^{1, 2}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões,
Campus de Erechim.

² Laboratório de Ecologia e Sistemática Vegetal - ECOSSIS. Departamento de Ciências Biológicas.
Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Campus de Erechim.

Este manuscrito científico será submetido para a revista *Tree Physiology* (Fator de Impacto
3.655). Revista científica com foco em fisiologia vegetal.

**EFEITOS COMBINADOS DE LUZ E ALAGAMENTO NOS ATRIBUTOS
ECOFISIOLÓGICOS EM *Eugenia involucrata* DC. e
Eugenia uniflora L.**

SAMIR SAVACINSKI, POLIANA LOUZADA, LUCAS HAIDUKI, ROGÉRIO LUIS CANSIAN
E TANISE LUISA SAUSEN

Resumo: A frequência de inundações em florestas ribeirinhas subtropicais é responsável pela ocorrência das espécies, sendo associada com o gradiente topográfico e abertura do dossel. Áreas planas apresentam maior frequência de inundações e dossel mais aberto em relação a áreas altas. Nos testamos a combinação entre períodos de inundação e a intensidade luminosa em *Eugenia involucrata* e *Eugenia uniflora*, a fim de selecionar atributos ecofisiológicos para recomendação em projetos de restauração de áreas ribeirinhas. Plantas aclimatadas ao sol e a sombra (95% de sombreamento) foram mantidas sob inundação por 12 dias. Após esse período foram avaliadas as características de trocas gasosas, alometria e acúmulo de massa seca na parte aérea e sistema radicular. A combinação de alta intensidade luminosa e inundação reduziu a condutância estomática e transpiração de *E. involucrata*, possivelmente devido aos efeitos do alagamento na condutividade hidráulica na raiz. Observou-se ainda, redução do diâmetro e no acúmulo de massa seca das raízes. Em *E. uniflora*, foi observado que a combinação de sol e inundação reduziu a eficiência fotossintética, decorrente de limitações não-estomáticas. Porém, as plantas de *E. uniflora* sob sol e inundação apresentaram maior investimento no crescimento em diâmetro e acúmulo de biomassa da parte aérea. Em ambas as espécies, não foram observadas diferenças nas trocas gasosas em plantas sob inundação e em condições de sombra. Os resultados deste estudo indicam que a luminosidade foi mais responsiva em relação à inundação parcial, sendo o fator responsável pela ocorrência diferencial das espécies em florestas ribeirinhas. Ambas as espécies podem ser consideradas tolerantes a combinação de alta luminosidade e inundação, mas sugere-se que *E. involucrata* seja utilizada com cautela em projetos de restauração de áreas ripárias devido a limitação hidráulica radicular. Por outro lado, a fotoinibição observada em *E. uniflora* não parece ser crítica para sua utilização em áreas ripárias, devido as características morfológicas de tolerância a inundação do solo.

Palavras-chave: Condutividade hidráulica. Eficiência fotossintética. Floresta subtropical. Tolerância a sombra. Raiz.

Abstract: The flooding frequency in subtropical riverine forests is responsible for the species occurrence, being associated with the topographic gradient and canopy opening. Flat areas have a higher flooding frequency and a more open canopy compared to high areas. We tested the combination of flood periods and light intensity in *Eugenia involucrata* and *Eugenia uniflora*, in order to select ecophysiological attributes for recommendation in riverine restoration projects. Plants acclimated to the sun and shade (95% shade) were kept under flood for 12 days. After this period, gas exchange, allometry and shoot and root dry mass were evaluated. The combination of high light intensity and flooding reduced the stomatal conductance and transpiration of *E. involucrata*, possibly due to the effects of flooding on the root hydraulic conductivity. It was also observed a reduction in root diameter and dry mass. In *E. uniflora*, it was observed that the combination of sun and flood reduced the photosynthetic efficiency, due to non-stomatic limitations. However, *E. uniflora* plants under sun and flood presented higher investment in growth in shoot diameter and biomass. In both species no differences were observed in gas exchange in plants under flood and shade conditions. The results of this study indicate that the light was more responsive in relation to flooding, being the factor responsible for the differential species occurrence in riverine forests. Both species can be considered tolerant to the combination of high light and flood, but it is suggested that *E. involucrata* be used with caution in restoration projects of riparian areas due to root hydraulic limitation. On the other hand, the photoinhibition observed in *E. uniflora* does not seem to be critical for its use in riparian areas, due to the morphological characteristics of soil flood tolerance.

Keywords: Hydraulic conductivity. Photosynthetic efficiency. Subtropical forest. Shade tolerance. Root.

INTRODUÇÃO

A restauração de zonas ripárias degradadas é de grande interesse para a sociedade, devido aos benefícios ambientais fornecidos por esses ecótonos (Fennessy & Cronk 1997) e pelos serviços ecossistêmicos associados com a produtividade e diversidade (Naiman & Decamps, 1997, Tockner & Stanford, 2002). Modificações no uso e cobertura do solo e outras atividades antrópicas causam a diminuição da integridade ecológica destes ambientes que sofrem com a degradação (Naiman et al. 2006). A família Myrtaceae é amplamente distribuída no Sul do Brasil, sendo comumente associada à estudos florísticos e fitossociológicos em florestas ribeirinhas (Budke et al. 2004, Giehl & Jarenkow 2008, Saraiva 2011; Milanesi & Leite 2014). Budke et al. (2008, 2010a) destacam a presença de *Eugenia uniflora* L. em locais frequentemente inundados e áreas de baixo e médio relevo, enquanto *Eugenia involucrata* DC foi associada a relevos elevados, não estando associada a áreas alagáveis.

O padrão de distribuição das espécies arbóreas em florestas ribeirinhas é associado com o gradiente topográfico (Budke et al. 2008), evidenciando que a topografia desempenha um papel fundamental na modelagem das espécies (Oliveira et al. 2019) e na composição das espécies em florestas de várzeas e planaltos (Schietti et al. 2014). Os eventos de inundação em florestas ribeirinhas exercem processos seletivos resultando no predomínio de espécies pioneiras em áreas alagadas devido à ausência de um dossel florestal (Tabacchi et al. 1998). Nesse sentido, Giehl & Jarenkow (2008) destacam que os períodos de inundações moldam as áreas de planícies, sendo marcadas pela ausência de um dossel florestal e contribuindo com o aumento do gradiente de luminosidade desses ambientes. Embora a inundação tenha um impacto significativo sobre o crescimento de espécies arbóreas, este não é o único fator ambiental que determina a taxa de crescimento e o estabelecimento destas espécies em florestas ribeirinhas (Maurenza et al. 2012). Dessa forma, em florestas ribeirinhas, os efeitos combinados da topografia, frequência e intensidade das inundações e o gradiente de luminosidade podem ser responsáveis pela distribuição e ocorrência das espécies arbóreas.

Os projetos de restauração de florestas ribeirinhas devem considerar o uso de espécies que ocorrem nessas áreas, bem como, atributos ecofisiológicos que permitem o melhor estabelecimento nesses ambientes (Binotto et al. 2016, Bender et al. 2017, Gattringer et al. 2017). Assim, a hipótese deste trabalho é que as espécies *E. uniflora* e *E. involucrata* apresentarão respostas morfofisiológicas e tolerância diferenciais à exposição aos fatores

combinados de luminosidade e inundação. O presente estudo objetivou avaliar as trocas gasosas, características de crescimento e acúmulo de biomassa em plantas de *E. uniiflora* e *E. involucrata* cultivadas em condições de alta luminosidade ($1679 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e baixa luminosidade ($83,95 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) associado ao regime hídrico de capacidade de campo (bem irrigadas) e sob inundação parcial, por um período de 12 dias, em casa de vegetação.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies estudadas e preparação do experimento

As espécies *Eugenia involucrata* DC. e *Eugenia uniiflora* L. foram selecionadas devido a ocorrência em florestas ribeirinhas subtropicais com uma associação distinta entre os gradientes topográficos (Budke et al. 2008). *E. uniiflora* é encontrada principalmente em ambientes inundáveis (planícies), enquanto *E. involucrata* apresenta ampla ocorrência, mas não associada a períodos de inundação (Budke et al. 2008, 2010a).

Plantas com três meses de idade, adquiridas em viveiro comercial, foram transferidas para tubetes de plástico com capacidade volumétrica de 100 cm^3 e aclimatadas por um período de aproximadamente 200 dias no laboratório de Ecologia e Sistemática Vegetal da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões - Campus de Erechim. Durante o período de aclimação, as plantas foram mantidas sob temperatura média de $24,65^\circ \text{C}$ e umidade relativa de $75,6\%$, sendo irrigadas a cada dois dias, com a capacidade de vaso.

Condições experimentais

Após o período de crescimento inicial sob as condições do laboratório, as plantas foram transferidas para casa de vegetação para aclimação às condições de luminosidade. As plantas foram submetidas a duas condições contrastantes de luminosidade: sol ($\sim 1679 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e sombra ($\sim 83,95 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a qual corresponde a 5% da interceptação da radiação externa, simulando condições de sub-bosque de florestas subtropicais (Budke et al. 2010c). A simulação de sombreamento foi obtida através de uma estrutura metálica e coberta com malha de *nylon*. A intensidade luminosa foi medida com um luxímetro digital (MINIPA MLM 1332). As plantas foram aclimatadas às intensidades luminosas por um período de 45 dias, com temperatura média de $23,4^\circ \text{C}$ e umidade relativa do ar de $59,7\%$.

Após o período de aclimatação nas condições de sol e sombra, as plantas foram divididas em outros dois blocos para imposição do tratamento hídrico. Dois níveis de disponibilidade hídrica foram fornecidos, sendo a irrigação na capacidade de vaso, como tratamento controle (C) e a inundação parcial (IP) das plantas. Para simular as condições de IP, as plantas foram colocadas em caixas plásticas (35 L), com nível da água 3 cm acima da superfície do solo e do colo da raiz da planta. O experimento foi conduzido por 12 dias (Samojeden et al. 2018). Para simular as inundações foi utilizada água da chuva, coletada previamente a condução do experimento e armazenada em tanques de 100 L. A concentração de oxigênio dissolvido (OD) na água foi mensurada utilizando uma sonda multiparâmetro (Horiba@R U-50, Analyser Instrumentação Analítica, São Paulo, SP, Brasil). As plantas de sol, com inundação foram cultivadas em condições de OD médio de $0,57 \pm 0,02 \text{ mg L}^{-1}$, e temperatura média da água $26,73 \pm 3,13^\circ \text{ C}$; e as plantas de sombra sob inundação com OD médio de $0,73 \pm 0,03 \text{ mg L}^{-1}$, e temperatura média da água $21,08 \pm 1,63^\circ \text{ C}$.

Delineamento experimental

O experimento foi conduzido em delineamento em blocos casualizados, em esquema fatorial 2×2 , composto por dois níveis de luminosidade (sol e sombra) e dois níveis de disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial), com 10 repetições. Cada unidade experimental foi constituída por uma planta, totalizando 40 plantas para cada espécie avaliada.

Avaliações

As avaliações de crescimento e trocas gasosas foram realizadas após a aclimatação das plantas nos dois níveis de luminosidade, sol e sombra, considerado o tempo zero, e após 12 dias da exposição aos tratamentos com diferentes disponibilidades hídricas.

Características morfológicas

Foram avaliados os seguintes parâmetros morfológicos: altura da parte aérea (H, cm), diâmetro do caule (DC, mm), número de folhas (NF), comprimento da raiz (CR, cm) e diâmetro da raiz (DR, mm). A altura da parte aérea (H) foi avaliada do colo até o meristema apical caulinar, o comprimento da raiz (HR) da região do colo até o meristema apical radicular, diâmetro do caule (DC) foi mensurado a dois centímetros acima do colo da raiz e

o diâmetro da raiz (DR) foi mensurado a dois centímetros abaixo do colo da raiz. Todas as medições foram realizadas com o auxílio de um paquímetro digital. O número de folhas (NF) foi avaliado por contagem. As folhas, caules e raízes foram coletadas e secas individualmente em estufa com circulação de ar (60 °C) até atingir peso constante, para obtenção da massa seca das folhas (MSF, g), massa seca do caule (MSC, g) e massa seca da raiz (MSR, g). A partir desses valores foi calculada a massa seca da parte aérea (MSPA = MSC+MSF, g) e a massa seca total (MST = MSF+MSC+MSR, g).

A área foliar (AF, cm²) foi avaliada na folha mediana completamente expandida de cada planta (mesma utilizada nas medições de fotossíntese), através da obtenção de uma imagem digital das folhas com a ferramenta ImageJ 1.6 (Ferreira & Rasband, 2012). Para a determinação da área foliar específica (AFE), foi calculada a razão entre a área foliar e a massa foliar (AFE = AF: MF). Após as medições biométricas, as plantas foram secas em estufa com temperatura de 60° C até atingirem peso constante. A parte aérea e as raízes foram separadas e pesadas em balança de escala analítica, sendo o padrão de alocação de biomassa avaliado pela razão raiz: parte aérea (razão R: PA).

Trocas gasosas

As trocas gasosas foram avaliadas utilizando um analisador portátil de gases ao infravermelho (Licor 6400; LiCor Inc., Lincoln, NE, EUA), para obtenção da taxa de assimilação de CO₂ (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração (E , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a concentração intracelular de CO₂ (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$). As análises foram realizadas entre as 8 e 11 horas, sob radiação fotossinteticamente ativa (RFA, $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), concentração de CO₂ (400 ppm), temperatura (20° C) e umidade relativa (50 a 60%) constantes. A eficiência fotossintética (A/C_i) foi calculada pela razão entre a taxa fotossintética e a concentração interna de CO₂. O índice de clorofila (Clor), foi determinado através do equipamento ClorofiLOG CFL 1030 (Falker, Brasil).

Análise dos dados

Os dados obtidos foram submetidos à análise prévia de normalidade dos erros (Shapiro-Wilk) e transformados em Log +1 quando necessário. Para avaliar os tratamentos de luminosidade (sol e sombra) após a aclimatação (tempo zero), os dados morfológicos e fisiológicos obtidos foram submetidos ao teste t para cada uma das espécies. Os efeitos entre os tratamentos com diferentes níveis de luminosidade e disponibilidade hídrica foram

verificados utilizando a análise de variância (ANOVA two-way) e as médias comparadas pelo teste de Tukey. Todas as análises foram avaliadas com nível de significância de 5% ($p \leq 0,05$) e realizadas através do software R (R Core Team, 2017).

RESULTADOS

Aclimação aos tratamentos de luminosidade

Após o período de aclimação de 45 dias às condições contrastantes de luminosidade, plantas de *E. involucrata* em condição de sombra apresentaram uma maior taxa fotossintética ($p = 0,02$) e área foliar específica ($p = 0,04$) e uma menor concentração intercelular de CO_2 ($p > 0,001$), evidenciando uma maior eficiência fotossintética ($p = 0,04$) em relação as plantas de sol (Tabela 1). Para as plantas de *E. uniflora* foi observada uma maior área foliar específica nas folhas de sombra ($p = 0,03$). Os demais parâmetros avaliados não apresentaram diferença entre as plantas de sol e sombra (Tabela 1).

Tabela 1: Altura (H), diâmetro do caule (DC), número de folhas (NF), comprimento da raiz (CR), diâmetro da raiz (DR), área foliar (AF), massa seca das folhas (MF), área foliar específica (AFE), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), proporção raiz/ parte aérea (R: PA), índice de clorofila (Clor), taxa fotossintética (A), condutância estomática (gs), concentração intercelular de CO_2 (Ci), taxa transpiratória (E) e eficiência fotossintética (A/ Ci) em plantas de *Eugenia involucrata* e *Eugenia uniflora* submetidas a condições de luminosidade por um período de 45 dias.

Parâmetros	<i>Eugenia involucrata</i>			<i>Eugenia uniflora</i>		
	Sol	Sombra	<i>p</i>	Sol	Sombra	<i>p</i>
H (cm)	15.18 ± 1.50	16.86 ± 2.36	0.22	13.06 ± 2.22	14.88 ± 2.07	0.21
DC (mm)	2.54 ± 0.55	2.92 ± 0.44	0.27	1.75 ± 0.29	1.63 ± 0.19	0.46
NF	26.4 ± 3.2	24.6 ± 7.50	0.64	16.6 ± 5.94	14.0 ± 4.47	0.45
CR (cm)	14.56 ± 1.05	15.4 ± 1.99	0.43	15.24 ± 0.9	18.08 ± 3.08	0.11
DR (mm)	3.03 ± 0.45	3.25 ± 0.62	0.55	1.66 ± 0.37	2.14 ± 0.51	0.13

AF (cm²)	6.22 ± 1.66	7.28 ± 2.14	0.41	5.42 ± 0.77	6.72 ± 1.26	0.09
MF (g)	0.046 ± 0.01	0.04 ± 0.008	0.52	0.03 ± 0.005	0.03 ± 0.007	0.85
AFE (cm² /g⁻¹)	143.87 ± 16.8	190.31 ± 32.5	0.04*	177.4 ± 20.76	221.7 ± 31.8	0.03*
MSPA (g)	0.81 ± 0.12	0.86 ± 0.20	0.63	0.30 ± 0.11	0.36 ± 0.08	0.39
MSR (g)	0.57 ± 0.23	0.67 ± 0.16	0.44	0.17 ± 0.08	0.20 ± 0.02	0.47
MST (g)	1.33 ± 0.35	1.50 ± 0.35	0.49	0.45 ± 0.17	0.54 ± 0.10	0.37
R: PA (g)	0.72 ± 0.19	0.82 ± 0.07	0.34	0.62 ± 0.18	0.62 ± 0.12	1
Clor	41.64 ± 5.3	40.62 ± 4.63	0.75	32.84 ± 4.65	39.2 ± 9.16	0.21
A (μmol m⁻²s⁻¹)	0.70 ± 0.47	1.76 ± 0.32	<0,01*	0.87 ± 0.57	1.22 ± 0.75	0.33
gs (mol m⁻²s⁻¹)	88.82 ± 41.94	49.26 ± 11.84	0.10	93.76 ± 30.18	63.85 ± 15.10	0.09
Ci (ppm) (μmol mol⁻¹)	385.16 ± 3.8	345.8 ± 4.10	<0.001*	378.9 ± 14.8	364.1 ± 14.8	0.15
E (mmol m⁻²s⁻¹)	0.42 ± 0.16	0.37 ± 0.08	0.56	0.62 ± 0.16	0.44 ± 0.07	0.23
A/ Ci	0.0017 ± 0.001	0.0039 ± 0.001	0.04*	0.0023 ± 0.0016	0.0034 ± 0.002	0.38

Médias ± Desvio padrão (n = 5). Asterisco (*) indica diferença entre plantas de sol e sombra ($p \leq 0.05$)

Efeitos dos tratamentos de luz e inundação

A altura da parte aérea em ambas as espécies não apresentou diferença entre os tratamentos de luminosidade e hídrico (Tabela 2 e 3). Adicionalmente, em *E. involucrata* não foram observadas diferenças em NF, AF, MSPA, MST e no índice de clorofila (Tabela 2 e 3, Figuras 2A e E). Para *E. uniflora* não foram observadas diferenças em CR e gs (Tabela 2 e 3, Figura 3D).

Para *Eugenia involucrata* foi observado interação entre os tratamentos de luz e água nos parâmetros gs ($p = 0.02$), Ci (CO₂) ($p < 0.01$), A/Ci ($p = 0.03$) e R: PA ($p < 0.01$), (Tabela 2). A gs, E e Ci foram menores nas plantas de sol sob inundação (IP) em relação as plantas controle (C) de sol e as plantas de sombra sob C e IP (Figuras 3C, E e G). Já, a A/Ci foi

menor nas plantas C de sol em relação as plantas de sombra (C e IP) e as plantas de sol IP (Figura 4A). As plantas de sol e sob IP apresentaram uma menor razão R: PA (Figura 2G).

Efeitos isolados do fator luminosidade foram observados nos parâmetros DC ($p = 0.02$), MF ($p < 0.001$), AFE ($p < 0.001$) e A ($p < 0.001$), (Tabela 2). O DC foi maior nas plantas de sol C em relação as plantas de sombra IP (Figura 1A). A MF foi menor nas plantas de sombra IP em relação as plantas de sol C e IP (Tabela 3). A AFE e A foram maiores nas plantas de sombra quando comparadas com plantas de sol (Figuras 1E - 3A). Já, os efeitos isolados dos tratamentos hídricos foram observados em CR ($p = 0.01$), DR ($p = 0.03$) e MSR ($p = 0.01$), (Tabela 2). Plantas de sol IP apresentaram menor MSR e DR (Figuras 1C e 2C), mas com um maior CR em relação as plantas C (Tabela 3).

Para a espécie *Eugenia uniflora* observou-se efeito da interação entre os fatores de luminosidade e tratamentos hídricos para AF ($p < 0.01$), MSPA ($p < 0.01$), MST ($p < 0.01$), A ($p = 0.03$), E ($p = 0.01$) e A/Ci ($p < 0.01$), (Tabela 2). As plantas de sombra C apresentaram uma maior AF quando comparadas com plantas de sombra IP (Tabela 3). As plantas de sol IP apresentaram maior MSPA e MST comparada as plantas na condição C e de sombra (C e IP) (Figura 2B e 2F). Em relação aos parâmetros de trocas gasosas, pode-se observar que plantas de sombra IP apresentaram maior A, E e A/Ci quando comparadas com plantas de sombra C e as plantas de sol (C e IP) (Figuras 3B e H e 4B). Nas plantas de sol não foram observadas diferenças nos parâmetros de trocas gasosas entre as plantas C e IP (Figuras 3B e H).

Os efeitos isolados da luminosidade foram observados para o DC ($p = 0.02$), NF ($p < 0.001$), DR ($p < 0.001$), MF ($p < 0.01$), AFE ($p < 0.001$), MSR ($p < 0.01$), índice de clorofila ($p < 0.001$) e Ci (CO_2) ($p < 0.001$), (Tabela 2). O DC e a MF foram maiores nas plantas de sol IP em relação as plantas de sombra IP (Tabela 3 e Figura 1B). O NF foi maior nas plantas de sol IP em relação as plantas de sombra (C e IP) (Tabela 3). O DR foi menor nas plantas de sombra IP em relação as plantas de sol (C e IP) (Figura 1D). A AFE e o índice de clorofila foram maiores nas plantas de sombra em relação as plantas de sol (Tabela 3 e Figura 1F). As plantas de sombra IP apresentaram menor MSR quando comparadas com sombra C e sol (C e IP). A Ci foi maior nas plantas de sol comparadas as plantas de sombra (Figura 3F).

O efeito isolado dos tratamentos hídricos foi observado apenas na proporção R: PA ($p < 0.001$), (Tabela 2), sendo menor nas plantas sob inundação em ambos tratamentos de luminosidade (Figura 2H).

Tabela 2: Resultados da análise (ANOVA two-way) para altura (H), diâmetro do caule (DC), número de folhas (NF), comprimento da raiz (CR), diâmetro da raiz (DR), área foliar (AF), massa seca das folhas (MF), área foliar específica (AFE), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), proporção raiz/ parte aérea (R: PA), índice de clorofila (Clor), taxa fotossintética (A), condutância estomática (gs), concentração intercelular de CO₂ (Ci), taxa transpiratória (E) e eficiência fotossintética (A/Ci) em plantas de *E. involucrata* e *E. uniflora* submetidas à diferentes disponibilidades de luz (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial) após 12 dias de inundação, ($p \leq 0.05$).

Parâmetros	Fatores	<i>Eugenia involucrata</i>		<i>Eugenia uniflora</i>	
		<i>F</i> <i>valor</i>	<i>p</i> <i>valor</i>	<i>F</i> <i>valor</i>	<i>p</i> <i>valor</i>
H (cm)	Luz	0.001	0.97	1.21	0.28
	Água	0.005	0.94	0.27	0.76
	Interação	0.005	0.94	0.61	0.44
DC (mm)	Luz	5.17	0.02*	5.48	0.02*
	Água	3.68	0.06	0.11	0.73
	Interação	1.17	0.28	3.56	0.06
NF	Luz	1.91	0.17	13.8	<0.001*
	Água	0.33	0.56	0.45	0.50
	Interação	0.43	0.51	3.30	0.08
CR (cm)	Luz	0.08	0.54	0.006	0.93
	Água	17.1	0.01*	0.07	0.78
	Interação	8.00	0.08	2.69	0.11
DR (mm)	Luz	0.25	0.62	12.5	<0.001*
	Água	4.98	0.03*	0.61	0.43
	Interação	1.63	0.06	3.65	0.06
AF (cm²)	Luz	3.28	0.07	0.47	0.49
	Água	0.55	0.46	1.44	0.23
	Interação	1.87	0.17	7.93	<0.01*
MF (g)	Luz	14.8	<0.001*	7.84	<0.01*
	Água	0.01	0.91	0.07	0.77
	Interação	1.12	0.29	2.55	0.11
AFE (cm² /g⁻¹)	Luz	39.1	<0.001*	30.8	<0.001*
	Água	0.09	0.76	3.25	0.08
	Interação	0.01	0.90	1.44	0.23

MSPA (g)	Luz	0.07	0.79	4.16	0.04*
	Água	1.92	0.17	9.13	<0.01*
	Interação	0.006	0.93	7.79	<0.01*
MSR (g)	Luz	0.05	0.82	8.53	<0.01*
	Água	7.26	0.01*	28.8	<0.001*
	Interação	3.03	0.09	3.42	0.07
MST (g)	Luz	0.09	0.76	6.17	0.01*
	Água	3.60	0.06	0.43	0.51
	Interação	0.33	0.56	8.60	<0.01*
R: PA (g)	Luz	0.01	0.91	1.87	0.17
	Água	12.1	<0.01*	81.9	<0.001*
	Interação	10.3	<0.01*	0.04	0.83
Clor	Luz	1.83	0.18	26.2	<0.001*
	Água	1.54	0.22	0.002	0.96
	Interação	0.09	0.75	0.37	0.54
A ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Luz	18.2	<0.001*	108.8	<0.001*
	Água	0.02	0.88	5.63	0.02*
	Interação	0.03	0.86	4.72	0.03*
gs ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Luz	0.97	0.03*	0.26	0.60
	Água	2.76	0.01*	0.22	0.64
	Interação	6.36	0.02*	0.86	0.54
Ci (ppm) ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	Luz	0.63	0.43	71.0	<0.001*
	Água	7.85	<0.01*	2.11	0.15
	Interação	9.96	<0.01*	0.14	0.70
E ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Luz	16.0	<0.001*	39.9	<0.001*
	Água	3.08	0.08	7.01	0.04*
	Interação	4.42	0.04*	6.33	0.01*
(A/ Ci)	Luz	7.19	0.01*	86.03	<0.001*
	Água	3.60	0.06	12.51	<0.01*
	Interação	4.89	0.03*	10.97	<0.01*

* Indica diferença significativa entre os tratamentos de luminosidade e inundação ($p < 0.05$).

Tabela 3: Altura (H), número de folhas (NF), comprimento da raiz (CR), área foliar (AF), massa seca das folhas (MSF) e índice de clorofila (Clor) em plantas de *E. involucrata* e *E. uniflora* submetidas a diferentes condições de luminosidade (sol = 1679 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; e sombra = 83,95 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e disponibilidade hídrica (C, controle; e IP, inundação parcial) por um período de 12 dias.

Parâmetros	<i>E. involucrata</i>				<i>E. uniflora</i>			
	Sol		Sombra		Sol		Sombra	
	C	IP	C	IP	C	IP	C	IP
H (cm)	15.49 ± 2.68 a	15.36 ± 2.83 a	15.5 ± 3.05 a	15.46 ± 3.37 a	14.03 ± 1.93 a	14.78 ± 2.74 a	14.01 ± 2.27 a	13.6 ± 1.62 a
NF	23.8 ± 7.22 a	20.9 ± 2.60 a	25.5 ± 10.31 a	25.7 ± 7.43 a	13.90 ± 3.87 ab	20.6 ± 9.89 b	11.50 ± 5.14 a	9.60 ± 2.98 a
CR (cm)	13.11 ± 0.61 b	15.56 ± 2.41 a	13.71 ± 0.96 ab	14.21 ± 1.86 ab	15.7 ± 1.82 a	16.99 ± 3.19 a	17.17 ± 3.44 a	15.37 ± 3.16 a
AF (cm²)	4.96 ± 0.99 a	5.33 ± 1.59 a	6.72 ± 2.47 a	5.41 ± 1.02 a	5.53 ± 1.48 ab	6.28 ± 1.62 ab	7.17 ± 1.33 b	5.29 ± 1.44 a
MF (g)	0.04 ± 0.008 ab	0.04 ± 0.01 b	0.03 ± 0.006 a	0.02 ± 0.01 a	0.032 ± 0.01 ab	0.037 ± 0.009 b	0.029 ± 0.004 ab	0.025 ± 0.008 a
Clorofila	46 ± 5.75 a	43.8 ± 6.57 a	43.53 ± 8.46 a	39.85 ± 8.73 a	34.05 ± 5.04 b	35.37 ± 8.65 b	45.42 ± 4.98 a	45.66 ± 5.50 a

Médias ± Desvio Padrão (n = 5). Letras diferentes indicam diferença entre os tratamentos ($p \leq 0.05$) para cada espécie. Médias seguidas pela mesma letra, nas linhas de cada parâmetro, para cada espécie, não diferem entre si pelo teste Tukey ($p \leq 0.05$).

Figura 1: Parâmetros morfológicos em *Eugenia involucrata* e *Eugenia uniflora* submetidas a condições de luminosidade (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial) por um período de 12 dias. As barras em linha vertical representam o desvio padrão. Letras diferentes indicam diferença entre os tratamentos.

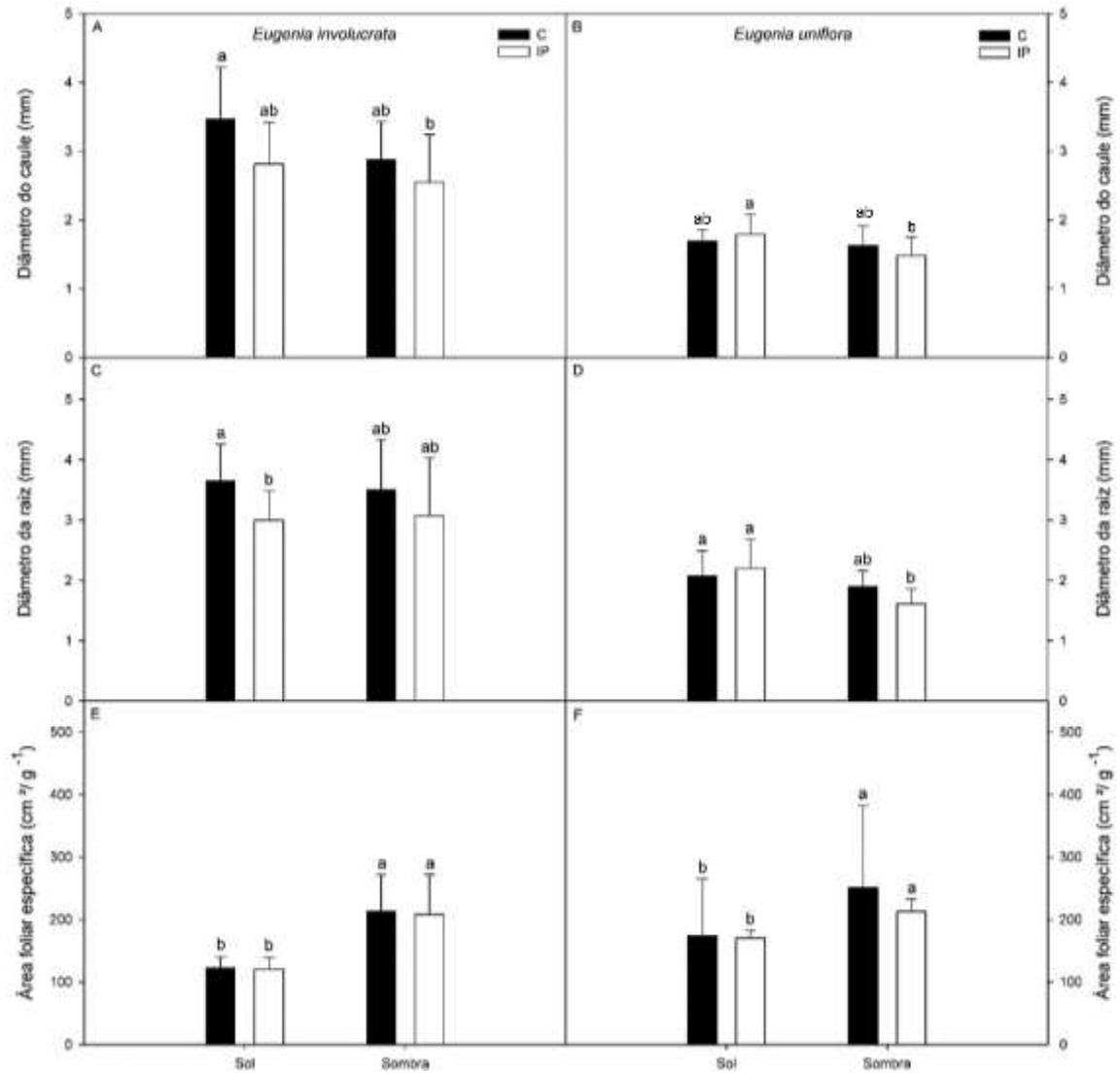


Figura 2: Parâmetros morfológicos em *Eugenia involucrata* e *Eugenia uniflora* submetidas a condições de luminosidade (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle e inundação parcial) por um período de 12 dias. As barras em linha vertical representam o desvio padrão. Letras diferentes indicam diferença entre os tratamentos.

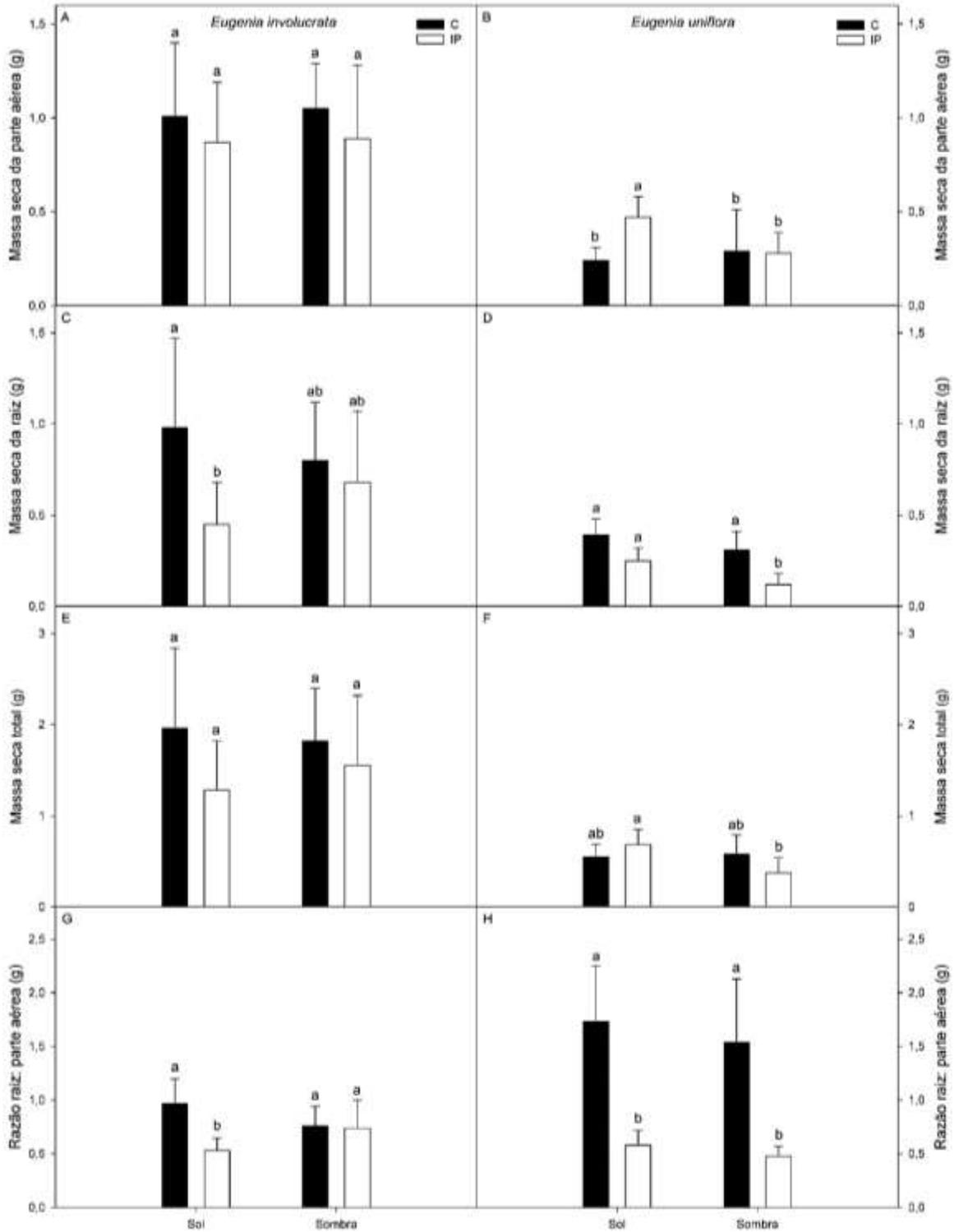


Figura 3: Parâmetros fisiológicos em *Eugenia involucrata* e *Eugenia uniflora* submetidas a condições de luminosidade (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle inunda o parcial) por um per odo de 12 dias. Os par metros apresentados s o a taxa fotossint tica (A), condut ncia estom tica (gs), concentra o inercelular de CO₂ (Ci) e a taxa transpirat ria (E). As barras em linha vertical representam o desvio padr o. Letras diferentes indicam diferen a entre os tratamentos.

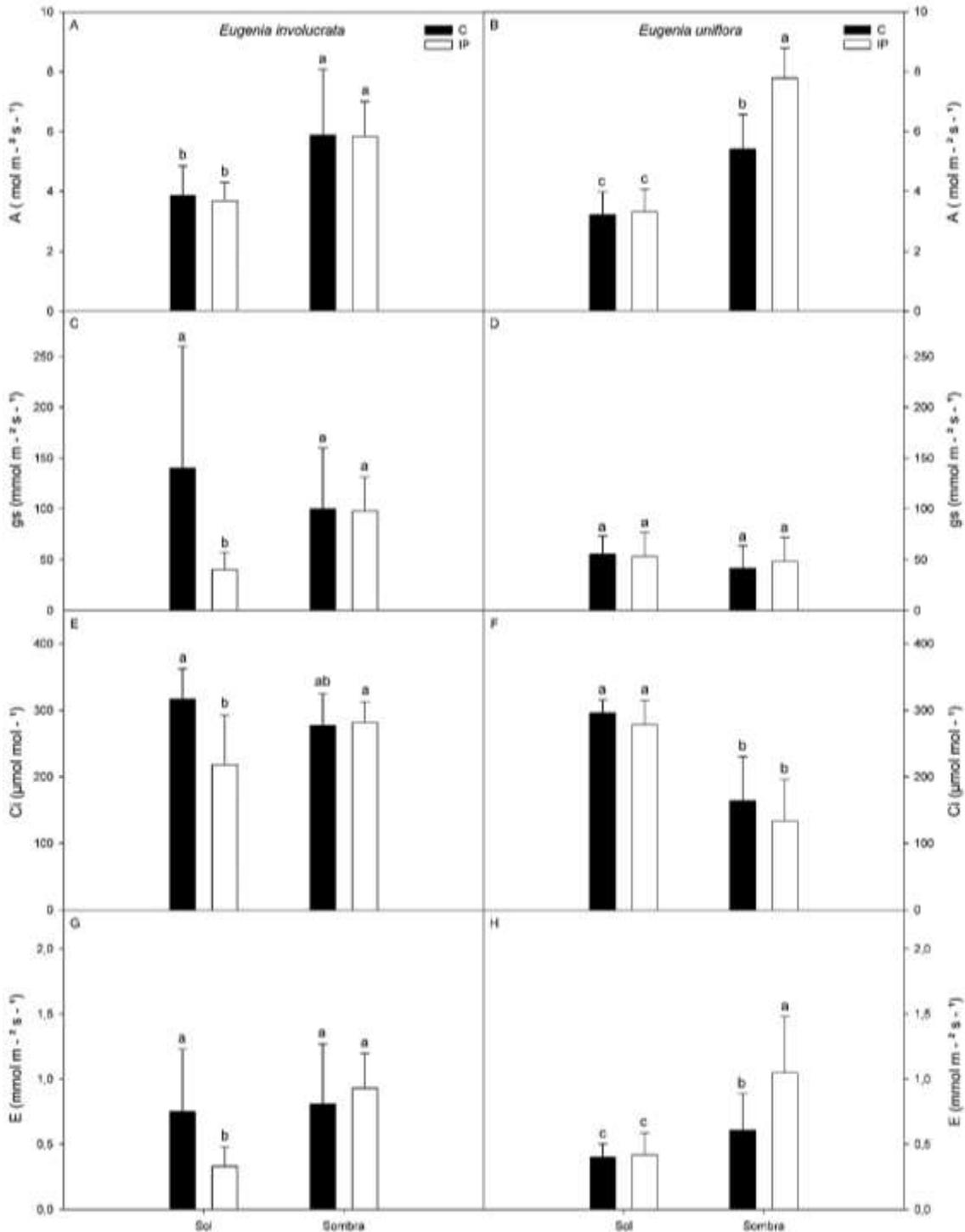
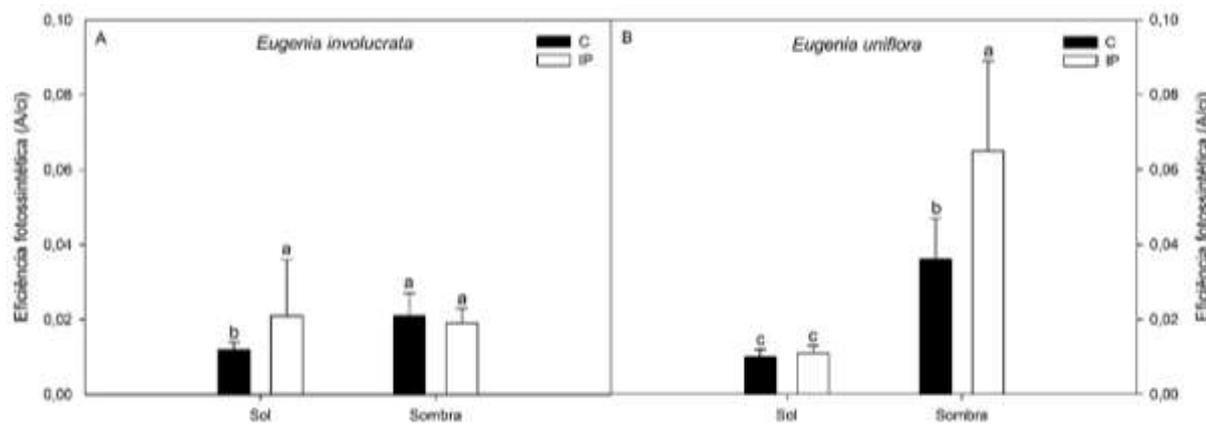


Figura 4: Eficiência fotossintética (razão A/C_i) de *Eugenia involucrata* e *Eugenia uniflora* submetidas a condições de luminosidade (sol e sombra) e disponibilidade hídrica (controle inunda o parcial) por um per odo de 12 dias. As barras em linha vertical representam o desvio padr o. Letras diferentes indicam diferen a entre os tratamentos.



DISCUSS O

Em plantas de *Eugenia involucrata*, a maior A foi observada nas plantas de sombra em ambos tratamentos, indicando que a inunda o n o pareceu acarretar limita es ao processo de fotoss ntese. Todavia, nas plantas sob inunda o e crescendo em condi es de sol observou-se uma redu o da g_s , acompanhada pela redu o de E e da C_i (CO_2). Apesar da menor condut ncia estom tica, n o foram observadas diferen as em A entre os grupos C e IP das plantas de sol. Isso indica a toler ncia da esp cie sob inunda o e alta luminosidade, apesar de sua ocorr ncia em  reas n o inundadas e de uma menor A quando comparadas com plantas em condi es de sombra. Al m disso, a A/C_i das plantas de sol e sob inunda o foi similar nas plantas crescendo em condi es de sombra, o que indica a toler ncia da esp cie a per odos de inunda es. Por outro lado, a redu o observada em A/C_i das plantas de sol em condi es de controle pode estar associada ao aumento da C_i e a limita es n o estom ticas da fotoss ntese nessas condi es, visto que A foi similar nas plantas em condi es de inunda o.

Esse mecanismo de regula o h drica observado nas plantas inundadas de *E. involucrata* crescendo em condi es de sol foi ainda acompanhado por ajustes morfol gicos. A redu o no n mero de folhas observada nas plantas de *E. involucrata* reflete numa estrat gia para amenizar os efeitos da inunda o do solo (Artusi et al. 2020). Por outro lado, o aumento no comprimento da raiz indica uma resposta de crescimento, a fim de maximizar a absor o de oxig nio no solo saturado de  gua. O aumento do

comprimento da raiz foi acompanhado pela redução no diâmetro e acúmulo de massa seca, refletindo em uma menor razão de alocação $R: PA$. Esses resultados destacam os efeitos mais acentuados da inundação sob alta luminosidade, e parecem estar associados com a menor capacidade de absorção água pelas raízes, refletindo na regulação hídrica (menor gs , E e aumento da taxa de abscisão foliar) e indicando mecanismos de alocação de crescimento.

Sob condições de sombra, os efeitos do alagamento foram menos acentuados tanto para as trocas gasosas como parâmetros de crescimento, sugerindo que em condições de baixa luminosidade, os efeitos da inundação e da baixa disponibilidade de oxigênio no sistema radicular são menos acentuados para a regulação hídrica das plantas e, conseqüentemente, refletem em uma maior capacidade fotossintética. Os efeitos menos acentuados da inundação nas plantas de sombra também refletiram nas características morfológicas, visto que não foram observadas diferenças nos padrões de crescimento. Esses resultados são semelhantes ao observado por Artusi et al. (2020) em plantas de *E. involucrata* submetidas a períodos de inundação.

Em *Eugenia uniflora* foram observados resultados semelhantes a *E. involucrata*, com uma menor A nas plantas de sol em relação as plantas de sombra, independente do tratamento hídrico. Todavia, sob condições de sol, uma menor A parece estar associada a limitações não estomáticas. A redução observada na fotossíntese foi acompanhada por um alto C_i e, adicionalmente não foram observadas diferenças em E em relação as plantas de sombra. Além disso, a redução observada em A/C_i nas plantas crescendo em condições de sol sugerem que a alta luminosidade pode causar uma redução da capacidade fotossintética, devido a efeitos de fotoinibição (Huang et al. 2015) ou pela redução da síntese e atividade da ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase oxigenase (Resurreccion et al. 2001, Lawlor 2002). Por outro lado, nas plantas expostas a sombra observou-se maiores valores de A , acompanhados por uma maior área foliar específica (AFE). Isso pode ser explicado pela capacidade de plantas com maior AFE serem capazes de alocar uma maior quantidade de nitrogênio foliar para a Rubisco, aumentando a sua capacidade fotossintética (Poorter & Bongers, 2006). Além disso, uma maior A/C_i foi observada nas plantas de sombra sob inundação, ressaltando que nessas condições luminosas, *E. uniflora* pode ser considerada tolerante a inundação.

Os efeitos menos acentuados da inundação de acordo com a intensidade luminosa também foram observados por Mielke & Schaffer (2010) para *E. uniflora*. Todavia, apesar da redução observada na capacidade fotossintética após 12 dias sob condições de

inundação e alta luminosidade, o crescimento e acúmulo de biomassa da parte aérea foram maiores nessas condições. As plantas de sol inundadas apresentaram maior acúmulo de massa seca da parte aérea, maior diâmetro, massa seca total e número de folhas. Essa estratégia de maximizar o crescimento da parte aérea em condições de alta luminosidade pode refletir em um aumento da capacidade de fixação de carbono e são consideradas características importantes atributos de tolerância a inundação (Kissmann et al. 2014). Além disso, efeitos clássicos da inundação como a abscisão foliar observados por Artusi et al. (2020) em plantas de *E. uniflora* submetidas aos 15 dias de inundação total não foram observados neste estudo.

As respostas morfofisiológicas observadas em *Eugenia uniflora*, espécie com ocorrência em áreas frequentemente inundadas e *Eugenia involucrata* que não apresenta associação com áreas inundadas, indicam que a luminosidade, mais do que a intensidade de inundações, parece desempenhar papel fundamental na distribuição e ocorrência das espécies em florestas ribeirinhas. Apesar da tolerância a períodos curtos de inundação (12 dias), característicos do clima subtropical (Budke et al. 2010b), as limitações observadas na capacidade fotossintética sob condições de sol nas plantas sujeitas a inundação destacaram diferentes estratégias fisiológicas. Enquanto para *E. involucrata* a combinação de alta luz e inundação acarreta uma menor capacidade de absorção de água pelas raízes refletindo na regulação das trocas gasosas e alocação de crescimento para raízes, para *E. uniflora*, os efeitos na fotossíntese parecem estar associados a fotoinibição. Todavia, as espécies não apresentaram redução no crescimento, estratégia observada em outras espécies para redução do metabolismo energético, o que permite concluir que ambas podem ser consideradas tolerantes a inundação, sobretudo em condições de sombra.

A compreensão dos atributos ecofisiológicos de *E. uniflora* e *E. involucrata* é extremamente relevante para utilização das mesmas em projetos de restauração florestal. Os resultados observados neste estudo destacam que *E. involucrata* deve ser utilizada com cautela na recuperação de áreas inundadas e abertas, visto que a menor capacidade hidráulica das raízes pode ser um fator crítico para seu estabelecimento. Por outro lado, a fotoinibição da fotossíntese observada em *E. uniflora*, parece ser menos crítica para o estabelecimento da espécie em áreas de florestas ribeirinhas, visto que a espécie parece ser bastante plástica a variações no ambiente luminoso.

CONCLUSÃO GERAL

Este estudo fornece informações sobre a utilização de *E. involucrata* e *E. uniflora* em projetos de restauração de ecossistemas ribeirinhos. Nossos resultados indicam que as inundações sob alta luminosidade são mais impactantes para *E. involucrata*, reduzindo a absorção de água pelas raízes, o que acarreta na regulação hídrica através do fechamento dos estômatos, reduzindo a taxa fotossintética. Já, a espécie *E. uniflora* quando exposta a combinação de inundação e alta luminosidade, apresenta fotoinibição da fotossíntese. Todavia, a espécie mantém o crescimento e acúmulo de biomassa da parte aérea, importantes atributos ecofisiológicos para maximizar o processo de fotossíntese e característicos de tolerância a inundação.

A compreensão das respostas de *E. involucrata* e *E. uniflora* aos efeitos simultâneos de inundação e luminosidade, permitem a indicação, com base em atributos ecofisiológicos, aumentando o êxito dos projetos de recuperação. Assim, conclui-se que, ambas espécies toleram os efeitos de inundação e alta luminosidade, a espécie *E. uniflora*, apesar dos efeitos pontuais da fotoinibição, pode ser utilizada em projetos de recuperação de florestas ribeirinhas. Por outro lado, *E. involucrata*, devido a regulação hídrica em resposta a redução da condutância hidráulica da raiz e a redução do crescimento radicular deve ser utilizada com cautela, visto que em ambientes com alta luminosidade sua capacidade de estabelecimento pode ser reduzida.

REFERÊNCIAS

- Artusi AC, Delevatti HA, Teixeira CS, Milesi SV, Kissmann C, Sausen TL (2020) Respostas morfológicas ao alagamento em espécies arbóreas de florestas ribeirinhas subtropicais brasileiras. *Iheringia* 75: 1–7.
- Bender B, Capellesso ES, Lottici ME, Sentkovski J, Mielniczki-Pereira AA, Rosa LMG, Sausen TL (2017) Growth responses and accumulation of soluble sugars in *Inga marginata* Wild. (Fabaceae) subjected to flooding under contrasting light conditions. *Braz. J. Biol* 1: 260–266.
- Binotto B, Antoniazzi AP, Neumann GM, Sausen TL, Budke JC (2016) Tolerância de plântulas de *Cedrela fissilis* VELL. diferentes amplitudes e intensidades de inundação. *Ci. Fl* 26: 1339–1348.
- Budke JC, Giehl ELH, Athayde EA, Eisinger SM, Záchia RA (2004) Florística e fitossociologia do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. *Acta Bot. Bras* 18: 581–589.
- Budke JC, Jarenkow JA, Oliveira-Filho AT (2008) Tree community features of two stands of riverine forest under different flooding regimes in Southern Brazil. *Flora* 203: 162–174.
- Budke JC, Jarenkow JA, Oliveira-Filho AT (2010a) Intermediary disturbance increases tree diversity in riverine forest of Southern Brazil. *Biodivers Conserv* 19: 2371–2387.
- Budke JC, Jarenkow JA, Oliveira-Filho AT (2010b) Florestas ribeirinhas e inundações: de contínuos espaciais a gradientes temporais. In: Santos JE, Zanin EM, Moschini LE (eds) *Faces da Polissemia da Paisagem: Ecologia, Planejamento e Percepção*. Rima Editora, São Carlos, pp 201–218.
- Budke JC, Alberti MS, Zanardi C, Baratto C, Zanin EM (2010c) Bamboo dieback and tree regeneration responses in a subtropical forest of South America. *Forest Ecol. Manage* 260: 1345–1349.
- Fennessy MS, Cronk JK (1997) The effectiveness and restoration potential of riparian ecotones for the management of nonpoint source pollution, particularly nitrate, *Rev. Environ. Sci. Technol*, 27: 285–317.
- Ferreira T, Rasband WS (2012) *ImageJ 1.46r user guide*. U. S. National Institutes of Health, Maryland: Bethesda, 2012.
- Gattringer JP, Donath PW, Eckstein RL, Ludewig K, Otte A, Harvolk-Schöning S (2017) Flooding tolerance of four floodplain meadow species depends on age. *Plos One* 12:1–15.
- Giehl ELH, Jarenkow JA (2008) Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. *Acta Bot. Bras* 22: 741–753.
- Huang W, Zhang SB, Zhang JL, Hu H (2015) Photoinhibition of photosystem I under high light in the shade-established tropical tree species *Psychotria rubra*. *Front Plant Sci* 6: 1–10.
- Kissmann C, Veiga EB, Eichemberg MT, Habermann G (2014) Morphological effects of flooding on *Styrax pohlii* and the dynamics of physiological responses during flooding and post-flooding conditions. *Aquat Bot* 119: 7–14.
- Lawlor DW (2002) Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Ann Bot* 89: 871–875.
- Maurenza D, Marengo RM, Parolin P, Piedade MTF (2012) Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. *Aquat Bot* 96: 7–13.
- Mielke M, Schaffer B (2010) Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. *Environ Exp Bot* 68: 113–121.

- Milanesi LS, Leite SLC (2014) Fitossociologia de espécies arbóreas em dique marginal de floresta ribeirinha no Rio Grande do Sul, Brasil, e comparação com ambientes aluviais e não aluviais. *R. Bras. Bioci* 12: 72–80.
- Naiman RJ, Décamps H (1997) The Ecology of Interfaces: Riparian Zones. *Annu Rev Ecol Syst* 28: 621–658.
- Naiman RJ, Décamps H, McClain ME (ed) (2006) *Riparia Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier Academic Press, London.
- Oliveira RS, Costa FRC, Baalen V, DE Jonge A, Bittencourt PR, Almanza Y, Barros FV, Cordoba EC, Fagundes MV, Garcia S, Guimaraes ZTM, Hertel M, Schiatti J, Rodrigues-Souza J, Poorter L (2019) Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytol* 221: 1457–1465.
- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733–1743.
- Resurreccion AP, Makino A, Bennett J, Mae T (2001) Effects of sulfur nutrition on the growth and photosynthesis of rice *Soil. Sci Plant Nutr* 47: 611–620.
- Samojeden CG, Artusi AC, Delevatti HAA, Milesi SV, Cansian RL, Kissmann C, Sausen TL (2018) Light environment influences the flood tolerance in *Cordia americana* (L.) Gottschling & J.S.Mill. *An Acad Bras Cienc* 90: 2945–2953.
- Saraiva DD (2011) Composição e estrutura de uma floresta ribeirinha no Sul do Brasil. *Revista Biotemas* 24: 49–58.
- Schiatti J, Emilio T, Rennó CD, Drucker DP, Costa FRC, Nogueira A, Baccaro FB, Figueireido F, Castilho CV, Kinupp V, Guillaumet JL, Garcia ARM, Lima AP, Magnusson WE (2014) Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology and Diversity* 7: 241–253.
- R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Tabacchi E, Correll DL, Hauer R, Pinay G, Tabacchi AMP, Wissmar RC (1998) Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biol* 40: 497–516.
- Tockner K, Stanford JA (2002) Review of: Riverine Flood Plains: Present State and Future Trends. *Environmental Cons* 29: 308–330.

Agradecimentos: Agradecemos a FAPERGS (Fundação de Amparo à pesquisa no estado do Rio Grande do Sul) e a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa de estudos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os ecossistemas ribeirinhos compõem uma enorme complexidade ecológica entre ambientes aquáticos e terrestres. Todavia, a expansão das atividades humanas, associadas à degradação destes ambientes, reforçam os impactos ambientais e a perda de biodiversidade e funções ecológicas dessas áreas. Nossa proposta, é que a classificação de espécies que possam tolerar as condições ambientais adversas desses ambientes (inundação e luminosidade) possa servir de base científica para um uso de quais espécies podem ser utilizadas para esse fim, otimizando o fator temporal e os recursos financeiros utilizados.

Alertamos que, as espécies desse estudo, devem ser utilizadas apenas em ambientes que elas sejam “nativas”, ou seja, ocorram de forma natural. Além disso, destacamos que, várias outras espécies devem ser estudadas, objetivando a ampliação do conhecimento ecofisiológico de espécies vegetais para projetos de recuperação de ecossistemas ribeirinhos.