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

MANUELA GONORING SOARES

# Plasticidade fenotípica de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. *ex* DC.) Mattos (Bignoniaceae) em resposta a radiação solar

VITÓRIA
2012

MANUELA GONORING SOARES

# Plasticidade fenotípica de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. *ex* DC.) Mattos (Bignoniaceae) em resposta a radiação solar

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito para obtenção do Grau de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Profª. DSc. Camilla Rozindo Dias Milanez

VITÓRIA

2012

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

---

S676p

Soares, Manuela Gonoring, 1986-
Plasticidade fenotípica de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. *Ex* DC.) Mattos (Bignoniaceae) em resposta a radiação solar / Manuela Gonoring Soares. – 2012.
91 f. : il.

Orientadora: Camilla Rozindo Dias Milanez.
Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.

1. Aclimatação (Plantas). 2. Plasticidade. 3. Anatomia vegetal. 4. Fisiologia vegetal. I. Milanez, Camilla Rozindo Dias. II. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57

---

*Aos meus pais, ao meu irmão, familiares e amigos, que tornaram possível a realização deste trabalho, dedico.*

# AGRADECIMENTOS

Agradecimentos perdem em generosidade quando são direcionados em citações individuais, pois, por motivos diversos, deixam de contemplar os participantes em sua totalidade. Contudo, sinto-me obrigada a mencionar importantes personagens que, em âmbitos distintos, acompanharam o projeto e contribuíram para a concretização de mais um sonho.

Devo agradecer inicialmente a Deus que desde o princípio esteve comigo caminhando firmemente, sem fraquejar um só instante. Fez-se força, luz e conforto nos momentos necessários.

Aos meus pais, pelo suporte em todas as horas, compreendendo minha ausência e exercendo função de ponte para que o objetivo fosse alcançado.

Ao meu irmão, pela disponibilidade e suporte em todas as horas.

Aos meus amigos, que a sua maneira, menos ou mais, estiveram presentes manifestando carinho e apoio nos momentos difíceis. Em especial: Anny, Juliana, Kauê, Luana, Lucyanna, Paula, Renata, Talita e Thaís.

Às companheiras de mestrado: Irany, Maisa, Tatiane e Raquel, pela ajuda mútua em todas as situações. Especialmente à Flávia, pela constante parceria em todo o andamento do trabalho.

À equipe do Laboratório de Anatomia Vegetal pelo apoio na condução dos experimentos, principalmente à Tatiane, pela prestatividade e dedicação.

Ao Ricardo e à Beth, pela competência e disponibilidade.

Agradeço imensamente à minha orientadora Camilla, por sua dedicação incomum, pelo constate incentivo e pela confiança.

Ao Prof. Dr. Geraldo Rogério pelos ensinamentos e por deixar seu laboratório de portas abertas para a realização dos experimentos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) pela bolsa de mestrado oferecida.

À Universidade Federal do Espírito Santo pela infra-estrutura para realização do trabalho.

*“Transportai um punhado de terra todos os dias e fareis uma montanha”.*

*Confúcio*

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Aspectos da morfologia de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* após 90 dias de tratamento. A. Pleno sol. B. Sombreamento moderado. C. Sombreamento severo. D. Detalhe da folha em pleno sol evidenciando necrose e clorose foliar .....43

**Figura 2.** Secções transversais do limbo de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar após 90 dias de tratamento. A. Pleno sol. B. Sombreamento moderado. C. Sombreamento severo. (CT = cutícula; EP = epiderme; MP = mesofilo paravenal; PE = parênquima esponjoso; PP = parênquima paliçádico; seta = drusa). Barra = 20µm. .....56

**Figura 3.** Secções transversais do limbo de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar após 200 dias de tratamento. A. Pleno sol. B. Sombreamento moderado. C. Sombreamento severo. (CT = cutícula; EP = epiderme; MP = mesofilo paravenal; PE = parênquima esponjoso; PP = parênquima paliçádico; seta = drusa). Barra = 20µm. .....56

**Figura 4.** Secções transversais do caule de plantas jovens *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar após 200 dias de tratamento. A e D. Pleno sol. B. Sombreamento moderado. C e E. Sombreamento severo. (ED = elemento de vaso em diferenciação; FC = faixa cambial; FF = fibras do floema secundário em diferenciação; FS = floema secundário; FX = fibras do xilema secundário em diferenciação; PE = periderme; XS = xilema secundário). Barra = 100µm (A, B, C); 50µm (D, E). .....57

**Figura 5.** Secções transversais do caule de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas ao teste com reagente lugol para evidenciar grãos de amido. A . Pleno sol. Notar reação positiva nas células do parênquima axial e radial do xilema secundário B. Sombreamento severo. Reação negativa ao teste. Barra = 50µm. ..... 58

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Valores médios de características de crescimento de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 6). ..... 44

**Tabela 2.** Valores médios de características de crescimento de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras distintas minúsculas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos, pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% (n= 6). (Raiz:PA = razão raiz/parte aérea; AFE = área foliar específica; MFE = massa foliar específica; RAF = razão de área foliar; RMF = razão de massa foliar; RMC = razão de massa caulinar; RMR = razão de massa radicular)..... 45

**Tabela 3.** Teores de pigmentos fotossintetizantes de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 5). (Chl *a* = clorofila *a*; Chl *b* = clorofila *b*; Chl total = clorofila total; Chl*a*/Chl*b* = razão clorofila*a*/clorofila*b*; Carot = carotenóides; Chl/Carot = razão clorofila/carotenóides)..... 47

**Tabela 4.** Valores médios dos teores de carboidratos solúveis foliares de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 5). ..... 49

**Tabela 5.** Resposta em atividades de enzimas antioxidantes de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 5). (CAT = atividade da enzima catalase; APX = atividade da enzima peroxidase do ascorbato). ..... 51

**Tabela 6.** Valores médios de variáveis anatômicas das folhas de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 4). (CT = Cutícula; ED = Epiderme da face adaxial; PP = Parênquima paliçádico; MP = Mesofilo Paravenal; PE = Parênquima esponjoso; EB = Epiderme da face abaxial; LI = Limbo; FAb = Face abaxial; FAd = Face adaxial).54

**Tabela 7.** Valores médios de variáveis anatômicas do caule de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 4). (PR = periderme; FL= floema secundário; FC = faixa cambial; XI = Xilema secundário). .....55

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

**AFE -** Área foliar específica

**APX -** Peroxidase do ascorbato

**CAT -** Catalase

**Chl/Carot -** Razão clorofila total/carotenóides

**Chl*a* -** Clorofila *a*

**Chl*a*/Chl*b* -** Razão clorofila total/carotenóides

**Chl*b* -** Clorofila *b*

**Chl total** - Clorofila total

**CT -** Cutícula

**EB -** Epiderme da face abaxial

**ED -** Epiderme da face adaxial

**ERO -** Espécies reativas de oxigênio

**FAb -** Face abaxial

**FAd -** Face adaxial

**FC -** Faixa cambial

**FL -** Floema secundário

**IP -** Índice de Plasticidade

**LHC -** Complexos coletores de luz

**LI -** Limbo

**MFE -** Massa foliar específica

**PE -** Periderme

**RAF -** Razão de área foliar

**Raiz:PA -** Razão raiz/parte aérea

**RMC -** Razão de massa caulinar

**RMF -** Razão de massa foliar

**RMR -** Razão de massa radicular

**XI -** Xilema secundário

# RESUMO

A capacidade das plantas em apresentar respostas adaptativas funcionais em relação às condições ambientais é conhecida como plasticidade, podendo ser expressa pelo processo de aclimatação. No ambiente florestal, a luz é um dos fatores principais no estabelecimento e distribuição de espécies vegetais. Neste contexto, espécies mais plásticas apresentam maiores taxas de sobrevivência em relação à variação da disponibilidade luminosa. Os ajustes podem ser fisiológicos, morfológicos e anatômicos e variam de acordo com o nível de exposição à radiação e as características de plasticidade do indivíduo. Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo avaliar a plasticidade de plantas jovens de *Handranthus chrysotrichus* em resposta a diferentes intensidades luminosas. Para tanto, as plantas foram submetidas a três tratamentos: pleno sol (100% de radiação), sombreamento moderado (50% de radiação solar) e sombreamento severo (5% de radiação solar). A plasticidade foi avaliada por meio da análise de modificações de características aos níveis fisiológicos, morfológicos e anatômicos. Foram realizadas análises de crescimento, teor de pigmentos fotossintetizantes, teor de carboidratos solúveis foliares, atividade de enzimas antioxidantes (catalase e peroxidase do ascorbato), anatomia foliar (espessura da cutícula, da epiderme, parênquima paliçádico, mesofilo paravenal, parênquima esponjoso e densidade estomática) e caulinar (espessura da periderme, floema secundário, faixa cambial, xilema secundário e diâmetro, comprimento e densidade dos vasos), testes histoquímicos e índice de plasticidade (IP), após 90 e 200 dias de tratamento. Para as folhas, foram realizadas avaliações em folhas pré-existentes à submissão aos tratamentos e em folhas novas emitidas. As plantas apresentaram respostas comumente encontradas em espécies adaptadas ao sol e à sombra. O crescimento foi estimulado em resposta à alta irradiância, pelo maior acúmulo de massa seca e carboidratos solúveis foliares. O teor de pigmentos fotossintetizantes foi superior nas plantas sob sombreamento severo. A atividade da enzima catalase foi inferior nas plantas submetidas ao pleno sol e a enzima peroxidase do ascorbato não apresentou variação entre os tratamentos ao final do experimento. Em relação à anatomia foliar, houve variações na espessura da cutícula, dos tecidos foliares e na densidade estomática. O caule apresentou variações quanto à espessura dos tecidos avaliados, diâmetro e densidade dos vasos. As variáveis anatômicas analisadas

mostraram valores superiores nas plantas em pleno sol e sombreamento moderado. Em relação aos testes histoquímicos, foram encontradas diferenças na deposição de grãos de amido em tecidos caulinares, maior em pleno sol. A análise do IP demonstrou que os ajustes após 90 dias de tratamento foram predominantemente fisiológicos, sendo o teor de pigmentos fotossintetizantes e a massa seca total, as características mais plásticas. Entretanto, ao final de 200 dias de tratamento, os ajustes foram predominantemente morfológicos (massa foliar específica, área foliar específica, razão de área foliar, bem como a produção de massa seca total), anatômicos foliares (espessura do parênquima esponjoso, densidade estomática) e anatômicos caulinares (espessura da faixa cambial). Os resultados obtidos indicam que plantas jovens de *H. chrysotrichus* apresentam grande plasticidade frente à variação da disponibilidade de luz, o que torna essa espécie recomendada para projetos de reflorestamento e recuperação de áreas degradadas.

**Palavras-chave:** aclimatação, anatomia, caule, fisiologia, folha, ipê-amarelo, morfologia

## ABSTRACT

The ability of plants to show functional adaptive responses in relation to environmental conditions is known as plasticity and can be expressed by the acclimation process. In the forest environment, light is a major factor in the establishment and distribution of plant species. In this context, more plastic species have higher survival rates in relation to the variation of light availability. Adjustments can be physiological, morphological and anatomical and vary with the level of radiation exposure and the characteristics of plasticity of the individual. Thus, this study aimed to evaluate the plasticity of young plants of *Handranthus chrysotrichus* in response to different light intensities. For this purpose, plants were subjected to three treatments: full sun (100% of solar radiation), moderate shade (50% of solar radiation) and severe shading (5% of solar radiation). The plasticity was evaluated by analyzing changes in physiological characteristics levels, morphological and anatomical. Analyses of growth, photosynthetic pigments content, leaf soluble carbohydrates, antioxidant enzymes (catalase and ascorbate peroxidase), leaf anatomy (thick cuticle, epidermis, palisade parenchyma, paravenal mesophyll, spongy mesophyll and stomatal density) and stem anatomy (thickness of the periderm, secondary phloem, vascular cambium, secondary xylem, diameter, length and density of vessels), histochemical tests and plasticity index (PI) after 90 and 200 days of treatment. For leaves, were evaluated leaves pre-existing to the treatments and new leaves that emerged. Plants show responses commonly found in species adapted to sun and shade. Growth was stimulated in response to high irradiance by the greater accumulation of dry weight and leaf soluble carbohydrates. The content of photosynthetic pigments was higher in plants under severe shading. The catalase activity was lower in plants grown under full sun and the enzyme ascorbate peroxidase did not vary between treatments at the end of the experiment. In relation to leaf anatomy, there were variations in the thickness of the cuticle, of measured leaves tissues and stomatal density. The stem showed variation in the measured tissue thickness, diameter and density of vessels. The anatomic variables analyzed showed higher values in plants in full sun and moderate shade. Regarding the histochemical tests, differences were found in the deposition of starch grains in stem tissues, most in full sun. The analysis of IP demonstrated that the adjustments after 90 days of treatment were predominantly physiological. The content of

photosynthetic pigments and the total dry mass were the most plastic characteristics. However, after 200 days of treatment, the settings were predominantly morphological (specific leaf mass, specific leaf area, leaf area ratio, as well as the production of total dry mass), leaf anatomical (thickness of the spongy parenchyma, stomatal density) and anatomical stem (thickness range of vascular cambia). The results indicate that young plants of *H. chrysotrichus* exhibit great plasticity to the variation of light availability, which makes this recommended species for reforestation and reclamation.

**Key words:** acclimation, anatomy, stem, physiology, leaf, ipê-amarelo, morphology

# SUMÁRIO

**1 INTRODUÇÃO ..... 18**
**2 OBJETIVOS ..... 20**
2.1 Objetivo geral ..... 20
2.2 Objetivos específicos..... 20
**3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA ..... 21**
3.1 Respostas das plantas a diferentes condições de radiação solar ..... 21
3.1.1 Crescimento e morfologia ..... 21
3.1.2 Pigmentos fotossintetizantes..... 22
3.1.3 Carboidratos solúveis foliares ..... 24
3.1.4 Enzimas antioxidantes ..... 26
3.1.5 Respostas anatômicas foliares e caulinares..... 28
3.2 Considerações sobre *Handroanthus chrysotrichus* ..... 32
**4 MATERIAL E MÉTODOS ..... 33**
4.1 Material Vegetal ..... 33
4.2 Condições de experimentação ..... 33
4.3 Análises de crescimento ..... 34
4.4 Determinação do teor de pigmentos fotossintetizantes ..... 34
4.5 Determinação do teor de carboidratos solúveis foliares ..... 35
4.5.1 Obtenção do extrato..... 35
4.5.2 Determinação do teor de glicose ..... 36
4.5.3 Determinação do teor de frutose ..... 36
4.5.4 Determinação do teor de sacarose ..... 37
4.5.5 Determinação do teor de açúcares totais ..... 37
4.6 Determinação da atividade de enzimas antioxidantes: catalase e peroxidase do ascorbato ..... 37
4.6.1 Obtenção do extrato bruto enzimático ..... 38
4.6.2 Determinação da atividade da catalase ..... 38
4.6.3 Determinação da atividade da peroxidase do ascorbato ..... 38
4.6.4 Determinação de proteínas totais ..... 39
4.7 Caracterização da anatomia foliar, caulinar e testes histoquímicos ..... 39
4.8 Índice de Plasticidade ..... 40
4.9 Delineamento experimental e análise estatística ..... 40

**5 RESULTADOS ..... 41**
5.1 Análises de crescimento ..... 41
5.2 Teores de pigmentos fotossintetizantes ..... 46
5.3 Teores de carboidratos solúveis foliares ..... 48
5.4 Atividade de enzimas antioxidantes .....50
5.5 Anatomia foliar e caulinar ..... 52
5.6 Índice de Plasticidade ..... 59
**6 DISCUSSÃO .....62**
6.1 Análises de crescimento ..... 62
6.2 Teores de pigmentos fotossintetizantes ..... 64
6.3 Teores de carboidratos solúveis foliares ..... 65
6.4 Atividade de enzimas antioxidantes.....66
6.5 Anatomia foliar e caulinar ..... 67
6.6 Índice de Plasticidade ..... 73
**7 CONCLUSÕES.....75**
**8 REFERÊNCIAS ..... 76**

# 1 INTRODUÇÃO

A luz é um dos fatores físicos mais limitantes no estabelecimento e crescimento de espécies arbóreas em florestas tropicais (Tognetti et al., 1994; Lee et al., 1997; Smith e Whitelam, 1997; Lambers et al., 2008). Assim, a distribuição das plantas está relacionada à sua capacidade de sobreviver em diferentes níveis de radiação solar (Givinish, 1988; Osunkoya et al., 1994).

A capacidade das plantas de apresentar respostas adaptativas funcionais em relação às condições ambientais através da flexibilidade de fenótipos é conhecida plasticidade fenotípica (Sultan, 2003; Valladares et al., 2006) e refere-se à amplitude de respostas possíveis dentro de um mesmo genótipo, podendo ser expressa pelo processo de aclimatação (Chambel et al., 2005). Os ajustes fenotípicos para a aclimatação das plantas em diferentes condições de luminosidade atuam, principalmente, na regulação da fotossíntese dentro dos limites genéticos específicos, de forma a manter um balanço positivo de carbono (Kitajima, 1994; Krause et al., 2001). Esses ajustes podem ser fisiológicos, morfológicos e anatômicos e variam de acordo com o nível de radiação de exposição e as características de plasticidade do indivíduo (Givinish, 1988; Rôças et al., 1997; Kelly et al., 2009). Plantas jovens apresentam maiores níveis de plasticidade em relação às adultas, o que demonstra a importância da plasticidade no estabelecimento das espécies no ambiente (Valladares et al., 2005).

A folha é o órgão de maior exposição às variáveis ambientais (Fahn, 1986) e, por essa razão, modificações de suas características em vários níveis podem ser observadas (Castro et al., 2009). Folhas sujeitas a diferentes condições de radiação solar podem apresentar alterações na concentração dos pigmentos fotossintetizantes (Gonçalves et al., 2001; Lichtenthaler e Buschmann, 2001; Kitajima e Hogan, 2003; Rego e Possamai, 2006), no teor de carboidratos solúveis (Kramer e Kozlowski, 1979; Chapin III et al., 1990; Newell et al., 2002; Würth et al., 2005) e na atividade de enzimas antioxidantes (Mittler, 2002; Apel e Hirt, 2004; Scandalios, 2005). Aliado a isso, modificações da anatomia da folha (Kubinová, 1991; Ashton e Berlyn, 1992; Paiva et al., 2003; Craven et al., 2010; March e Clark, 2011; Silva et al., 2010) podem permitir a manutenção e proteção do processo fotossintético, mantendo-o em funcionamento mesmo em condições adversas.

A especialização das folhas em função da radiação solar pode resultar em folhas adaptadas a altos níveis de radiação solar (folhas de sol), e folhas adaptadas a condições de sombreamento (folhas de sombra), com características típicas a esses ambientes (Lambers et al., 2008; Castro et al., 2009; Menezes et al., 2009). Dessa forma, características de especialização do mesofilo podem ser importantes nos mecanismos de aclimatação (Ashton e Berlyn, 1992; Lee et al., 1997; Yamashita et al., 2000; Lima Jr et al., 2006; Craven et al., 2010; Sabbi et al., 2010; Kwak et al., 2011). As alterações de características em função do nível de luminosidade podem ser observadas em folhas pré-existentes, porém, a aclimatação, em geral é mais pronunciada nas folhas emitidas após a submissão à nova condição (Yamashita et al., 2000; Lambers et al., 2008).

Embora as respostas das plantas em função da disponibilidade luminosa sejam mais amplamente estudadas em folhas, o caule também pode apresentar variações em sua estrutura, especialmente do xilema secundário (Igboanugo, 1990; Schultz e Mattews, 1993; Arnold e Mauseth, 1999; Hoffman e Schwingruber, 2002; Caquet et al., 2009; Raimondo et al., 2009).

Em conjunto, as modificações das características fisiológicas e/ou anatômicas em plantas afetam a produção e partição de biomassa e, conseqüentemente, o seu crescimento (Maule et al., 1995; Lambers et al., 2008; Poorter et al., 2011). Assim, análises de crescimento, tais como altura, diâmetro do caule e massa seca dos órgãos vegetativos auxiliam na compreensão da capacidade de aclimatação de uma espécie.

*Handroanthus chrysotrichus* (Mart. *ex* DC.) Mattos (Bignoniaceae), popularmente conhecida como ipê-amarelo, é uma espécie arbórea, nativa da Mata Atlântica. Embora muito utilizada para recuperação de áreas degradadas e arborização de ruas (Lorenzi, 2008), não se conhece o potencial dessa espécie de aclimatar-se frente a diferentes intensidades luminosas. Dessa forma, a análise de aspectos fisiológicos, morfológicos e anatômicos de *H. chrysotrichus* poderá contribuir para a compreensão dos mecanismos de ajuste dessa espécie frente a diferentes intensidades de radiação solar.

# 2 OBJETIVOS

## 2.1 OBJETIVO GERAL

Avaliar a plasticidade de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichu*s (Mart. *Ex* DC) Mattos (Bignoniaceae) frente a diferentes intensidades de radiação solar, com base na análise de características fisiológicas, morfológicas e anatômicas.

## 2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1) Analisar características morfológicas relacionadas ao crescimento da espécie, tais como: altura, diâmetro do caule, massa seca, área foliar, número de folhas, razões: Raiz:PA, MFE, AFE, RAF, RMF, RMC e RMR;
2) Determinar os teores de pigmentos foliares (clorofilas *a* e *b* e pigmentos carotenóides);
3) Determinar o teor de carboidratos solúveis foliares;
4) Determinar a atividade de enzimas antioxidantes (Catalase e Peroxidase do ascorbato);
5) Caracterizar a anatomia foliar e caulinar;
6) Determinar a natureza química das substâncias armazenadas nos tecidos foliares e caulinares por meio de testes histoquímicos;
7) Calcular o Índice de Plasticidade (IP).

# 3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

## 3.1 RESPOSTAS DAS PLANTAS A DIFERENTES CONDIÇÕES DE RADIAÇÃO SOLAR

### 3.1.1 Crescimento e morfologia

O crescimento está diretamente relacionado ao incremento de massa seca e, dessa forma, condicionado à fotossíntese (Larcher, 2006). Segundo Poorter (2001), a luz é provavelmente o fator que mais afeta a produção de biomassa nas florestas tropicais e diversos trabalhos demonstram a influência de diferentes condições de luminosidade nos parâmetros de crescimento de arbóreas de clima tropical.

Poorter (2001), em estudo com espécies arbóreas tropicais verificaram que o crescimento em altura é positivamente relacionado ao ambiente luminoso e à área foliar, ou a combinação dos dois. Souza e Válio (2003), em um experimento com plantas jovens de quinze espécies arbóreas tropicais observaram que o crescimento, em geral, foi menor em condições de sombreamento, com plantas apresentando menores valores de altura e massa seca total em relação às plantas submetidas ao sol pleno. Resultados semelhantes foram verificados para outras espécies arbóreas tropicais (Popma e Bongers, 1988). Maiores taxas de crescimento foram verificadas em arbóreas sujeitas a níveis intermediários de irradiância por Poorter (1999).

Segundo Maule e outros (1995), a radiação solar pode afetar a produção e partição de biomassa para os órgãos da planta e alterar a morfologia e composição destes. A modificação no padrão de alocação de biomassa acontece no sentido de minimizar os efeitos de um fator limitante e buscar o “equilíbrio funcional”, por meio do incremento da captura do fator que limita o crescimento (Poorter et al., 2011). Poorter e Nagel (2000) demonstram que uma maior irradiância implica em maiores taxas fotossintéticas por unidade de área foliar, bem como maiores taxas de absorção de água e necessidade de nutrientes, o que desloca o incremento de massa seca para o sistema radicular. Com isso, em condições de radiação solar intensa, há um incremento na razão raiz:parte aérea (Poorter, 1999; Toledo-Aceves e Swaine, 2008; Fini et al., 2010; Kwak et al., 2011).

Kitajima (1994) em estudo com plantas jovens de quinze espécies arbóreas tropicais verificou que as plantas em condições de sombreamento exibiram um menor investimento em raízes (menor razão raiz:parte aérea), maior área foliar em relação à massa seca total (RAF) e maior área foliar em relação à massa seca das folhas (AFE). Segundo Poorter e outros (2009), as modificações nas razões entre a massa e a área foliares são ecologicamente adaptativas e espécies adaptadas à sombra incrementam a absorção luminosa através do investimento na produção de folhas, principalmente na expansão da superfície foliar (Poorter, 1999). O aumento da área foliar, bem como da AFE e RAF são respostas amplamente relatadas para plantas sob condições de sombreamento (Walters et al., 1993; Duz et al., 2004; Poorter e Nagel, 2000; Souza e Válio, 2003; Aleric e Kirkman, 2005; Lichtenthaler et al., 2007; Kelly et al., 2009; Fini et al., 2010) e adaptação à escassez luminosa é essencial para o estabelecimento e desenvolvimento de espécies na sombra (Osunkoya et al., 1994).

### 3.1.2 Pigmentos fotossintetizantes

Uma das respostas adaptativas apresentadas por folhas sujeitas a diferentes condições de luminosidade é a modificação da concentração dos pigmentos fotossintetizantes (Gonçalves et al., 2001; Lichtenthaler e Buschmann, 2001; Kitajima e Hogan, 2003; Rego e Possamai, 2006).

O aumento da concentração de clorofilas em função do sombreamento é uma resposta amplamente descrita na literatura. Gonçalves, Marenco e Vieira (2001), estudaram duas espécies tropicais sujeitas a diferentes condições de luz e verificaram maiores teores de clorofila (*a*, *b* e total) em folhas de sombra, comparadas às folhas de sol. Sob condições de altas irradiâncias a taxa de degradação das clorofilas é superior às taxas de síntese. Além disso, a clorofila *b* é particularmente importante em condições de sombreamento, uma vez que absorve a luz em maiores comprimento de onda (Taiz e Zeiger, 2008).

Rego e Possamai (2006), em estudo do efeito do sombreamento sobre o crescimento inicial de *Cariniana legalis* (Lecythidaceae) verificaram uma interação altamente positiva entre os teores de clorofila *a* e *b* e a luminosidade, sendo os maiores teores encontrados na condição de sombreamento intenso. A mesma

resposta pôde ser observada por Engel e Poggiani (1991) em plantas jovens de espécies florestais nativas. Martinazzo e outros (2007) verificaram em plantas jovens *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) maiores teores de clorofilas em condições de sombreamento moderado, com uma queda acentuada na concentração desses pigmentos nas plantas submetidas ao pleno sol. Os autores relacionam essa resposta de um aumento nos teores de clorofilas como um mecanismo compensatório à menor quantidade de luz.

A razão entre as clorofilas *a* e *b* é amplamente utilizada na avaliação da quantidade de luz absorvida pelos complexos coletores de luz (LHC) (Baoli et al., 2005) e, segundo Lichtenthaler e outros (1981) é um indicador de adaptação a diferentes condições de disponibilidade luminosa. Essa razão é normalmente superior em folhas em altas irradiâncias, conforme descrito por Lichtenthaler e outros (2007). Respostas semelhantes foram verificadas em outros trabalhos (Lichtenthaler e Buschmann, 2001; Kitajima e Hogan, 2003).

Plantas adaptadas à sombra, quando submetidas a um aumento brusco da radiação solar podem não ter capacidade de sobreviver a essa nova condição devido à sua susceptibilidade à fotoinibição (Powles, 1984; Kitao et al., 2000). Os processos de proteção são relacionados, principalmente, à dissipação do excesso de energia sob a forma de calor, como a atividade dos carotenóides (Demmig-Adams e Adams III, 1996).

A dissipação do excesso de energia absorvido pelas folhas é realizada por um grupo de carotenóides conhecido como xantofilas. A resposta é induzida pela acidificação do lúmem dos tilacóides, produzida pelo excesso de prótons decorrentes do excesso de radiação (Lambers et al., 2008). O processo de dissipação, ou ciclo das xantolfilas, envolve três carotenóides que se interconvertem em resposta à alta luminosidade. Inicialmente a violaxantina é convertida em zeaxantina, por intermédio da anteraxantina. Esses carotenóides estão presentes na membrana fotossintética e respondem de maneira rápida à mudança do nível de radiação (Taiz e Zeiger, 2008). A dissipação do calor pode ocorrer devido a alterações causadas pela ligação da zeaxantina aos complexos coletores de luz (Demmig-Adams e Adams III, 1992). A presença da atividade do ciclo das xantofilas também tem sido relacionada à diminuição de danos fotoxidativos, uma vez que a dissipação do excesso de energia diminui a produção de espécies reativas de

oxigênio, como o peróxido de hidrogênio e o radical superóxido (Demmig-Adams e Adams III, 1996; Lambers et al., 2008).

Vários trabalhos têm demonstrado o aumento na concentração de carotenóides em função da alta intensidade luminosa. Gonçalves, Marenco e Vieira (2001) verificaram em espécies tropicais um aumento da concentração de carotenóides, bem como uma diminuição da razão entre o teor de clorofila e carotenóides, em ambientes com alta incidência luminosa. Uma resposta semelhante foi encontrada em espécies arbóreas por Lichtenthaler e outros (2007) e Lichtenthaler e Buschmann (2001) e, segundo Hendry e Price (1993), a diminuição dessa razão pode ser considerada um indicativo de estresse.

### 3.1.3 Carboidratos solúveis foliares

Os carboidratos, além de produtos da fotossíntese, são importantes constituintes da massa seca e substrato para a respiração (Kozlowski, 1991; Legros et al., 2009), e seu metabolismo exerce um papel fundamental no estabelecimento das espécies (Souza et al., 2004).

Alguns trabalhos demonstram que as reservas de carbono nas plantas exibem modificações relacionadas à intensidade de radiação solar. Reyes e outros (1996) verificaram em *Chrysalidocarpus lutescens* (Palmae) um decréscimo na concentração de açúcares na folhas, caules e raízes após 3 meses de sombreamento intenso. Casagrande Junior e outros (1999) observaram que em caules de araçazeiro (*Psidium cattleyanum* Sabine) a concentração de carboidratos solúveis totais diminui à medida que aumenta o nível de sombreamento. Frank e outros (2001) testaram a habilidade de um híbrido de nogueira (*Juglans nigra x* regia) com folhas aclimatadas na sombra que foram expostas ao sol e vice-versa e verificaram um incremento no teor de carboidratos solúveis nas plantas expostas ao sol e um decréscimo nas plantas submetidas à sombra. Souza, De Paula e Figueiredo-Ribeiro (2004), em um estudo com a gramínea tropical *Rhynchelytrum repens* verificou um aumento da concentração de carboidratos solúveis e amido em plantas submetidas à radiação natural, em relação ao sombreamento.

Dessa forma, os trabalhos têm demonstrado uma diminuição no teor de carboidratos em função do sombreamento. Entretanto, Souza e outros (2010) não

encontraram alterações significativas para a concentração de carboidratos em função de diferentes intensidades luminosas para quatro espécies da floresta atlântica.

Mudanças no metabolismo dos carboidratos refletem aclimatação do processo respiratório e o aumento da capacidade do uso dos carboidratos aumenta quando a concentração destes é maior, e vice-versa (Lambers et al., 2008). Myers e Kitajima (2007), em um estudo com espécies florestais, demonstraram que o armazenamento de carbono pode aumentar a tolerância a estresses no sub-bosque das florestas, através do provimento de um maior tempo para aclimatação. Como um mecanismo de proteção, espécies tolerantes à sombra normalmente alocam mais carboidratos para o armazenamento em relação às espécies de sol (Piper et al., 2009) e a concentração de carboidratos nas folhas reflete um balanço entre a produção fotossintética e a alocação dos fotoassimilados na planta (Chapin III et al., 1990).

Os açúcares como glicose, frutose e sacarose são essenciais para o metabolismo das plantas, pois além de seu papel para a respiração, atuam na construção de outras moléculas. Estudos têm demonstrado o papel dos açúcares na sinalização de expressão gênica, a partir da sua interação com proteínas sensoras, com efeitos desde a germinação até o crescimento vegetativo e reprodução (Davies et al., 1996; Jang et al., 1997; Smeekes, 2000; Nishikawa et al., 2005). Segundo Koch (1996) os carboidratos podem atuar na supressão da expressão de genes relacionados à fotossíntese, uma vez que a sua alta concentração permite que o carbono e o nitrogênio sejam utilizados em outros processos. As plantas, em geral, são sensíveis a modificações ambientais e a expressão de genes regulados por carboidratos pode influenciar os processos de aclimatação, relacionados principalmente a mecanismos de alocação dos açúcares. Segundos Lambers, Chapim III e Pons (2008), a sacarose é carboidrato com maior facilidade de circulação entre os tecidos da planta, por ser menos susceptível à quebra enzimática devido às suas propriedades físicas. Sendo assim, torna-se indutor de sinal mais efetivo em relação à glicose e frutose (Kozlowski, 1991; Smeekens, 2000).

Nishikawa e outros (2005), em um estudo com *Brassica oleracea* L. var. *italica* (brócolis), demonstraram que os níveis de sacarose podem regular a expressão de genes relacionados ao metabolismo do ácido ascórbico, que tem um importante papel nos processos de defesa antioxidante. Uma vez que a maior via de

biossíntese do ácido ascórbico ocorre através da manose-1-P e L-galactose, a partir da glicose, quando presente, a sacarose pode ser quebrada em frutose e glicose, aumentando o substrato para a biossíntese do ácido ascórbico. Além disso, esses autores verificaram que o incremento da concentração do açúcar pode ser um dos fatores no controle da quebra das clorofilas. O rápido crescimento da espécie está, provavelmente, relacionado ao suporte de sacarose pelas folhas, que mantém a homeostase do metabolismo dos cloroplastos.

O incremento na concentração de carboidratos é, muitas vezes, relacionado ao ajuste osmótico, principalmente para diminuir o potencial hídrico celular e favorecer a absorção de água pela planta. Diversos estudos têm relacionado essa resposta ao estresse hídrico (Kakani et al., 2011; Ennajeh et al., 2009), estresse salino (Ashraf e Harris, 2004) e por congelamento (Lambers et al., 2008). Porém, pouco se sabe da influência da luminosidade na alocação dos carboidratos nas plantas.

### 3.1.4 Enzimas antioxidantes

Processos aeróbicos nas plantas como a respiração e a fotossíntese geram, inevitavelmente, espécies reativas de oxigênio (ERO) nas mitocôndrias, nos cloroplastos e nos peroxissomos (Apel e Hirt, 2004). Uma vez que essas ERO são produzidas normalmente pelo metabolismo celular, essas moléculas são eliminadas por componentes de defesa oxidativa (Alscher et al., 1997). O equilíbrio entre a produção e a eliminação dessas espécies pode ser alterado sob condições ambientais adversas, como o excesso de radiação solar (Inzé e Montagu, 1995; Knight e Knight, 2001; Apel e Hirt, 2004; Scandalios, 2005). Nessas condições, pode ocorrer um aumento da concentração de ERO e possíveis danos celulares, tais como: a peroxidação de lipídeos de membrana, oxidação de proteínas, inibição enzimática e danos ao DNA e RNA (Mittler, 2002).

O oxigênio é o principal aceptor biológico de elétrons e pode ser parcialmente reduzido em espécies intermediárias como osuperóxido ($O_2^-$), peróxido de hidrogênio ($H_2O_2$) e hidroxila ($OH^-$) (Scandalios, 2005). Para a eliminar as ERO e evitar danos celulares, os organismos aeróbicos possuem mecanismos enzimáticos e não-enzimáticos de defesa. Entre os mecanismos enzimáticos pode-se destacar o da catalase (CAT) e peroxidase do ascorbarto (APX), que atuam na eliminação do

peróxido de hidrogênio (Mittler et al., 2004; Scandalios, 2005). A ação de enzimas antioxidantes é essencial para evitar a toxicidade dessas moléculas e a modificação do balanço da atividade das enzimas, em detrimento de estresse, por exemplo, pode levar a mecanismos compensatórios. A supressão da atividade de uma enzima pode induzir a síntese de outra, com a mesma finalidade (Apel e Hirt, 2004).

A catalase (EC 1.11.1.6; CAT) é uma enzima tetramérica que contém um grupo heme e é encontrada em todos os organismos aeróbicos e é uma das mais ativas enzimas catalíticas produzidas na natureza. Localiza-se, principalmente nos peroxissomos. Pode atuar de duas maneiras na eliminação do peróxido de hidrogênio: 1) sob baixas concentrações de $H_2O_2$, oxida doadores de hidrogênio: $RH_2 + H_2O_2 \rightarrow R + 2H_2O$; 2) sob altas concentrações age tanto como doador, quanto aceptor de elétrons: $2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$ (Scandalios et al., 1997; Scandalios, 2005). É a única enzima que degrada o peróxido de hidrogênio sem a utilização de redutores celulares e sua atividade é incrementada linearmente à concentração do substrato (Scandalios, 2005).

Como os cloroplastos, mais especificamente os centros de reação dos fotossistemas I e II, são os maiores centros de geração de ERO, a peroxidase do ascorbato (APX) exerce um papel importante na eliminação do peróxido de hidrogênio. A APX (EC 1.11.1.11) é classificada como peroxidase classe I e pode ser encontrada tanto nos cloroplastos quanto no citosol (Asada, 2006). Essa enzima apresenta uma maior afinidade ao $H_2O_2$ em relação à CAT, porém, requer uma molécula redutante, o ascorbato (Noctor e Foyer, 1998). A atividade da enzima pode ser expressa através da seguinte reação: $H_2O_2$ + 2 AsA → 2 $H_2O$ + 2 MDA, onde AsA = ascorbato e MDA = malonodialdeído. O ascorbato pode ser regenerado através da MDA-redutase usando o NAD(P)H como equivalente redutor (Apel e Hirt, 2004; Asada, 2006).

Inúmeros trabalhos verificam a alteração da atividade de enzimas antioxidantes em função de diferentes intensidades de radiação solar. Burrit e Mackenzie (2003) demonstraram que plantas de *Begonia* X *erythrophylla* aclimatadas na sombra, quando expostas a um incremento repentino da radiação, apresentaram uma diminuição da atividade da CAT. Porém, com o passar dos dias, foi observado um aumento na atividade desta enzima que tornou-se superior em relação às plantas mantidas em condições de sombreamento. A atividade da APX, entretanto, se manteve superior nas plantas submetidas à alta irradiância. As folhas emitidas após

o incremento da radiação apresentaram os maiores níveis de atividade em relação às duas enzimas (Burrit e Mackenzie, 2003).

Guidi e outros (2008) verificaram uma maior atividade da CAT em folhas de *Ligustrum vulgare* submetidas a pleno sol em relação ao sombreamento. Verhoevem e outros (2005), em estudo da atividade enzimática de *Taxus* x *media* cv. Tauntonii não encontraram diferenças significativas para a atividade da APX em folhas submetidas a diferentes condições de radiação solar. Para estes autores, a enzima pode não ter um papel importante na fotoproteção da espécie nessas condições.

Favaretto e outros (2011), investigando as repostas de enzimas antioxidantes em espécies arbóreas da floresta tropical a condições de sol e sombra, verificaram um decréscimo da atividade da CAT no tratamento com maior irradiância, em relação ao tratamento mais sombreado. Os autores relacionaram a diminuição da atividade à sensibilidade da enzima a altas irradiâncias (fotoinativação). Neste trabalho, a atividade da APX não variou em função da luminosidade.

Yang e outros (2008) verificaram em plantas jovens de *P. asperata* (Pinaceae) que enzimas antioxidantes, como a APX, apresentaram menor atividade na sombra em condições de défict hídrico. Para os autores, o sombreamento pode minimizar o potencial de danos oxidativos de folhas sujeita ao estresse por falta d'água. Neste mesmo experimento, não foram encontradas diferenças significativas entre as diferentes condições de radiação solar para a atividade da catalase. Resultados semelhantes foram encontrados por Sofo e outros (2004) para a arbórea *Olea europaea*.

As plantas apresentam diversos mecanismos enzimáticos e não-enzimáticos de defesa antioxidantes (Yang et al., 2008), assim, as respostas em função das condições ambientais podem ser bastante variáveis e específicas.

### 3.1.5 Respostas anatômicas foliares e caulinares

O estudo da morfologia e anatomia vegetal pode fornecer informações valiosas a respeito da modificação nas características em função de variáveis ambientais, e é amplamente utilizado para estudos ecológicos e taxonômicos (Cutler et al., 2011). Grande parte dos estudos anatômicos, em função da radiação solar, detém-se à

analise do tecido foliar, contudo, estudos relacionados a outros tecidos e órgãos como caules e raízes, também são amplamente difundidos.

Uma vez que a fotossíntese está diretamente relacionada à quantidade de luz que chega até as folhas, a modificação do ambiente luminoso pode levar a alterações na estrutura foliar para garantir o sucesso do processo fotossintético (Givinish, 1988; Castro et al., 2009). A análise de características foliares tais como espessura de cutícula, espessura do tecido clorofiliano, densidade estomática e de tricomas tem sido utilizada para caracterizar o desempenho ecofisiológico de diversas espécies vegetais ao longo de um gradiente de recursos (Garnier et al., 2001; Wright et al., 2002; Roche et al., 2004).

Ashton e Barlyn (1992), ao estudar plantas jovens de espécies do gênero *Shorea* (Dipterocarpaceae) sob diferentes condições de radiação solar verificaram menores valores de espessura da cutícula, da epiderme adaxial e abaxial e do limbo no tratamento mais sombreado. Sabbi, Ângelo e Boeger (2010) observaram em folhas de indivíduos de *S. terebinthifolius* submetidos a dois ambientes de uma floresta em regeneração, maiores espessuras de cutícula, parênquima paliçádico e do limbo na população da área sujeita a maior irradiância. Resultados semelhantes foram encontrados para espécies arbóreas como *Cupania vernalis* (Sapindaceae) (Lima Jr et al., 2006) e *Andira legalis* (Leguminosae) (Pereira et al., 2009).

A especialização funcional dos diferentes tecidos foliares à luminosidade é responsável por inúmeras variações morfológicas, fisiológicas e anatômicas que podem ser encontradas nas folhas. As células epidérmicas, bem como seu revestimento hidrofóbico, a cutícula, representam uma superfície refletora que dificulta a perda de água e o aumento da temperatura foliar. Folhas aclimatadas a altas irradiâncias apresentam um incremento na espessura e espessamento das paredes do tecido epidérmico, assim como aumento da camada cuticular (Ashton e Berlyn, 1992; Fermino Junior et al., 2004; Rossato e Kolb, 2010; Sabbi et al., 2010; Chazdon e Kaufmann, 1993; Dickison, 2000; Castro et al., 2009).

Uma vez dentro da folha, os feixes de luz devem chegar às células do tecido clorofiliano, onde se encontram os cloroplastos. O formato das células característico do parênquima paliçádico permite a penetração mais profunda dos feixes de luz e sua distribuição uniforme para os cloroplastos. A canalização e a propagação da luz podem ocorrer através dos vacúolos e entre os espaços intercelulares (Vogelmann, 1993; Vogelmann e Martin, 1993). A luz que não é absorvida pelas células do

parênquima paliçádico passa para o parênquima esponjoso, onde será redistribuída (Vogelmann, 1993). A grande quantidade de espaço e o formato irregular das células deste tecido favorecem um fenômeno de distribuição chamado de “espalhamento da luz”, e aumentam a área de superfície celular para a difusão do $CO_2$ e de outros gases nas folhas (Mediavilla et al., 2001; Pearce et al., 2006; Castro et al., 2009; Fini et al., 2010).

Os ajustes fisiológicos observados na folhas expostas a altas intensidades luminosas podem ocorrer no sentido de minimizar os efeitos da fotoinibição que possivelmente pode causar danos as folhas pré-existentes, ao mesmo tempo que ocorre o investimento no desenvolvimento de folhas novas, adaptadas anatomicamente a essa nova condição (Yamashita et al., 2000).

Segundo Krause e outros (2004), poucos estudos demonstram a capacidade de adaptação de folhas maduras em função da radiação solar, mas estes indicam ser possível pelo menos uma aclimatação parcial. Jurik, Chabot e Chabot (1979) em um estudo com *Fragaria virginiana* (Rosaceae), verificaram que folhas de plantas transferidas da sombra para o pleno sol apresentaram maior capacidade fotossintética, mas a espessura da folha e dos tecidos não variou. Oguchi, Hikosaka e Hirose (2003) verificaram que a herbácea *Chenopodium album* apresentou um aumento significativo na espessura de folhas maduras em resposta a radiação solar, mas as folhas que emergiram posteriormente apresentaram um incremento superior. Os ajustes anatômicos e a capacidade fotossintética nem sempre se modificam paralelamente no processo de aclimatação, e as respostas variam entre as diferentes espécies (Sims e Pearcy, 1992; Chazdon e Kaufmann, 1993).

Muitas vezes as respostas verificadas em folhas submetidas a altas irradiâncias também são associadas à deficiência hídrica, comuns a ambientes xerofíticos. A mudança da localização, no tamanho e no número de estômatos, maior quantidade de massa seca em relação à área foliar e indumento denso são características comuns a esses ambientes (Turner, 1994; Witkowski e Lamont, 1991; Castro et al., 2009; Liakoura et al., 1997; Rossato e Kolb, 2010).

Apesar da maioria dos estudos serem focados na estrutura foliar, a anatomia do caule tem sido utilizada com eficiência para a compreensão dos fatores ambientais, como foco principal na variação da estrutura anatômica do lenho (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000, 2002; Dickson, 2000). Fatores como intensidade luminosa, seca, inundação, altitude, latitude, constituição do solo e poluição podem

alterar significativamente a estrutura anatômica do xilema secundário (Costa et al., 2009).

O crescimento do caule de uma espécie arbórea é influenciado por dois elementos principais: o fluxo de água e a sustentação da planta (Angyalossy et al., 2005). Segundo Poorter e outros (2010), o xilema é construído com o desenvolvimento de elementos de vaso que promovam o fluxo axial da água; do parênquima com células vivas que armazenam carboidratos e também promovem transporte radial de substâncias; e de fibras que promovam, principalmente, sustentação. O padrão de investimento nesses três tipos de tecido pode variar de acordo com a necessidade da planta.

As respostas de plantas jovens expostas a diferentes níveis de radiação resultam em alterações na morfologia do caule e anatomia, principalmente do tecido xilemático (Igboanugo, 1990). Como a principal função do tecido xilemático é a condução de água até as folhas, é necessário que o tecido apresente mecanismos que permitam a sua eficiência e ainda, que evitem o interrompimento do fluxo por embolia (Lindorf, 1994). Plantas em ambientes secos, muito ensolarados ou muito frios são propícias ao embolismo, o que está diretamente relacionado à disponibilidade hídrica (Calrquist, 1984; Caquet et al., 2009; Lima et al., 2009; Choat et al., 2011).

Estudos relacionados à anatomia do lenho em função da radiação solar mostram que as principais modificações ocorrem na densidade, diâmetro e comprimento de vasos, comprimento e espessura da parede das fibras e composição do parênquima axial (Igboanugo, 1990; Arnold e Mauseth, 1999; Hoffman e Schwingruber, 2002; Raimondo et al., 2009).

Bosio, Soffiatti e Boeger (2010) estudaram a variação na anatomia do lenho de *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) em três tipos distintos de vegetação e verificaram que no ambiente mais ensolarado e com o solo mais raso (com menor capacidade de retenção de água) os elementos de vaso e as fibras eram menores. Os ambientes mésicos, de florestas mais densas, apresentaram vasos maiores. Um estudo realizado com a cactácea C*. peruvianus* (Cactaceae) demonstrou que o sombreamento levou à redução da densidade dos vasos em relação ao ambiente com maior radiação solar, mas não houveram diferenças significativas para o diâmetro (Arnold e Mauseth, 1999). Caquet e outros (2009) verificaram maior área média de vasos, menor densidade de vasos em exemplares de *Fagus sylvatica*

(Fagaceae) crescendo em uma clareira, mas não foram encontradas diferenças significativas na condução hidráulica em relação a plantas em sub-bosque.

Uma vez que a variação das condições ambientais afeta a atividade fotossintética, o floema secundário, pode apresentar variações, visando manter o equilíbrio no padrão fonte-dreno (Lambers et al., 2008; Castro et al., 2009). Além disso, o tecido de revestimento do corpo secundário, a periderme, pode apresentar variações principalmente devido as suas características hidrofóbicas, que conferem a esse tecido isolamento térmico dos caules, além de evitar a perda de água (Mazzoni-Viveiros e Costa, 2009).

A influência da luminosidade sobre as características estruturais do floema e da periderme ainda é pouco conhecida. Até o momento não se verificou na literatura estudos que visem relacionar as modificações na anatomia desses tecidos com as condições de radiação solar em que as plantas estão sujeitas.

## 3.2 CONSIDERAÇÕES SOBRE *Handroanthus chrysotrichus*

*Handroanthus chrysotrichus* (Mart. *ex* DC.) Mattos, conhecida popularmente como ipê-amarelo, é encontrada em grande parte do litoral brasileiro, desde a Paraíba até o Rio Grande do Sul (Lohmann, 2010). Esta espécie pertence à família Bignoniaceae, sendo uma planta decídua, heliófita, com folhas compostas, coriáceas, ásperas e pubescente em ambas as faces; a altura varia de 4-10 m e tronco de 30-40 cm de diâmetro (Lorenzi, 2008).

Bignoniaceae é uma família predominantemente neotropical encontra-se distribuída por todo o Brasil, abrangendo 32 gêneros e 391 espécies (Lohmann, 2012). O gênero *Handroanthus* foi criado em estudo filogenético recente, o qual subdividiu *Tabebuia* em três: *Handroanthus, Tabebuia e Roseodendron* (Grose e Olmstead, 2007), sendo que os dois primeiros são encontrados na flora brasileira (Lohmann, 2012).

Estudos a respeito de *Handroanthus crysotrichus* restringem-se a finalidades taxonômicas (Souza e Oliveira, 2004; Silva et al., 2009), reprodutivas (Bittencourt Jr e Moraes, 2010) e para produção de mudas (Ferraz e Engel, 2011). Por apresentar crescimento rápido e ser freqüentemente encontrada em formações secundárias, pode ser importante em reflorestamentos mistos para a recuperação de áreas degradadas (Lorenzi, 2008).

# 4 MATERIAL E MÉTODOS

## 4.1 MATERIAL VEGETAL

Para a realização do experimento foram utilizadas plantas de *Handroanthus chrysotrichu*s (Mart. *Ex* DC) Mattos (Bignoniaceae). Mudas com aproximadamente 3 meses de idade, obtidas de sementes, foram fornecidas pelo Instituto Verde Brasil, localizado no município de Marechal Floriano – ES.

## 4.2 CONDIÇÕES DE EXPERIMENTAÇÃO

O experimento foi conduzido na Universidade Federal do Espírito Santo, Campus Universitário de Goiabeiras, município de Vitória, ES (20º18’52’’S e 40º19’06’’W). As plantas foram transplantadas para vasos plásticos de 8 litros sendo mantidas em estufa para aclimatação, em radiação fotossinteticamente ativa (RFA) média de 150 µmol $m^{-2}$ $s^{-1}$ (90% de sombreamento), por um período de 2 meses. O substrato utilizado foi uma mistura de terra preta, areia lavada e argila em uma proporção de 1:1:1.

Após o período de aclimatação, as plantas foram submetidas a diferentes condições de radiação, divididas em três tratamentos: 100% (pleno sol), 50% (sombreamento moderado) e 5% (sombreamento severo) de radiação solar, sendo os dois últimos realizados em sombrite e no interior da estufa, respectivamente. Para evitar o aquecimento e perda excessiva de água, os vasos em pleno sol foram envolvidos em papel alumínio e os vasos receberam uma camada de vermiculita sobre o solo. As plantas foram regadas regularmente.

A RFA dos três tratamentos foi determinada em três períodos de um dia ensolarado (9h, 12h e 15h) por meio de espectroradiômetro da Sky Instruments Ltda. Os valores médios obtidos para cada tratamento foram os seguintes: pleno sol = 1420 µmol $m^{-2}$ $s^{-1}$; sombreamento moderado = 720 µmol $m^{-2}$ $s^{-1}$; sombreamento severo = 70 µmol $m^{-2}$ $s^{-1}$.

As análises fisiológicas, morfológicas e anatômicas foram realizadas aos 90 dias e 200 dias após a submissão aos tratamentos, sendo que para as folhas, na

primeira avaliação foram utilizadas folhas maduras (pré-existentes) e na segunda, folhas novas, emitidas e totalmente expandidas. As folhas são compostas, pentafolioladas e as análises foram realizadas no folíolo central.

## 4.3 ANÁLISES DE CRESCIMENTO

Os exemplares de *H. chrysotrichus* foram acompanhados semanalmente para verificação de sintomas morfológicos decorrentes da submissão aos tratamentos. Foram avaliados surgimento de áreas necróticas, clorose, senescência das folhas e sobrevivência dos indivíduos.

Aos 90 e 200 dias foram realizadas as seguintes medidas: altura (da base do caule até a gema apical), diâmetro do caule (1 cm acima da região de inserção das primeiras raízes), número de folhas, área foliar total, massas fresca e seca de todos os órgãos vegetativos. Para a medição da altura foi utilizado uma trena e para o diâmetro, um paquímetro. Para a medição da área foliar total, foi utilizado um scanner de geração de imagens (Area Meter, LI-COR 3100, Nebrasca, EUA). A massa seca foi obtida após secagem das amostras em estufa a 40°C por 7 dias, até que peso o constante fosse alcançado.

A partir desses dados foram calculados: área foliar unitária (AFU) = área foliar total/nº de folhas; razão de área foliar (RAF=AF/MST), razão raiz:parte aérea (R:PA), massa foliar específica (MFE=MF/AF), área foliar específica (AFE= área foliar/MF); razão de massa foliar (RMF=MF/MST), razão de massa caulinar (RMC=MC/MST) e razão de massa radicular (RMR=MR/MST). De acordo com Hunt (1982): MF=massa seca foliar, MC=massa seca caulinar, MR=massa seca radicular, AF=área foliar; MST=massa seca total; RMF= razão de massa foliar; RMC=razão de massa caulinar; RMR=razão de massa radicular.

## 4.4 DETERMINAÇÃO DO TEOR DE PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

O teor de pigmentos fotossintetizantes foi determinado após extração com acetona 80%, de acordo com a metodologia de Arnon (1949). Foram coletadas folhas totalmente expandidas, do 3º nó, colocadas em gelo e levadas imediatamente ao Laboratório de Fisiologia Vegetal. Foram pesados 0,1g de massa fresca de uma

folha por indivíduo e o material foi macerado com 0,3 ml de acetona 80% gelada, em câmara escura. O extrato macerado foi filtrado para um balão volumétrico de 25 ml, no qual o volume foi completado com acetona. A leitura espectrofotométrica foi realizada nas absorbâncias 480, 645 e 663 nm.

As determinações dos teores de clorofila e carotenóides foram realizadas por meio da aplicação das equações de Hendry e Price (1993):

**Clorofila *a* =** $((12{,}7.A_{663} - 2{,}69.A_{645})/(1000.MF)).V$

**Clorofila *b* =** $((22{,}9.A_{645} - 4{,}68.A_{663})/(1000.MF)).V$

**Clorofila total =** $((8{,}02.A_{663} + 20{,}2.A_{645})/(1000.MF)).V$

**Carotenóides =** $((A_{480} + 0{,}114.A_{663} – 0{,}638.\ A_{645}).V.PM)/1000$

Onde: $A_{480}$ = absorbância a 480 nm; $A_{645}$ = absorbância a 645 nm; $A_{663}$ = absorbância a 663 nm; MF = massa fresca da amostra (g); V = volume da amostra (mL); PM = peso molecular médio dos carotenóides (545 g/mol);

## 4.5 DETERMINAÇÃO DO TEOR DE CARBOIDRATOS SOLÚVEIS FOLIARES

### 4.5.1 Obtenção do extrato

A metodologia de extração dos carboidratos solúveis foliares (glicose, frutose, sacarose e açúcares totais) foi realizada de acordo com o protocolo de Carvalho, Pinto e Figueiredo-Ribeiro (1998). Foram coletadas folhas totalmente expandidas, do 3º nó, das quais foram pesadas 1,0 g de massa fresca, por repetição. O material foi transferido para recipientes com etanol 80%, em um volume final de 10 ml e levados para fervura em placa aquecedora, por 3 minutos. As amostras foram maceradas e o extrato foi submetido a banho-maria a 80ºC por 15 minutos. Em seguida, procedeu-se a centrifugação a 4500g, por 15 minutos, a temperatura ambiente. O sobrenadante foi retirado e ao *pellet* foram adicionados 10 ml de etanol. a amostra foi novamente levada ao banho-maria e centrifugação, sendo o sobrenadante recolhido. O processo foi repetido por três vezes.

Depois disso, a amostra homogeneizada foi adicionada a um balão volumétrico conectado a um evaporador rotatório (QUIMIS®, Q344B1), a aproximadamente 30 rpm e 40ºC, para concentração das amostra. Após o término

do procedimento, foi acrescentada água deionizada em cada amostra, para obtenção de um volume final de 10 ml.

### 4.5.2 Determinação do teor de glicose

O teor de glicose nas folhas foi quantificado por meio da utilização de um kit de glicose enzimática líquida (Doles) e foram seguidas as recomendações do fabricante para a dosagem. Tubos de ensaio foram identificados como branco, padrão (com tréplicas) e para as amostras. Em todos foi acrescentado 2 μl do reagente de cor. Aos tubos padrão, foram adicionados 20 μl de solução padrão (solução aquosa contendo 100mg/dL de glicose). Aos demais tubos, foram adicionados 20 μl de amostra, por repetição. Todos os tubos foram agitados e incubados por 5 minutos à 37°C. As leituras foram realizadas em espectrofotômetro (FEMTO, 700 plus) a 510 nm.

Para o cálculo da concentração de glicose nas amostras, inicialmente foi determinado um fator (F), calculado através da seguinte fórmula: F = 100/ (média da absorbância dos tubos padrão). Em seguida, o fator é multiplicado pela absorbância obtida na leitura de cada amostra e o teor de glicose é dado em mg/dL. Para o cálculo da quantidade de glicose existente em cada amostra de 10 mL, o valor foi dividido por 10.

### 4.5.3 Determinação do teor de frutose

O teor de frutose presente nas amostras foi estimado por meio da reação de antrona, modificada para cetoses (Jeremyn, 1956). Em tubos de ensaio foram acrescentados 450 μl de água deionizada, 50 μl de amostra e 2,5 mL de solução de antrona a 0,2% em ácido sulfúrico concentrado. Para o tubo branco, foram acrescentados 500 μl de água deionizada e 2,5 ml da solução de antrona. Para todos os tubos com amostra foram feitas duplicatas, por repetição. Os tubos foram mantidos em banho-maria a 37° C por 45 minutos. A leitura das absorbâncias foi realizada em espectrofotômetro (FEMTO, 700 plus) a 620 nm. A quantificação de frutose foi realizada através da aplicação da fórmula obtida a partir da curva padrão elaborada com soluções com as concentrações de 0-100 μg/mL de D-frutose.

### 4.5.4 Determinação do teor de sacarose

O conteúdo de sacarose presente na amostras foi quantificado através da reação com antrona, degradando-se os carboidratos redutores mediante a ação do hidróxido de potássio, conforme descrito por Riazi, Matsuda e Arslan (1985). Uma alíquota de 50 µl da amostra diluída (1:1), 200µl de água deionizada e 100 µl de solução de KOH 5,4N foram acrescentadas a tubos de ensaio e estes foram levados à fervura por 10 min. Posteriormente foram acrescentados 3 ml de solução de antrona 0,2% em ácido sulfúrico concentrados, e os tubos foram novamente levados à fervura, por 5 minutos. Ao tubo branco foram acrescentados 250 µl de água deionizada, 100 µl de solução de KOH e após fervura de 10 minutos, foram acrescentados 3 ml da solução de antrona, com posterior fervura por 5 minutos. A leitura das absorbâncias foi realizada em espectrofotômetro (FEMTO, 700 plus) a 620 nm. A quantificação de sacarose foi realizada através da aplicação da fórmula obtida a partir da curva padrão elaborada com soluções com as concentrações de 0-100 µg/mL de D-Sacarose.

### 4.5.5 Determinação do teor de açúcares totais

A quantificação do teor de açúcares totais solúveis foi realizada por meio do método fenol-sulfúrico, conforme metodologia proposta por Dubois, Glies e Hamilton (1956). Uma alíquota de 50 µl da amostra diluída (1:1), 450 µl de água deionizada, 0,5 mL de fenol 5% e 2,5 ml de ácido sulfúrico. Ao branco não foi adicionada a amostra e a alíquota de água foi de 500 µl. Todos os tubos foram preparados em triplicata e a leitura das absorbâncias foi realizada em espectrofotômetro (FEMTO, 700 plus) a 490 nm. A quantificação de sacarose foi realizada através da aplicação da fórmula obtida a partir da curva padrão elaborada com soluções com as concentrações de 0-300 µg/mL de D-Glucose.

## 4.6 DETERMINAÇÃO DA ATIVIDADE DE ENZIMAS ANTIOXIDANTES: CATALASE E PEROXIDASE DO ASCORBATO

### 4.6.1 Obtenção do extrato bruto enzimático

Folhas totalmente expandidas, localizadas no 3º nó, foram coletadas em nitrogênio líquido e levadas imediatamente ao Laboratório de Fisiologia Vegetal para a extração. Para obtenção do extrato enzimático, foram macerados 0,2 g de massa fresca em nitrogênio líquido com polivinilpolipirolidona (PVPP) 1% (p/v). Ao macerado foram adicionados 750 µl de fosfato de potássio 200 mM (ph 6,8), 15 µl de EDTA 10 mM, 150 µl de ácido ascórbico 100 mM e 585 µl de água deionizada, em um volume total de 1500 µl. O extrato homogeneizado foi levado para centrifugação a 13000g, por 12 minutos, a 4ºC (Peixoto et al., 1999). Foi separado, então, o sobrenadante límpido.

### 4.6.2 Determinação da atividade da catalase

A atividade da enzima catalase (CAT, E.C. 1.11.1.6) foi determinada pela adição de 25 µl do extrato bruto e 200 µl de $H_2O_2$ 250 mM a 3,775 mL de meio de reação contendo tampão fosfato de potássio 200 mM (ph 7,0), água ultrapura, previamente incubados a 28ºC (Havir e Mchale, 1989). As amostras foram levadas para leitura espectrofotométrica (Genesys 10S UV-Vis), no qual foram feitas leituras de 15 em 15 segundos, por um período de 1 minuto a 240 nm, evidenciando-se o decréscimo da atividade da enzima. A atividade foi expressa em µmol de $min^{-1}$ $g^{-1}$ MF e o coeficiente de extinção do $H_2O_2$ considerado foi o de 36 $mM^{-1}$ $cm^{-1}$ (Nakano e Asada, 1981).

### 4.6.3 Determinação da atividade da peroxidase do ascorbato

A atividade da enzima peroxidase do arcorbato (APX, E.C. 1.11.1.11) foi determinada pela adição de 50 µl do extrato bruto e 200 µl de $H_2O_2$ 2 mM a 3,750 mL de meio de reação contendo tampão fosfato de potássio 200 mM (ph 7,0), água ultrapura e 200 µl de ácido ascórbico 10 mM, previamente incubados a 28ºC (Nakano e Asada,1981, modificado por Koshiba, 1993). As amostras foram levadas para leitura espectrofotométrica (Genesys 10S UV-Vis), no qual foram feitas leituras de 15 em 15 segundos, por um período de 3 minutos a 290 nm, evidenciando-se o decréscimo da atividade da enzima. A atividade foi expressa em µmol de $min^{-1}$ $g^{-1}$

MF e o coeficiente de extinção do $H_2O_2$ considerado foi o de 2,8 $mM^{-1}$ $cm^{-1}$ (Nakano e Asada, 1981).

### 4.6.4 Determinação de proteínas totais

O conteúdo protéico do extrato bruto foi determinado pelo método fotocolorimétrico de acordo com Bradford (1976), utilizando-se como padrão, soro albumina bovina (1 mg $mL^{-1}$).

## 4.7 CARACTERIZAÇÃO DA ANATOMIA FOLIAR, CAULINAR E TESTES HISTOQUÍMICOS

Folhas totalmente expandidas, localizadas no 3º nó a partir da gema apical, foram coletadas e fixadas em FAA 70 (Johansen, 1940). Quarenta e oito horas depois as folhas foram estocadas em etanol 70%. Para o seccionamento das amostras das folhas foram utilizadas porções do terço mediano do folíolo central (área da nervura e internervural). Os cortes foram feitos à mão livre com lâmina de barbear, clarificados em solução de hipoclorito de sódio 4%, sendo em seguida lavados em água destilada, neutralizados em água acética e lavados novamente em água destilada. Como corante foi utilizada solução de Azul de Astra e Safranina 1%, conforme Bukatsch (1972), modificado por Kraus e Arduin (1997) e as lâminas foram montadas em água glicerinada (3:1). A determinação da densidade estomática foi realizada através da impressão da epiderme em lâminas de vidro com utilização de adesivo instantâneo (Super Bonder), em ambas as faces da folha. As observações e a documentação fotográfica foram realizadas em fotomicroscópio (Nikon, Eclipse E200). Para as análises quantitativas utilizou-se o analisador de imagens TSView.

Para a anatomia caulinar, foram realizadas secções à mão livre com lâminas de barbear, da região basal do caule (aproximadamente a 1 cm da região da inserção das raízes). Os procedimentos de fixação, montagem e análise das lâminas foram os mesmos utilizados para as folhas. Além disso, para a análise dos elementos dissociados do xilema secundário, foi utilizada uma solução 1:1 de peróxido de hidrogênio 30% e ácido acético glacial (Kraus e Arduin, 1997). O material foi mantido na solução em tubos de ensaio esmerilhados e lacrados por 3 dias em estufa, a uma temperatura média de 60°C. O material foi lavado e

submetido a coloração com safranina alcoólica 70%. As análises do caule só foram realizadas após 200 dias de submissão aos tratamentos.

Os testes histoquímicos foram realizados em secções foliares e caulinares, utilizando-se como reagentes: Lugol (Johansen, 1940), para a detecção de amido e Sudan IV, para evidenciar a cutícula (Johansen, 1940).

## 4.8 ÍNDICE DE PLASTICIDADE

Para verificar o grau de plasticidade das diferentes variáveis analisadas no presente estudo foi utilizado um índice de plasticidade (IP), calculado através da diferença entre as médias dos valores máximos e mínimos das variáveis em cada tratamento, dividido pela média do valor máximo (Valladares et al, 2000). De acordo com Valladares e outros (2005), são consideradas muito plásticas as variáveis com IP superior a 0,6 e não plásticas, cujo IP é próximo de 0.

$$\textbf{IP} = \frac{\text{(média do valor máximo dos tratamentos – média do valor mínimo dos tratamentos)}}{\text{média do valor máximo dos tratamentos}}$$

## 4.9 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISE ESTATÍSTICA

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado (DIC). Foram utilizadas 6 repetições para as análises de crescimento, 5 repetições para carboidratos, pigmentos fotossintetizantes e atividade enzimática e 4 repetições para as análises anatômicas. Para as análises de variância foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis em nível de 5% de probabilidade.

# 5 RESULTADOS

## 5.1 ANÁLISES DE CRESCIMENTO

As plantas expostas ao pleno sol e ao sombreamento moderado (50% de radiação) apresentaram sintomas de clorose, necrose e queda das folhas mais maduras, após 60 dias de tratamento. Esses sintomas mostraram-se foram mais acentuados aos 90 dias nas plantas em pleno sol. Em sombreamento severo (5% de radiação), houve queda foliar, porém com ausência dos sintomas de clorose e necrose nos dois períodos citados. Em todos os tratamentos as plantas apresentaram início de emissão de folhas novas, as quais se mostraram totalmente expandidas após cerca de 190 dias de tratamento e sem nenhum dos sintomas acima descritos. Todas as plantas sobreviveram.

Após 90 dias de tratamento, indivíduos de *H. chrysotrichu*s não mostraram diferenças estatisticamente significativas quanto à altura, diâmetro e massa seca do caule, área foliar unitária e RAF. Contudo, foram observadas diferenças significativas em relação ao número de folhas, área foliar total, massa seca foliar e radicular, MFE e RMF as quais se mostraram maiores nas plantas submetidas ao sombreamento moderado. As razões Raiz:PA e RMR foram superiores nas plantas em pleno sol e os indivíduos em sombreamento severo apresentaram os menores valores de massa seca da raiz e massa seca total, e os maiores valores para AFE e RMC.

Após 200 dias de tratamento, as plantas no pleno sol apresentaram os maiores valores de altura, diâmetro do caule, massa seca de folhas e caule e MFE. O número de folhas, as massas secas da raiz e total e a razão Raiz:PA foram superiores em pleno sol e em sombreamento moderado, sendo que neste último, as plantas mostraram maiores valores de RMR. Em sombreamento severo os indivíduos apresentaram maiores valores de área foliar unitária, AFE, RAF, RMF e RMC. A área foliar total não diferiu entre os três tratamentos.

Ao se comparar os períodos de 90 e 200 dias, foi observado incremento na altura, no diâmetro do caule, no nº de folhas, na massa seca das folhas, do caule, da raiz e massa seca total para os indivíduos expostos ao pleno sol. Em sombreamento moderado, houve uma diminuição nos valores da MFE e RMF e um incremento na

AFE. Foi observado um aumento na área foliar total, área foliar unitária e RAF no sombreamento severo e uma diminuição na RMC. Não foram observadas diferenças significativas para as razões Raiz:PA e RMR ao se comparar os dois períodos de avaliação.

Os resultados anteriormente descritos encontram-se na Figura 1, e nas Tabelas 1 e 2.

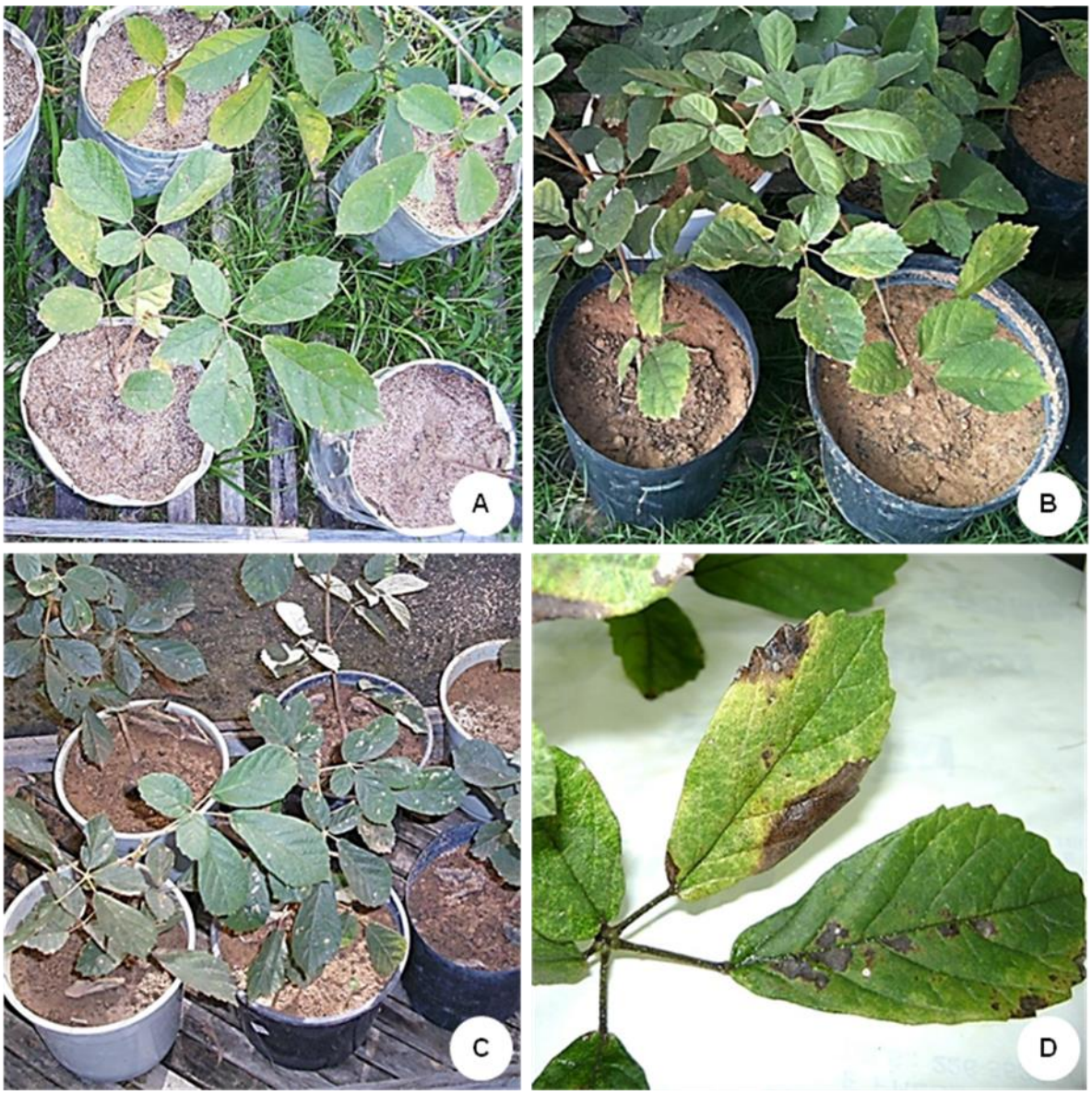


**Figura 1.** Aspectos da morfologia de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* após 90 dias de tratamento. A. Pleno sol. B. Sombreamento moderado. C. Sombreamento severo. D. Detalhe da folha em pleno sol evidenciando necrose e clorose foliar.

**Tabela 1.** Valores médios de características de crescimento de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 6).

| Tempo (dias) | Radiação solar (%) | Altura (cm) | Diâmetro do caule (mm) | N° de folhas | Área Foliar Total (cm²) | Área Foliar Unitária (cm²) | Massa Seca (g) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | Folhas | Caule | Raiz | Total |
| | **100** | 42,59 aB | 7,43 aC | 6,83 bB | 435,67 bB | 64,79 aB | 3,35 bCD | 3,77 aBC | 16,54 aB | 23,66 abBC |
| **90** | **50** | 45,92 aB | 7,99 aBC | 12,00 aA | 808,79 aA | 66,31 aB | 6,06 aAB | 4,84 aB | 20,84 aAB | 31,74 aBC |
| | **5** | 44,98 aB | 7,11 aC | 6,83 bB | 428,57 bB | 64,31 aB | 2,42 bD | 3,30 aBC | 7,95 bC | 13,68 bC |
| | **100** | 63,00 aA | 10,39 aA | 12,93 aA | 931,35 aA | 75,34 bB | 7,46 aA | 8,60 aA | 32,37 aA | 48,43 aA |
| **200** | **50** | 53,37 abAB | 9,21 bB | 12,33 aA | 827,50 aA | 69,35abB | 4,68 bBC | 5,01 bB | 24,80 aAB | 34,49 aAB |
| | **5** | 49,45 bB | 6,81 cC | 7,50 bB | 943,75 aA | 131,83 aA | 3,09 bCD | 2,70 cC | 7,89 bC | 13,68 bC |

**Tabela 2.** Valores médios de características de crescimento de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras distintas minúsculas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos, pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% (n= 6). (Raiz:PA = razão raiz/parte aérea; AFE = área foliar específica; MFE = massa foliar específica; RAF = razão de área foliar; RMF = razão de massa foliar; RMC = razão de massa caulinar; RMR = razão de massa radicular).

| Tempo (dias) | Radiação solar (%) | Raiz:PA | AFE | MFE | RAF | RMF | RMC | RMR |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **100** | 2,27 aA | 171,06 abBC | 0,0067 abAB | 20,96 aB | 0,12 bB | 0,16 bC | 0,69 aA |
| **90** | **50** | 1,84 abAB | 156,97 bC | 0,0064 aA | 26,20 aB | 0,17 aA | 0,16 bC | 0,64 abAB |
| | **5** | 1,40bBC | 229,05 aAB | 0,0049 bBC | 30,31 aB | 0,14 abAB | 0,25 aA | 0,58 bBC |
| | **100** | 2,21 aAB | 141,78 cC | 0,0074 aA | 20,78 bB | 0,14 abAB | 0,18 abBC | 0,66 abABC |
| **200** | **50** | 2,59 aA | 206,60 bB | 0,0049 bB | 25,28 bB | 0,12 bB | 0,15 bC | 0,71 aA |
| | **5** | 1,34 bC | 374,64 aA | 0,0027 cC | 73,28 aA | 0,20 aA | 0,20 aB | 0,56 bC |

## 5.2 TEORES DE PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

Após 90 dias de sombreamento severo, folhas pré-existentes de *H. chrysotrichus* apresentaram maiores teores de clorofilas *a*, *b*, total e carotenóides e maior razão chl/carot em relação aos demais tratamentos. Após 200 dias, as folhas novas emitidas mostraram maiores valores destes pigmentos, exceto clorofila *a*, o qual não apresentou diferença estatisticamente significativa entre os tratamentos. Plantas expostas ao pleno sol apresentaram maior razão Chl*a*/Chl*b* aos 90 e 200 dias de tratamento.

Ao comparar os dois períodos, foi observado um incremento nos teores de clorofila *a* e *b* e uma redução da razão Chl*a*/Chl*b* em folhas novas das plantas submetidas ao pleno sol aos 200 dias de tratamento. Em sombreamento severo houve uma redução dos teores de clorofila *a*, total, carotenóides e da razão chl*a*/chl*b*. O teor de carotenóides também foi reduzido para as folhas novas das plantas em sombreamento moderado. A razão Chl/Carot foi superior para os três tratamentos após 200 dias.

Os resultados referentes aos teores de pigmentos fotossintetizantes encontram-se sumarizados na Tabela 3.

**Tabela 3.** Teores de pigmentos fotossintetizantes de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 5). (Chl *a* = clorofila *a*; Chl *b* = clorofila *b*; Chl total = clorofila total; Chl*a*/Chl*b* = razão clorofila*a*/clorofila*b*; Carot = carotenóides; Chl/Carot = razão clorofila/carotenóides).

| Tempo (dias) | Radiação solar (%) | Chl *a* (mg gMF) | Chl *b* (mg gMF) | Chl total (mg gMF) | Chl *a*/Chl *b* | Carot (mg gMF) | Chl/Carot |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **100** | 1,023 cD | 0,235 cD | 1,258 cD | 4,814 aA | 0,330 cC | 4,069 bD |
| **90** | **50** | 1,587 bB | 0,429 bB | 2,015 bB | 3,720 abAB | 0,441 bB | 4,536 bC |
| | **5** | 2,767 aA | 0,834 aA | 3,598 aA | 3,460 bB | 0,644 aA | 5,626 aB |
| | **100** | 1,265 aC | 0,371 bC | 1,543 bCD | 3,484 aB | 0,330 aC | 4,565 cC |
| **200** | **50** | 1,509 aBC | 0,387 bBC | 1,801 abBC | 3,156 abBC | 0,303 aC | 5,720 bB |
| | **5** | 1,614 aBC | 0,662 aA | 2,275 aB | 2,537 bC | 0,372 aBC | 7,420 aA |

## 5.3 TEORES DE CARBOIDRATOS SOLÚVEIS FOLIARES

Após 90 dias de tratamento, folhas pré-existentes submetidas ao pleno sol, sombreamento moderado e sombreamento severo não mostraram diferenças estatisticamente significativas quanto aos teores de glicose e frutose. O teor de sacarose foi maior nas plantas em pleno sol e o teor de açúcares totais foi superior neste tratamento e em sombreamento moderado. Após 200 dias d tratamento, as folhas novas emitidas, apresentaram teor de glicose inferior em pleno sol e os teores de frutose e sacarose não variaram significativamente entre os tratamentos. O teor de açúcares totais foi superior nas plantas em pleno sol e sombreamento moderado (Tab. 4).

Comparando-se os dois períodos de avaliação, foi observada uma diminuição dos teores de frutose entre folhas pré-existentes e novas emitidas em todos os tratamentos. O teor de glicose diminui em pleno sol após 200 dias, nas folhas novas, e os teores de sacarose e açúcares totais não variaram.

**Tabela 4.** Valores médios dos teores de carboidratos solúveis foliares de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 5).

| Tempo (dias) | Radiação solar (%) | Glicose (mg gMF) | Frutose (mg gMF) | Sacarose (mg gMF) | Acúcares Totais (mg gMF) |
|---|---|---|---|---|---|
| | **100** | 0,59 aB | 3,47 aA | 17,92 aA | 42,31 aAB |
| **90** | **50** | 0,53 aB | 3,03 aA | 14,22 bBC | 35,42 aB |
| | **5** | 0,51 aB | 2,58 aAB | 13,01 bC | 21,81 bC |
| | **100** | 0,58 bB | 1,43 aB | 15,44 aABC | 49,36 aA |
| **200** | **50** | 1,09 aA | 1,13 aB | 16,57 aAB | 48,76 aAB |
| | **5** | 1,14 aA | 1,00 aB | 13,28 aABC | 23,70 bC |

## 5.4 ATIVIDADE DE ENZIMAS ANTIOXIDANTES

Após 90 dias de tratamento, folhas pré-existentes mostraram maior nível de atividade da CAT em sombreamento severo e da APX em sombreamento moderado. Aos 200 dias, nas folhas novas emitidas, os maiores valores de atividade da CAT continuaram em sombreamento severo, porém para a APX, não foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos (Tab. 5).

**Tabela 5.** Resposta em atividades de enzimas antioxidantes de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 5). (CAT = atividade da enzima catalase; APX = atividade da enzima peroxidase do ascorbato).

| **Tempo (dias)** | **Radiação solar (%)** | **CAT (µmol $H_2O_2$ $min^{-1}$ $mg^{-1}$ proteína)** | **APX (µmol ác. ascórbico $min^{-1}$ $mg^{-1}$ proteína)** |
|---|---|---|---|
| | **100** | 0,00504 bB | 0,52620 abAB |
| **90** | **50** | 0,00989 abAB | 0,76382 aA |
| | **5** | 0,01594 aA | 0,44718 bBC |
| | **100** | 0,00553 bB | 0,30437 aD |
| **200** | **50** | 0,00843 bB | 0,31660 aCD |
| | **5** | 0,01575 aA | 0,20145 aD |

## 5.5 ANATOMIA FOLIAR E CAULINAR

A folha de *Handroanthus chrysotrichus*, em secção transversal (Fig. 2 e 3), mostra epiderme cuticularizada, uni a bisseriada na face adaxial e unisseriada na face abaxial; o indumento é denso, sendo constituído por tricomas tectores e glandulares os quais ocorrem em ambas as faces. A folha é anfiestomática e os estômatos do tipo anomocítico são salientes. O complexo estomático é do tipo anomocítico. O mesofilo é do tipo dorsiventral com a ocorrência de mesofilo paravenal.

Aos 90 dias, folhas pré-existentes à submissão dos tratamentos, não mostraram diferenças significativas quanto à espessura dos tecidos (cutícula, epiderme adaxial e abaxial, parênquima paliçádico e parênquima esponjoso) e espessura do limbo, com exceção do mesofilo paravenal, superior em pleno sol. A densidade estomática de ambas as faces também não variou entre os tratamentos (Fig. 2)

Aos 200 dias, as folhas novas emitidas mostraram diferenças significativas em todas as variáveis, sendo que as espessuras do parênquima paliçádico, parênquima esponjoso, mesofilo paravenal, epiderme abaxial e limbo foram superiores nas plantas submetidas ao pleno sol. A espessura da cutícula, epiderme adaxial e a densidade estomática em ambas as faces foram superiores em pleno sol e sombreamento moderado (Fig. 3).

Comparando-se os dois períodos de análise, foi observado um incremento na espessura da cutícula, do parênquima esponjoso e do limbo nas folhas novas das plantas submetidas ao pleno sol. No sombreamento moderado, pode-se observar um aumento na espessura da epiderme abaxial. A diminuição na espessura do parênquima paliçádico, do mesofilo paravenal, do parênquima esponjoso e do limbo, assim como a densidade estomática em ambas as faces, foi verificada nas folhas novas das plantas em sombreamento severo.

O caule de *H. chrysotrichus*, em secção transversal (Fig. 4), apresenta xilema secundário com vasos de distribuição difusa, sendo maior a proporção de vasos solitários (cerca de 50%). O parênquima axial é do tipo aliforme com confluências e o raio de uni a bisseriado. O floema secundário mostra fibras em faixas tangenciais intercaladas com elementos de tubo crivado e células parenquimáticas.

Após 200 dias de tratamento, o xilema secundário mostrou-se mais espesso no caule das plantas submetidas ao pleno sol, em relação aos demais tratamentos. A periderme, o floema secundário, a faixa cambial e o diâmetro dos vasos apresentaram maiores valores para o pleno sol e sombreamento moderado. A densidade dos vasos foi superior para as plantas submetidas ao sombreamento severo e o comprimento dos vasos não variou entre os três tratamentos. Grãos de amido em abundância foram observados no parênquima axial do xilema secundário de caules das plantas submetidas ao pleno sol (Fig.5).

Os resultados estão sumarizados nas Tabelas 6 e 7 e Figuras 2, 3, 4 e 5.

**Tabela 6.** Valores médios de variáveis anatômicas das folhas de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 4). (CT = Cutícula; ED = Epiderme da face adaxial; PP = Parênquima paliçádico; MP = Mesofilo Paravenal; PE = Parênquima esponjoso; EB = Epiderme da face abaxial; LI = Limbo; FAb = Face abaxial; FAd = Face adaxial).

| **Tempo (dias)** | **Radiação solar (%)** | **Espessura dos tecidos (µm)** | | | | | | | **Densidade estomática (nº/mm²)** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | **CT** | **ED** | **PP** | **MP** | **PE** | **EB** | **LI** | **FAb** | **FAd** |
| | **100** | 2,58 aB | 15,09 aAB | 75,27 aAB | 15,92 aAB | 31,13 aB | 9,53 aABC | 147,17 aB | 331,82 aAB | 20,48 aB |
| **90** | **50** | 2,82 aB | 13,64 aB | 67,52 aBC | 15,12 abBC | 26,53 aB | 8,76 aC | 129,97 aBC | 341,82 aAB | 20,24 aAB |
| | **5** | 2,86 aB | 13,43 aBC | 71,54 aB | 14,51 bC | 25,86 aB | 9,21 aC | 134,29 aB | 336,36 aAB | 26,19 aA |
| | **100** | 4,03 Aa | 20,32 aA | 90,65 aA | 16,50 aA | 44,51 aA | 11,44 aA | 183,67 aA | 320,00 aA | 19,52 aAB |
| **200** | **50** | 3,67 aA | 14,96 aAB | 68,56 bB | 13,96 bC | 25,51 bB | 10,22 abAB | 133,47 bB | 275,45 aB | 26,19 aA |
| | **5** | 2,01 bC | 11,21 bC | 46,84 cC | 12,59 bD | 13,85 cC | 9,61 bBC | 93,79 cC | 105,45 bC | 6,90 bC |

**Tabela 7.** Valores médios de variáveis anatômicas do caule de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de tratamento. Letras minúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos e letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tempos pelo teste de Kruskal-Wallis, em nível de 5% de probabilidade (n= 4). (PR = periderme; FL= floema secundário; FC = faixa cambial; XI = Xilema secundário).

| Tempo (dias) | Radiação solar (%) | Espessura dos tecidos (µm) | | | | Diâmetro dos vasos (µm) | Comprimento dos vasos (µm) | Densidade dos vasos (nº/mm²) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | PR | FL | FC | XI | | | |
| | **100** | 560,06 a | 547,41 a | 66,14 a | 2795,13 a | 49,14 a | 181,29 a | 41,63 b |
| **200** | **50** | 540,85 a | 476,08 a | 56,36 a | 2337,71 b | 45,06 a | 183,76 a | 43,07 b |
| | **5** | 376,86 b | 383,57 b | 28,11 b | 1867,78 c | 41,31 b | 185,92 a | 51,56 a |

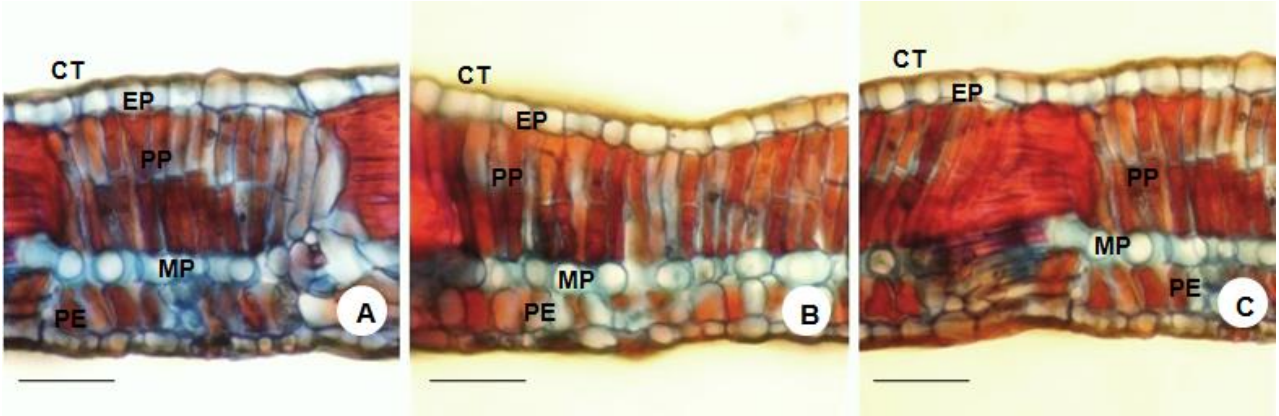


**Figura 2.** Secções transversais do limbo de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar após 90 dias de tratamento. A. Pleno sol. B. Sombreamento moderado. C. Sombreamento severo. (CT = cutícula; EP = epiderme; MP = mesofilo paravenal; PE = parênquima esponjoso; PP = parênquima paliçádico; seta = drusa). Barra = 20µm.

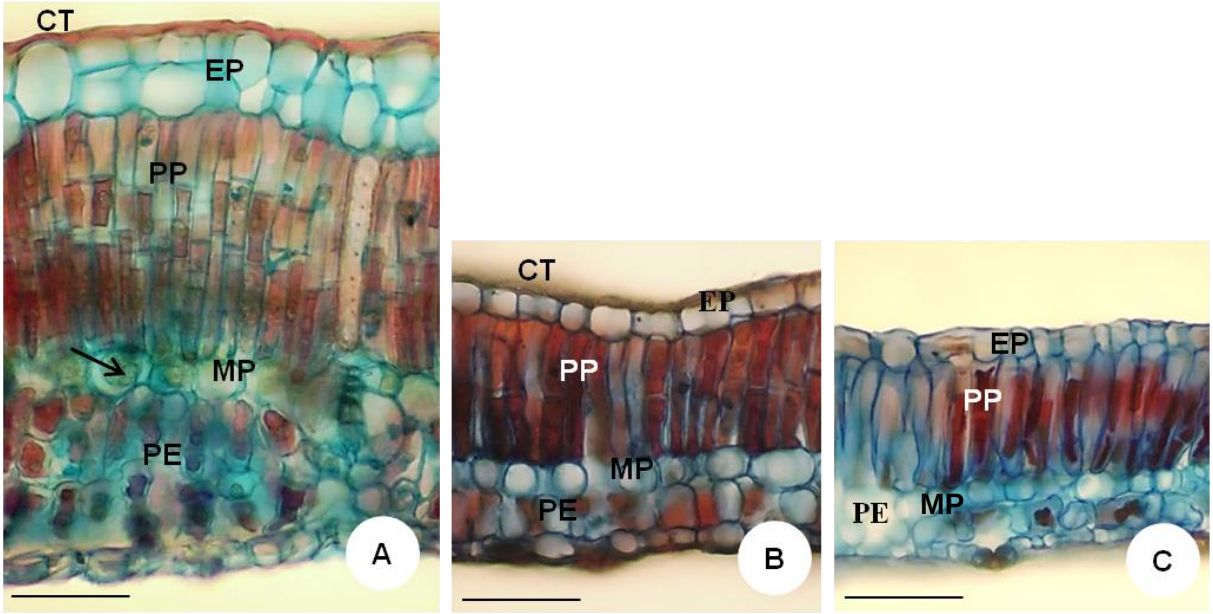


**Figura 3.** Secções transversais do limbo de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar após 200 dias de tratamento. A. Pleno sol. B. Sombreamento moderado. C. Sombreamento severo. (CT = cutícula; EP = epiderme; MP = mesofilo paravenal; PE = parênquima esponjoso; PP = parênquima paliçádico; seta = drusa). Barra = 20µm.

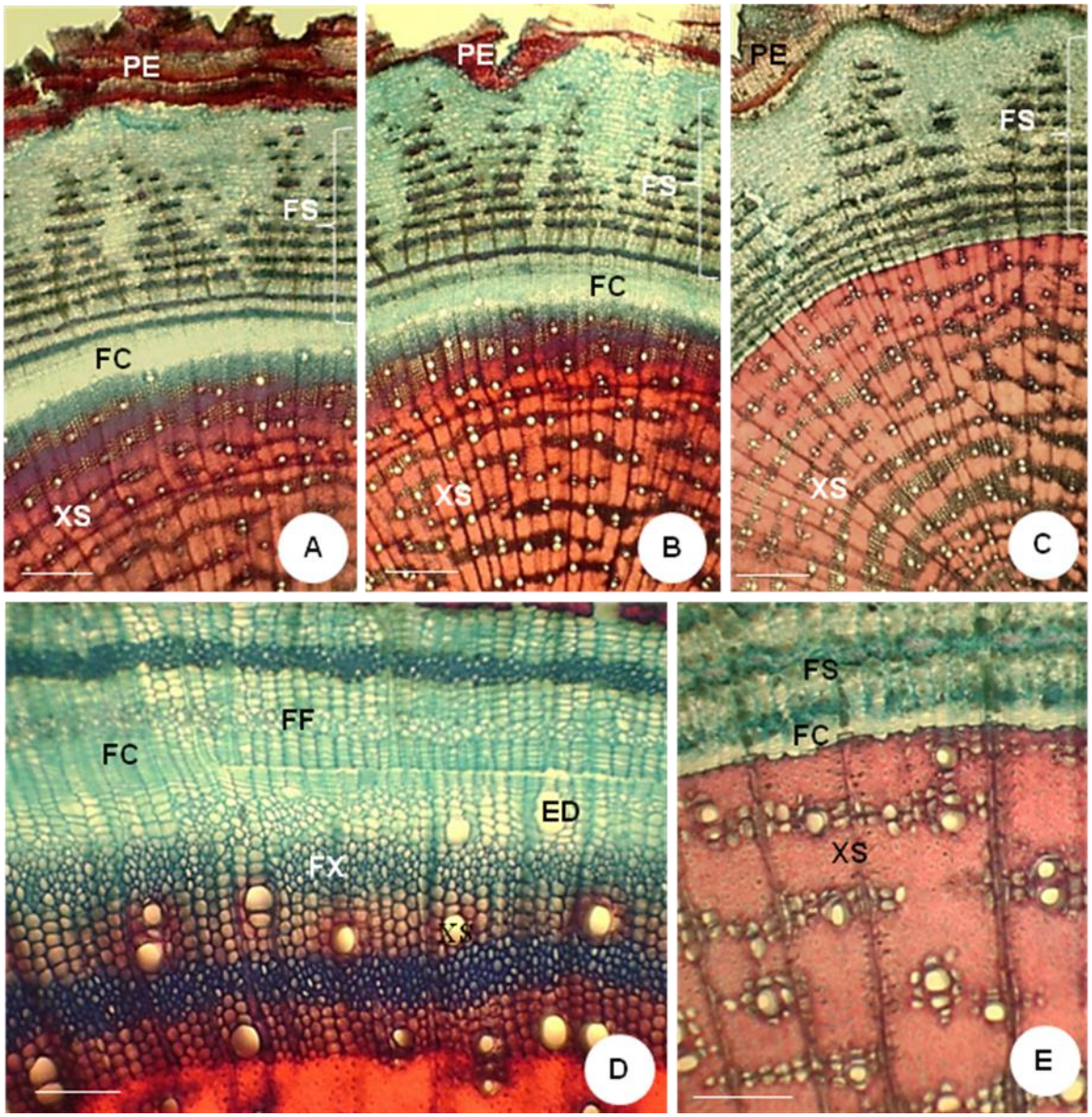


**Figura 4.** Secções transversais do caule de plantas jovens *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar após 200 dias de tratamento. A e D. Pleno sol. B. Sombreamento moderado. C e E. Sombreamento severo. (ED = elemento de vaso em diferenciação; FC = faixa cambial; FF = fibras do floema secundário em diferenciação; FS = floema secundário; FX = fibras do xilema secundário em diferenciação; PE = periderme; XS = xilema secundário). Barra = 100µm (A, B, C); 50µm (D, E).

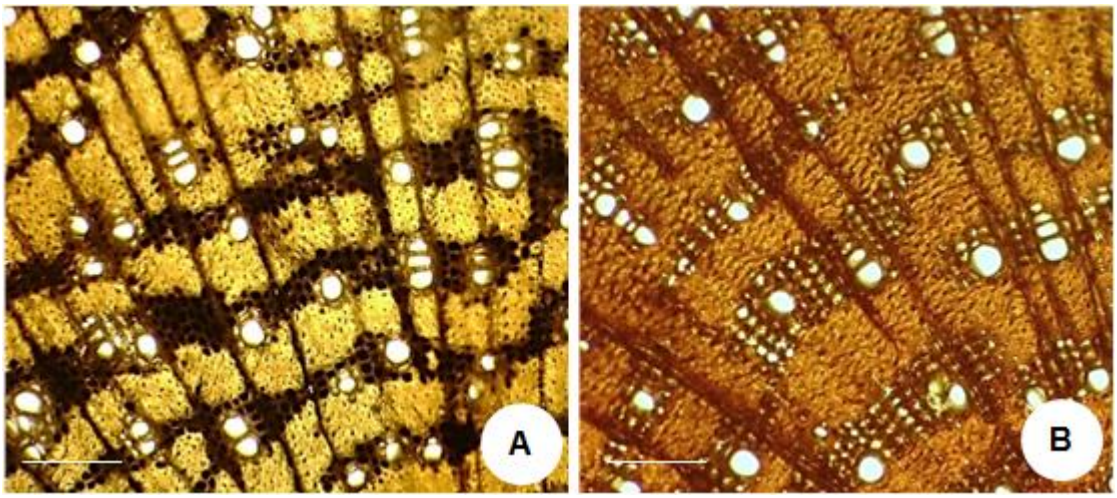


**Figura 5.** Secções transversais do caule de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas ao teste com reagente lugol para evidenciar grãos de amido. A . Pleno sol. Notar reação positiva nas células do parênquima axial e radial do xilema secundário B. Sombreamento severo. Reação negativa ao teste. Barra = 50µm.

## 5.6 ÍNDICE DE PLASTICIDADE

Após 90 dias de tratamento, o teor de pigmentos fotossintetizantes, principalmente clorofila, bem como a razão chl*a*/chl*b*, foram as características mais plásticas verificadas para *H. crysotrichus*, com IP igual a 0,65 para as duas variáveis. Valores altos de IP também foram observados para a atividade da enzima catalase (0,57) e massa seca total (0,57). Já altura (0,07), diâmetro do caule (0,11), espessura dos tecidos foliares (entre 0,08 e 0,17), densidade de estômatos (0,03 na face abaxial e 0,22 na face adaxial) e teor de glicose foliar (0,13) foram as características menos plásticas.

Após 200 dias de tratamento, os maiores valores de IP foram verificados para as variáveis morfológicas e anatômicas. A massa seca total, bem como a RAF, MFE e AFE apresentaram valores de IP de 0,72, 0,72, 0,63, 0,62, respectivamente. Para a anatomia foliar, a espessura do parênquima esponjoso (0,69) e a densidade estomática em ambas as faces da folhas (0,74 na face adaxial e 0,67 na face abaxial) mostraram maior plasticidade. No caule, a característica com maior IP foi a espessura da faixa cambial (0,58). Em relação aos aspectos fisiológicos, a variável mais plástica foi a atividade da enzima catalase (0,65). Os menores valores de IP foram verificados para o comprimento (0,02) e diâmetro (0,16) dos elementos de vaso do xilema e espessura da epiderme abaxial da folha (0,16).

Os resultados estão sumarizados nas Tabelas 8 e 9.

**Tabela 8.** Índice de Plasticidade das características morfológicas, anatômicas e fisiológicas das plantas de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de experimento.

| Índice de Plasticidade | | Tipo de Característica | Característica |
|---|---|---|---|
| 90 dias | 200 dias | | |
| 0,07 | 0,22 | Morfológica | Altura |
| 0,11 | 0,34 | Morfológica | Diâmetro |
| 0,47 | 0,12 | Morfológica | Área foliar total (AFT) |
| 0,57 | 0,72 | Morfológica | Massa seca total (MST) |
| 0,03 | 0,37 | Morfológica | Área foliar unitária (AFU) |
| 0,43 | 0,42 | Morfológica | Nº de folhas |
| 0,28 | 0,39 | Morfológica | Razão de massa de folha (RMF) |
| 0,35 | 0,25 | Morfológica | Razão de massa de caule (RMC) |
| 0,17 | 0,21 | Morfológica | Razão de massa de raiz (RMR) |
| 0,31 | 0,62 | Morfológica | Área foliar específica (AFE) |
| 0,27 | 0,63 | Morfológica | Massa foliar específica (MFE) |
| 0,31 | 0,72 | Morfológica | Razão de área foliar (RAF) |
| 0,39 | 0,48 | Morfológica | Razão raiz: parte aérea |
| 0,10 | 0,50 | Anatômica | Cutícula |
| 0,11 | 0,45 | Anatômica | Epiderme adaxial |
| 0,10 | 0,48 | Anatômica | Parênquima paliçádico |
| 0,09 | 0,24 | Anatômica | Mesofilo paravenal |
| 0,17 | 0,69 | Anatômica | Parênquima esponjoso |
| 0,08 | 0,16 | Anatômica | Epiderme abaxial |
| 0,12 | 0,49 | Anatômica | Espessura total do limbo |
| 0,22 | 0,74 | Anatômica | Densidade estomática (face adaxial) |
| 0,03 | 0,67 | Anatômica | Densidade estomática (face abaxial) |
| - | 0,33 | Anatômica | Periderme |
| - | 0,30 | Anatômica | Floema secundário |
| - | 0,58 | Anatômica | Faixa Cambial |
| - | 0,33 | Anatômica | Xilema Secundário |
| - | 0,16 | Anatômica | Diâmetro do elemento de vaso |
| - | 0,02 | Anatômica | Comprimento do elemento de vaso |
| - | 0,19 | Anatômica | Densidade de vasos |
| 0,65 | 0,21 | Fisiológica | Concentração de clorofila total |
| 0,65 | 0,28 | Fisiológica | Razão clorofila *a*/*b* |
| 0,49 | 0,19 | Fisiológica | Concentração de carotenóides |
| 0,28 | 0,38 | Fisiológica | Razão clorofila total/carotenóides |
| 0,48 | 0,51 | Fisiológica | Teor foliar de açúcar total solúvel |
| 0,27 | 0,27 | Fisiológica | Teor foliar de sacarose |
| 0,13 | 0,49 | Fisiológica | Teor foliar de glicose |
| 0,26 | 0,30 | Fisiológica | Teor foliar de frutose |
| 0,57 | 0,65 | Fisiológica | Atividade da enzima catalase |
| 0,41 | 0,34 | Fisiológica | Atividade da enzima peroxidase |

**Tabela 9.** Valores médios para o índice de Plasticidade das características morfológicas, anatômicas e fisiológicas das plantas de *Handroanthus chrysotrichus* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar, após 90 e 200 dias de experimento.

| **Índice de Plasticidade** | | **Tipo de Característica** |
|---|---|---|
| **90 dias** | **200 dias** | |
| 0,29 | 0,42 | Morfológica |
| 0,11 | 0,39 | Anatômica |
| 0,42 | 0,36 | Fisiológica |

# 6 DISCUSSÃO

## 6.1 ANÁLISES DE CRESCIMENTO

O crescimento e os padrões de distribuição da biomassa nas plantas são regulados por meio do investimento em órgãos buscando minimizar efeitos de um fator limitante, sendo altamente responsáveis por diferenças interespecíficas (Kitajima, 1994; Poorter et al., 2011). No presente estudo, as plantas de *H. chrysotrichus* em pleno sol apresentaram os maiores valores de massa seca, demonstrando que o crescimento foi estimulado em resposta à radiação solar, conforme amplamente relatado em literatura (Kamaluddin e Grace, 1993; Scalon et al., 2003; Martinazzo et al., 2007; Lima et al., 2010).

Como condições de altas irradiâncias requerem maior captação de água e absorção de nutrientes para a manutenção do processo fotossintético, é esperado maior alocação de biomassa para as raízes e, conseqüentemente, maiores razões Raiz:PA e RMR (Poorter, 1999; Poorter e Nagel, 2000; Fini et al., 2010; Kwak et al., 2011). O aumento das razões Raiz: PA e RMR de *H. chrysotrichus* em pleno sol e sob sombreamento moderado, além do maior investimento em caule e folhas em sombreamento severo reforçam essa tendência. Em contrapartida, plantas que crescem em condições de sombreamento geralmente fixam menores quantidades de carbono, transpiram menos e, portanto, apresentam uma maior alocação de biomassa para o caule e as folhas (Poorter et al., 2011; Poorter e Nagel, 2000

Embora o aumento em altura das plantas em condições mais sombrias ou intermediárias de radiação seja comumente observado (Duz et al., 2004; Kwak et al., 2011), plantas de *H. chrysotrichus* mostraram valores maiores de altura quando em condição de elevada irradiância. Resultados semelhantes também foram relatados por Souza e Válio (2003), Craven, Gulamhussein e Berlyn (2010) e Kelly e outros (2009) em espécies arbóreas tropicais. Em condições de baixa luminosidade plantas pequenas têm maior facilidade de sobreviver, principalmente devido a uma maior RMF que as permite estabelecer um balanço positivo de carbono, com menor biomassa não fotossintética para ser mantida (Givinish, 1988; Schultz e Matthews, 1993; Lusk et al., 2008). Assim, o alongamento do caule pode ser desvantagem para a sobrevivência de plantas que crescem sob altos dosséis, nos quais a luz

dificilmente será alcançada (Kitajima, 1994). Em florestas tropicais o nível de radiação sob altos dosséis é de cerca de 4,7% da radiação solar incidente (Januário et al., 1992), valor aproximado ao sombreamento severo em que as plantas jovens de *H. crysotrichus* foram submetidas, no presente estudo. Sob sombreamento severo, a menor altura da planta associada a um menor diâmetro do caule pode tornar a planta menos susceptível a danos mecânicos (Walters et al., 1993). Neste estudo, porém, foi verificado que o investimento em biomassa do caule (RMC) foi superior para as plantas em sombreamento severo, o que possivelmente se deve ao fato das plantas em pleno sol e sombreamento moderado deslocaram o investimento de biomassa principalmente para as raízes.

Apesar de não terem sido observadas diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos em relação à área foliar total de *H. chrysotrichus*, a área foliar unitária foi significativamente superior para o tratamento mais sombreado. Neste, as plantas apresentaram um número inferior de folhas, porém estas eram maiores em relação aos demais tratamentos, conforme anteriormente relatado para essas condições (Sultan, 2003). O aumento da área foliar, bem como da área foliar em relação à massa seca de folhas (AFE) e da área foliar em relação à massa seca total (RAF), são respostas comuns a plantas quando em condições de sombreamento, possibilitando-as um aumento na captação de fótons nesse tipo de ambiente e o abastecimento da planta (Walters, 1993; Duz et al., 2004; Poorter e Nagel, 2000; Souza e Válio, 2003; Aleric e Kirkman, 2005; Lichtentaler et al., 2007; Kelly et al., 2009; Fini et al., 2010).

Segundo Poorter e outros (2011), a plasticidade da AFE é claramente superior em relação à RMF, uma vez que aumento da RAF é muito mais dependente do ajuste morfológico pelo aumento da área foliar, do que da alocação de biomassa para as folhas. O aumento da AFE tem como conseqüência a diminuição da espessura das folhas (Kwak et al., 2011), conforme também observado no presente estudo. Ao contrário, em condições de alta radiação a espessura da folha é incrementada pela formação de várias camadas de parênquima fotossintetizante, o que é acompanhada pela diminuição da área foliar (Poorter, 1999) e resulta em aumento da massa seca de folhas em relação à área foliar (MFE) (Walters, 1993; Kitajima, 1994; Veneklaas e Ouden, 2005). Em condições de grande incidência luminosa, folhas pequenas refletem um menor contato entre a superfície foliar e o

ambiente, o que minimiza os efeitos do aquecimento e das perdas com transpiração (Parkhurst e Loucks, 1972; Fini et al., 2010).

## 6.2 TEORES DE PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

As folhas de *H. crysotrichus* apresentaram respostas comumente encontradas para plantas aclimatadas em diferentes ambientes luminosos. O aumento da concentração de clorofila em sombreamento severo no presente estudo é uma resposta amplamente relatada para plantas submetidas a essa condição (Reyes et al., 1996; Gonçalves et al., 2001; Lichtenthaler e Buschmann, 2001; Kitajima e Hogan, 2003; Rego e Possamai, 2006; Martinazzo et al., 2007). A clorofila é constantemente sintetizada e destruída na presença de luz, e a velocidade de decomposição pode ser maior em condições de alta radiação solar (Kramer e Kozlowski, 1979). A diminuição da quantidade de pigmentos é uma resposta comum em plantas sob condições de altas irradiâncias (Hendry e Price, 1993) e a necrose e a clorose verificadas nas folhas pré-existentes de *H. chrysotrichus* em pleno sol e sob sombreamento moderado possivelmente são conseqüências da degradação de clorofila (Marchese et al., 2008).

A maior quantidade de clorofila *b* em folhas de *H. chrysotrichus* sob sombreamento severo pode favorecer a absorção de fótons, uma vez que este pigmento absorve energia em comprimentos de onda diferentes em relação à clorofila *a* (Gonçalves et al., 2001; Taiz e Zeiger, 2008). Isto é refletido em uma menor razão chl*a*/chl*b*, comumente encontrada na sombra (Kitajima e Hogan, 2003; Baoli et al. 2005; Lambers et al., 2008). O aumento do teor de carotenóides em folhas pré-existentes sob sombreamento severo pode ter ocorrido com o mesmo objetivo. Estes pigmentos, além da função de dissipação da energia, aumentam a captação de luz, pois absorvem a luz em comprimentos de onda inferiores aos da clorofila (Bartley e Scolnik, 1995; Demmig-Adams et al., 1996). O aumento da concentração de carotenóides na sombra pode estar relacionada à presença de α-caroteno, um carotenóide acessório que aumenta a captação de luz em condições de sombreamento (Demmig-Adams et al., 1996; Krause et al., 2004).

Os valores menores para a razão Chl/Carot, tanto nas folhas pré-existentes quanto para as folhas novas emitidas de *H. chrysotrichus* em pleno sol mostra que a quantidade de carotenóides em relação à clorofila é maior no sol. A diminuição

dessa razão é uma resposta comumente encontrada em condições de altas irradiâncias. Segundo Lichtenthaler e Buschmann (2001), a razão chl/carot normalmente fica em torno de 4,2 e 5 para folhas de sol e entre 5,5 e 7,0 para folhas de sombra. No presente estudo, em pleno sol foram encontrados valores de 4,1 a 4,6 e em sombreamento severo de 5,6 a 7,4, corroborando com os resultados encontrados pelos autores acima citados. Resultados semelhantes foram encontrados em estudos com espécies arbóreas (Gonçalves et al.; 2001; Lichtenthaler et al., 2007). Demmig-Adams, Gilmore e Adams III (1996) demonstraram que a quantidade de carotenóides em relação à clorofila é superior em plantas no sol devido, principalmente, ao incremento da fração de carotenóides constituinte do ciclo das xantofilas, que promovem a dissipação do excesso de energia absorvida quando há grande disponibilidade de luz.

## 6.3 TEORES DE CARBOIDRATOS SOLÚVEIS FOLIARES

O aumento da concentração de açúcares totais verificado nas folhas de *H. chrysotrichus* em função do aumento da radiação solar pode estar relacionado ao aumento da atividade fotossintética, conforme relatado por Conocono, Egdane e Setter (1998).

Trabalhos que avaliaram a variação do teor de carboidratos em função da quantidade de luz ambiente verificaram que há uma tendência de diminuição do teor de carboidratos em função do sombreamento (Reyes et al., 1996; Casagrande Junior et al., 1999; Frank et al., 2001; Souza et al., 2004), conforme observado no presente estudo em folhas de *H. chrysotrichus* sob sombreamento severo, principalmente nas folhas novas emitidas. Um decréscimo repentino na radiação fotossintética ativa afeta diretamente o metabolismo da planta e, dessa forma, os carboidratos armazenados constituem uma importante fonte de energia (Veneklaas e Ouden, 2005; Myers e Kitajima, 2007). Essa reserva é utilizada quando o balanço líquido de carbono é negativo, como quando as plantas são sujeitas a um sombreamento repentino (Myers e Kitajima, 2007). Nessas condições, a aclimatação a esse novo ambiente pode ocorrer como sugerem Veneklaas e Ouden (2005): 1) as taxas fotossintéticas diminuem devido a limitação luminosa, mas as taxas respiratórias continuam normais, o que leva a uma balanço negativo de carbono; 2) as reservas de carbono são requisitadas, mais para a manutenção do que para o

crescimento; 3) a taxa respiratória diminui e as taxas fotossintéticas aumentam, resultando em um balanço positivo de carbono, mesmo que ainda baixo; 4) por fim, menores níveis de carboidratos e taxas de crescimento são estabelecidos.

Além do armazenamento de energia, os carboidratos solúveis são amplamente conhecidos por suas características de osmoproteção em condições de déficit hídrico, atuando no aumento do potencial hídrico celular (Ashraf e Harris, 2004; Ennajeh et al., 2009; Kakani et al., 2011). Esse processo minimiza a perda e favorece a absorção de água pelas células (Chaves et al., 2003) e pode minimizar os efeitos das altas taxas transpiratórias observadas em plantas sujeitas à radiação solar intensa. Dessa forma, a exposição ao pleno sol ou alta irradiância, poderia aumentar as taxas transpiratórias e a presença de carboidratos pode facilitar a manutenção do fluxo de água através da diminuição do potencial hídrico celular.

Os carboidratos também podem estar envolvidos em processos de defesa contra danos oxidativos, conforme descrito por Ende e Valluru (2009) e Melgar e outros (2009). Os açúcares solúveis podem atuar em vias de sinalização de ERO e de estresse oxidativo (Ende e Vallaru, 2009). Desse modo, a maior concentração de açúcares totais em *H. chrysotrichus* submetidos ao pleno sol e sombreamento moderado pode ter atuado, juntamente com os carotenóides, em processos que evitam danos oxidativos e a fotoinibição.

No presente estudo, os teores de glicose e a frutose mostraram pouca variação entre os tratamentos e estes açúcares foram pouco representativos em relação aos açúcares totais. Os teores de sacarose foram superiores em pleno sol, porém apenas nas folhas pré-existentes. Diante disso, pode-se sugerir que os valores significativamente superiores verificados nos teores de açúcares totais em pleno sol e sombreamento moderado, em relação ao sombreamento severo nas folhas novas podem estar relacionados ao incremento no teor de outros açúcares, como o manitol, sorbitol, rafinose, entre outros.

## 6.4 ATIVIDADE DE ENZIMAS ANTIOXIDANTES

Sob condições de estresse, como altas intensidades de radiação solar, as plantas estão sujeitas ao aumento da formação de espécies reativas de oxigênio (Knight e Knight, 2001), fato que resulta, em geral, no aumento da atividade de enzimas antioxidantes. Entretanto, no presente estudo, folhas de *H. chrysotrichus*

exibiram menores níveis de atividade da CAT em função do aumento da radiação solar, possivelmente em virtude da sensibilidade da enzima, que pode sofrer inativação ou degradação em virtude da intensidade luminosa (Feierabend e Engel, 1986; Feierabend et al., 1992; Hertwig et al., 1992). Resultados semelhantes de diminuição da atividade da CAT em função do aumento da radiação solar já foram anteriormente relatados (Mishra et al,, 1993; Burrit e Mackenzie, 2003; Marchese et al., 2008; Vuleta e Tucic, 2009). Essa resposta foi verificada para espécies arbóreas tropicais por Favaretto e outros (2011), cuja atividade da enzima foi reduzida com o aumento da radiação solar tanto para espécies pioneiras quanto para espécies tardias de sucessão.

No presente trabalho foi verificado que a atividade da APX em *H. chrysotrichus* foi superior em folhas pré-existentes no sombreamento moderado, mas sofreu uma queda da atividade nas folhas novas, sem que houvesse variação entre os tratamentos. A ausência de variação para a atividade da APX em função de diferentes intensidades luminosas já foi anteriormente relatada (Chaves et al., 2003; Favaretto et al., 2011) e, segundo Peltzer e Polle (2001), sendo que a regulação dessa enzima pode estar mais relacionada à temperatura do que à luz. Nas folhas novas de *H. chrysotrichus* foram observados ajustes morfológicos e anatômicos que podem ter minimizado os efeitos da radiação em pleno sol e sombreamento moderado nos danos oxidativos, o que justificaria a ausência de variação da atividade da APX.

## 6.5 ANATOMIA FOLIAR E CAULINAR

As respostas de folhas aclimatadas na sombra e expostas repentinamente ao sol têm sido foco de diversos trabalhos com o objetivo de elucidar os mecanismos pelos quais as plantas podem ajustar suas características frente a modificações na disponibilidade luminosa (Jurik et al., 1979; Yamashita et al., 2000; Oguchi et al., 2003). Em geral, folhas pré-existentes à exposição a diferentes condições de luminosidade mostram ajustes anatômicos menos acentuados em relação às folhas novas, emitidas posteriormente, fato também verificado no presente estudo, em *H. chrysotrichus*. Segundo Sims e Pearcy (1992), folhas que se expandem após a transferência para um ambiente com maior intensidade luminosa apresentam um

incremento significativo na espessura dos tecidos em relação às folhas que permanecem na condição sombreada.

Variações na espessura dos tecidos foliares em função da radiação são amplamente relatadas na literatura (Kubinová, 1991; Ashton e Berlyn, 1992; Paiva et al., 2003; Lima Jr et al., 2006; Craven et al., 2010; March e Clark, 2011; Sabbi et al., 2010; Silva et al., 2010) e são associadas a mudanças estruturais para a manutenção do processo fotossintético e maior eficiência no uso da água, uma vez que aumentam as taxas fotossintéticas por unidade de área foliar (Strauss-Debenedetti e Berlyn, 1994; Rossato e Kolbi, 2010).

O aumento da espessura do tecido epidérmico em folhas de *H. chrysotrichus*, sujeitas ao pleno sol e ao sombreamento moderado desempenha um significado funcional nos processos de absorção luminosa. As células transparentes da epiderme facilitam a penetração e difusão da luz para os tecidos clorofilianos subjacentes, mas também reduzem a incidência direta da luz em folhas sujeitas a altas radiações, através de processos de refletância (Lee et al., 1990; Chazdon e Kaufmann, 1993; Vogelmann e Martin, 1993). A presença de uma segunda camada no tecido epidérmico, conforme observado nas folhas de *H. chrysotrichus* submetidas ao pleno sol, além de aumentar a reflexão da luz em condições de alta luminosidade, pode alterar os processos de distribuição desta sobre os tecidos clorofilianos (Bone et al., 1985). À semelhança da epiderme, o aumento da espessura da camada cuticular observada em pleno sol e sombreamento moderado no presente estudo também é uma resposta comum aos ambientes de altas irradiâncias (Ashton e Berlyn, 1992; Fermino Junior et al., 2004; Rossato e Kolb, 2010; Sabbi et al., 2010). Além de auxiliar nos processos de reflexão da luz, a cutícula atua na manutenção da temperatura foliar e na diminuição da perda de água (Dickison, 2000; Castro et al., 2009).

O tecido clorofiliano é o principal responsável pelo aumento da espessura da lâmina foliar em resposta ao aumento da disponibilidade luminosa. Folhas de sol geralmente exibem um parênquima paliçádico bem desenvolvido em relação às folhas aclimatadas à sombra (Vogelmann, 1993) e, segundo Oguchi, Hikosaka e Hirose (2003), o incremento do tecido clorofiliano facilita distribuição e arranjo dos cloroplastos na superfície das células. Sob condições de alta luminosidade, o parênquima paliçádico facilita a penetração da luz solar direta e não difusa (Vogelmann, 1993), de modo que a eficiência na distribuição da luz compensa a

menor superfície de absorção (Turner, 1994), o que pode explicar o aumento deste tecido nas plantas submetidas ao pleno sol, no presente estudo.

Aliado à eficiência na absorção da luz, folhas de sol que apresentem um incremento na espessura do parênquima esponjoso podem aumentar a capacidade de difusão do $CO_2$, uma vez que as folhas são mais compactas. Em sombreamento severo, a menor espessura do parênquima esponjoso nas folhas de *H. chrysotrichus* aqui avaliadas, pode ser compensada pela maior quantidade de espaços intercelulares presentes neste tecido, conforme anteriormente relatado por Lima e outros (2006).

Folhas de *H. chrysotrichus*, em pleno sol, apresentaram aumento da espessura do mesofilo paravenal. Este tecido compreende uma camada horizontal de células que formam uma rede reticulada e achatada situada entre os parênquimas paliçádico e esponjoso, sendo comumente encontrado em leguminosas (Leegood, 2008). Por constituir uma extensão das células da bainha do feixe, também é conhecida como bainha do feixe estendida (Kevekordes et al., 1987). Segundo Lansing e Franceschi (2000) o mesofilo paravenal pode representar um caminho intermediário na transferência dos fotoassimilados para os feixes vasculares, ou seja, uma via de ligação entre o sistema vascular e o tecido clorofiliano. Este fato pode favorecer a distribuição dos produtos da fotossíntese em plantas sob altas irradiâncias, principalmente em folhas compactas.

No presente estudo, além das modificações verificadas nas folhas de *H. chrysotrichus* quanto à espessura dos tecidos em função do nível de luminosidade, modificações na quantidade e tamanho dos estômatos também são amplamente abordadas em estudos anatômicos (Klich, 2000; Duz et al., 2004; Lima Jr et al., 2006; Pereira et al., 2009). Observou-se que as folhas de *H. chrysotrichus* apresentaram incremento da densidade estomática em resposta a condições de maior intensidade de radiação solar. O aumento dos valores de densidade estomática é uma resposta comumente encontrada em plantas sujeitas a elevadas irradiiâncias (Klich, 2000; Castro et al., 2009), o que pode favorecer a absorção do $CO_2$, visto que a superfície foliar é, geralmente, diminuída nessas condições. O aumento da quantidade de estômatos pode favorecer a perda de água das folhas, porém, o grau de abertura do poro pode representar uma barreira. Os estômatos, em geral, permanecem a maior parte do tempo fechados ou parcialmente fechados e a abertura estomática só ocorre diante de condições favoráveis (Larcher, 2006). A

maior quantidade de estômatos pode ser um resultado da diminuição do tamanho das folhas expostas ao sol (Pereira et al., 2009) e, segundo Kubínová (1991), a densidade estomática é inversamente proporcional à área foliar.

*H. chrysotrichus*, a espécie aqui estudada, possui folhas anfiestomáticas do tipo anfihipoestomáticas, nas quais há um maior número de estômatos na face abaxial em relação adaxial (Alquini et al., 2009). Parkhurst (1978) discute sobre a importância funcional da presença de estômatos em ambas as faces da folha e conclui que há um grande grau de associação entre essa característica e a espessura foliar. Uma vez que a presença de estômatos na face adaxial minimiza a resistência para a difusão do $CO_2$ no mesofilo, o anfiestomatismo diminui a distância entre a absorção e a fixação desse gás. O aumento da densidade estomática em resposta ao incremento da radiação solar em ambas as faces de folhas anfiestomáticas observado em *H. chrysotrichus* já foi anteriormente relatado em *Bouchea fluminensis* (Verbenaceae) (Milaneze-Gutiere et al., 2003) e na leguminosa *Arachis pintoi* (Gobbi et al., 2011).

Em folhas sujeitas a radiação solar intensa, a presença de tricomas pode representar uma adaptação contra o aquecimento foliar, reduzindo as chances de perda de água (Liakoura et al., 1997; Rossato e Kolb, 2010). Os tricomas tectores presentes em ambas as folhas de *H. chrysotrichus* aqui avaliadas aumentam os processos de refletância na superfície foliar, reduzindo a quantidade de radiação absorvida (Larcher, 2006). Além disso, os tricomas promovem a diminuição da difusão de água na camada limítrofe, uma vez que diminuem a incidência de vento na superfície celular e minimizam a transpiração (Ehleringer et al., 1976).

Em *H. chrysotrichus* ajustes anatômicos também foram verificados no caule após a submissão ao pleno sol e sombreamento moderado. Os indivíduos nestas condições apresentaram xilema secundário com vasos de maior diâmetro e em maior densidade em relação àqueles em sombreamento severo. Espécies adaptadas a condições ensolaradas são caracterizadas pelo rápido crescimento e podem apresentar características que permitam um maior fluxo de água, como vasos de maior diâmetro e menor densidade da madeira (Costa et al., 2009). Elementos de vaso maiores (em diâmetro e comprimento) são mais eficientes na condução em relação a elementos mais estreitos e menores, porém promovem menor segurança hidráulica (Lindorf, 1994; Lima et al., 2009; Zanne et al., 2010;). A eficiência no transporte de água permite uma maior condutância estomática, o que

aumenta as taxas fotossintéticas, o ganho de carbono e o crescimento (Poorter et al., 2010).

Angyalossy, Amano e Alves (2005) em estudo com *Caesalpinia echinata* (Leguminosae) verificaram que os exemplares adaptados a locais quentes e úmidos possuíam vasos de maior diâmetro, uma vez que a disponibilidade de água no solo e a evapotranspiração são maiores e permitem uma maior eficiência na condução. Nesse sentido, é provável que os indivíduos de *H. chrysotrichus* submetidos ao pleno sol tenham apresentado resposta semelhante, visto que não houve restrição hídrica para as plantas. Já no sombreamento severo os caules apresentaram os vasos menores e mais numerosos. Nesta condição, as diferenças de pressão entre o ambiente e as folhas são menores, resultando em um menor requerimento de água. Dessa forma, em plantas sob condições hídricas favoráveis, um mecanismo xilemático de transporte menos eficiente pode ser suficiente para suprir a demanda hídrica foliar (Plavcová et al., 2011).

O sombreamento reduz a capacidade de transporte de água na parte aérea e isso ocorre, principalmente, pela diminuição da atividade cambial (Schultz e Mattews, 1993). No presente estudo, foi verificada uma maior espessura da faixa cambial em pleno sol e sombreamento moderado, o que indica uma maior atividade do câmbio. Em condições de crescimento rápido, as células iniciais devem receber estímulos para aumentar a divisão celular, sendo que a extensão da atividade cambial é sensível às condições ambientais (Burger e Richter, 1991; Peszlen, 1994; Spicer e Groover, 2010). Caquet e outros (2009) verificaram em *Fagus sylvatica* (Fagaceae) que o aumento da atividade cambial foi uma das primeiras reações da planta exposta à abertura de uma clareira e, segundo Igboanugo (1990), em sombreamento severo, a atividade cambial é interrompida prematuramente em relação a um ambiente com maior disponibilidade de luz.

No presente estudo verificou-se que o aumento da atividade cambial foi acompanhado por um incremento da espessura do xilema e floema secundários, em pleno sol e em sombreamento moderado. Além disso, a maior quantidade de células em diferenciação sob essas duas condições em relação ao sombreamento severo indica alta atividade cambial. Constatou-se que o aumento da espessura do tecido xilemático foi o mais representativo no incremento no diâmetro do caule nos tratamentos a pleno sol e sombreamento moderado. Segundo Ewers (1985), uma das maneiras de aumentar a eficiência no transporte no caule é a produção de

xilema no sentido transversal, uma vez que uma maior quantidade de tecido favorece a condução de água para a parte aérea, bem como promove a sustentação do caule. Em *Fagus sylvatica* foi observado um aumento da área transversal de vasos com a abertura da clareira, principalmente para sustentar o aumento nas taxas de transpiração (Caquet et al., 2009).

O xilema secundário de *H. chrysotrichus*, aqui avaliada, apresenta parênquima aliforme confluente, comumente encontrado em florestas tropicais (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2002), com acúmulo de grãos de amidos nas plantas em pleno sol. O acúmulo de solutos nas células parenquimáticas do xilema é comumente relatado para plantas submetidas ao estresse hídrico, com função principal de osmorregulação (Braun, 1984; Hacke e Sperry, 2003). A presença de amido pode ter um papel importante na diminuição do potencial hídrico do tecido, gerando pressão osmótica e favorecendo o fluxo de água (Hacke e Sperry, 2003) e essa resposta, quando em função da radiação solar, pode minimizar os efeitos da transpiração excessiva. Essa característica pode ser importante, por exemplo, nos momentos em que as folhas são perdidas, ondea liberação de açúcares no interior dos vasos mantém, então, o fluxo contínuo (Lima et al., 2009).

O floema distribui os fotoassimilados produzidos pelas folhas (Cutler et al., 2011) e, dessa forma, pode sofrer alterações em função do ambiente luminoso. Nesse estudo, as plantas de *H. crysotrichus* submetidas ao pleno sol e sombreamento moderado apresentaram maior espessura do tecido floemático em relação ao sombreamento severo. Uma vez que as taxas de crescimento e a produção de biomassa foram superiores nesses dois tratamentos, é possível concluir que uma maior espessura no tecido condutor de fotoassimilados aumenta sua distribuição e o incremento de biomassa nos órgãos. Além disso, o floema pode estar relacionado à reversão do processo de embolismo em elementos de vaso. Segundo Salleo e outros (1996), Zwieniecki e outros (2000) e Salleo e outros (2004), os solutos secretados pelo floema e conduzidos aos elementos de vaso interrompidos poderiam aumentar a pressão osmótica na célula, favorecendo a retomada do fluxo hídrico.

A presença da periderme em plantas que apresentam crescimento secundário está relacionada, principalmente, à proteção e cicatrização (Levizou et al., 2004; Castro et al., 2009; Mazzoni-Viveiros e Costa, 2009). As propriedades da periderme podem conferir à planta capacidade de adaptação às variáveis ambientais, e, devido

às características hidrofóbicas do súber, a periderme é especialmente importante para evitar a perda de água e proteção térmica de caules (Mazzoni-Viveiros e Costa, 2009). Em *H. crysotrichus* a periderme mostrou-se mais espessa nos caules em pleno sol e sombreamento moderado, demonstrando a maior necessidade de proteção nesses ambientes, em relação ao sombreamento severo.

## 6.6 ÍNDICE DE PLASTICIDADE

A plasticidade fenotípica pode ser definida como a fração de uma variação fenotípica observada em uma variável em função de diferentes ambientes e pode ser expressa através do índice de plasticidade (Valladares et al., 2000; Valladares et al., 2005). A análise do IP no presente estudo mostrou que a intensidade luminosa influenciou modificações das características fisiológicas, morfológicas e anatômicas em *H. chrysotricus*.

No primeiro período de avaliação, 90 dias após o início do tratamento, o IP calculado para as diferentes variáveis, demonstra que os ajustes foram predominante foliares e fisiológicos. Alguns estudos mostram que a aclimatação a diferentes intensidades luminosas em folhas pré-existentes é devida, principalmente, a ajustes bioquímicos, em detrimento dos morfológicos e anatômicos (Sims e Pearcy, 1992; Yamashita et al., 2000; Yamashita et al., 2002). Verificou-se no trabalho que a espessura da folha é determinada pela exposição solar durante o seu desenvolvimento, não sendo observadas grandes variações quando estas já estão maduras (Sims e Pearcy, 1992). Os resultados obtidos no presente estudo com *H. crysotrichus* corroboram essa afirmação.

O teor de pigmentos fotossintetizantes, bem como a razão chl*a*/chl*b*, em folhas pré-existentes de *H. crysotrichus* foram as características que exibiram maior plasticidade no primeiro período de avaliação. Outras arbóreas tropicais também exibiram resultados semelhantes, as quais a aclimatação em função da radiação solar de folhas maduras deve-se, sobretudo, a variações na composição e teor de pigmentos fotossintetizantes (Krause et al., 2004). Em *H. crysotrichus* os ajustes fisiológicos verificados nas folhas pré-existentes provavelmente favoreceram o processo fotossintético, uma vez que foi verificado um incremento significativo da massa seca total das plantas em pleno sol.

A análise do IP das características aqui avaliadas após 200 dias de tratamento demonstrou maiores ajustes morfológicos e anatômicos das plantas. As folhas novas emitidas de *H. chrysotrichus* apresentaram características que devem ter minimizado os efeitos dos tratamentos, tanto o excesso quanto a escassez de luz, o que diminuiu a necessidade de ajustes fisiológicos, cujas variáveis apresentaram-se menos plásticas.

As folhas são os primeiros órgãos a responder as variações ambientais (Danquah, 2010) e, segundo Kursar e Coley (1999), as espécies podem variar os processos de aclimatação à radiação solar de acordo com o tempo de vida das folhas. Espécies que apresentam folhas com maior tempo de vida investem na aclimatação a nível foliar, enquanto espécies com folhas com tempo curto de vida apresentam um resposta ao nível de toda a planta, com rápido desenvolvimento de folhas novas adaptadas à nova condição (Kursar e Coley, 1999). Da mesma forma, constatou-se aqui que *H. crysotrichus*, sendo uma espécie decídua, apresentou características adaptativas mais acentuadas nas folhas novas, que emergiram após a submissão aos tratamentos luminosos. A grande plasticidade em função da luminosidade observada em *H. chrysotrichus* para a AFE, RAF e MFE também já foi verificada para outras espécies arbóreas (Poorter et al., 2006; Lima et al., 2010).

A plasticidade anatômica foliar em função da intensidade luminosa verificada no presente estudo é amplamente relatada em espécies arbóreas tropicais e favorece a distribuição das espécies nos diferentes ambientes florestais (Justo et al., 2005; Sabbi et al., 2010; Silva et al., 2010). Apesar dos maiores IP serem verificados para as folhas, o caule mostrou maior plasticidade quanto a espessura da faixa cambial, o que demonstra a grande sensibilidade deste tecido à variações na disponibilidade luminosa.

Os altos índices de plasticidade verificados para a atividade da enzima catalase em folhas pré-existentes e em folhas novas pode ter ocorrido devido à fotoinativação da enzima em pleno sol e sombreamento moderado conforme discutido anteriormente e, dessa forma, talvez não reflita uma característica plástica para o presente estudo.

# 7 CONCLUSÕES

- Plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* apresentam plasticidade fenotípica relacionada à disponibilidade luminosa;

- A aclimatação a diferentes intensidades de radiação solar deu-se por meio de modificações em características fisiológicas, morfológicas e anatômicas, principalmente em relação às folhas;

- Folhas de *H. chrysotrichus* pré-existentes aos tratamentos mostram ajustes predominantemente fisiológicos, enquanto folhas novas emitidas exibem modificações predominantemente morfológicas e anatômicas;

- Os resultados indicam grande capacidade de plantas jovens de *H. chrysotrichus* em habitar ambientes com elevada amplitude de variação da radiação solar, o que a torna espécie recomendada para projetos de reflorestamento e recuperação de áreas degradadas.

# 8 REFERÊNCIAS


ALERIC, K. M.; KIRKMAN, L. K. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera mellissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. **American Journal of Botany,** v. 92, n. 4, p. 682-689, 2005.

ALQUINI, Y.; BONA, C.; BOEGER, M. R. T.; COSTA, C. G.; BARROS, C. F. Epiderme. In: APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal.** 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009.

ALSCHER, R. G.; DONAHUE, J. H.; CRAMER, C. L. reactive oxygen species and antioxidants: relationships in green cells. **Physiol. Plantarum,** v. 100, p. 224-233, 1997.

ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the Wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth ring and vessels. **IAWA Journal,** Leiden, v. 20, n. 1. p. 3-30, 2000.

ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the Wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. **IAWA Journal,** Leiden, v. 23, n. 4. p. 391-418, 2002.

ANGYALOSSY, V.; AMANO, E.; ALVES, E. S. Madeiras utilizadas na fabricação de arcos para instrumentos de corda: aspectos anatômicos. **Acta bot. bras.,** v. 19, n. 4, p. 819-834, 2005.

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annu. Rev. Plant Biol.,** v. 55, p. 373-399, 2004.

ARNOLD, D. H.; MAUSETH, J. D. Effects of environmental factors on development of wood. **American Journal of Botany,** v. 86, n. 3, p. 367-371, 1999.

ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidases in *Betha vulgaris*. **Plant Physiology.** v. 24, p. 1-14, 1949.

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

ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. **Plant Science,** v. 166, p. 3-16, 2004.

ASHTON, P. M. S.; BERLYN, G. P. Leaf adaptation of some *Shorea* species to sun and shade. **New phytol,** v.121, p. 587-596, 1992.

BAOLI, D.; YANWEI, L.; CHUNYING, Y.; CHUNYANG, L. Morphological and physiological plasticity of woody plant in response to high light and low light. **Chin. J. Appl. Environ. Biol.,** v. 11, n. 2, p. 238-245, 2005.

BARTLEY, G. E.; SCOLNIK, P. A. Plant Carotenoids: Pigments for Photoprotection, Visual Attraction, and Human Health. **The Plant Cell,** v. 7, p. 1027-1038, 1995.

BITTENCOURT JR, N. S.; MORAES, C. I. G. Self-fertility and polyembryony in South American yellow trumpet trees (Handroanthus chrysotrichus and H. ochraceus, Bignoniaceae): a histological study of postpollination events. **Plant Syst. Evol.,** v. 288, p. 59-76, 2010.

BONE, R. A.; LEE. D. W.; NORMAN, J. M. Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. **Applied Optics,** v. 24, n. 10, p. 1408-1412, 1985.

BOSIO, F.; SOFFIATTI, P.; BOEGER, M. R. T. Ecological wood anatomy of M*iconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. **IAWA Journal,** v. 31, n. 2, p. 179-190, 2010.

BRADFORD, M. M. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Anal. Biochem.,** v. 72, p. 248–254, 1976.

BRAUN, H. J. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. **IAWA Bulletin,** v. 5, n. 4, p. 275-294, 1984.

BURGER, L. M.; RICTHER, H. G. **Anatomia da Madeira.** São Paulo: Nobel, 1991.

BURRIT, D. J.; MACKENZIE, S. Antioxidant metabolism during acclimation of *Begonia* X *erythrophylla* to high light levels. **Annals of Botany,** v. 91, p. 783-794, 2003.

CAQUET, B.; BARIGAH, T.; COCHARD, H.; MONTPIED, P.; COLLET, C.; DREYER, E.; EPRON, D. Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening. **Tree Physiology,** v. 29, p. 1395-1405, 2009.

CARLQUIST, S. Vessel grouping in dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. **ALISO,** v. 10, n. 4, p. 505-525, 1984.

CARVALHO, M. A. M.; PINTO, M. M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. Inulin production by *Vernonia herbacea* as influenced by mineral fertilization and time of harvest. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, n. 3, 1998.

CASAGRANDE JUNIOR, J. G.; BIANCHI, V. J.; STRELOW, E. Z.; BACARIN, M. A.; FASCHINELLO, J. C. Influência do sombreamento sobre os teores de carboidratos e fenóis em estacas semilenhosas de araçazeiro. **Pesq. Agrop. Bras.,** Brasília, v. 34, n. 12, p. 2219-2223, 1999.

CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia vegetal: Estrutura e função de órgãos vegetativos.** Lavras: UFLA, 2009.

CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J.; VALLADARES, F. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. **Invest. Agrar: Sist Recur For,** v. 14, n. 3, p. 334-344, 2005.

CHAPIN III, F. S.; SCHULZE, E.; MOONEY, H. A. The ecology and economics of storage in plants. **Annu. Rev. Ecol Syst,** v. 21, p. 423-447, 1990.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to whole plant. **Functional Plant Biology,** v. 30, p. 239-264, 2003.

CHAZDON, R. L.; KAUFMANN, S. Plasticity of Leaf Anatomy of Two Rain Forest Shrubs in Relation to Photosynthetic Light Acclimation. **Functional Ecology,** v. 7, n. 4, p. 385-394, 1993.

CHOAT, B.; MEDEK, D. E.; STUART, S. A.; PASQUET-KOK, J.; EGERTON, J. J. G.; SALARI, H.; SACK, L.; BALL, M. C. Xylem traits mediate a trade-off between resistance to freeze–thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens. **New Phytologist,** v. 191, p. 996-1005, 2011.

CONOCONO, E. A.; EGDANE, J. A.; SETTER, T. L. Estimation of canopy photosynthesis in rice by means of daily increases in leaf carbohydrate concentrations. **Crop Scienc,** v. 38, p. 987-995, 1998.

COSTA, C. G.; CALLADO, C. H.; CORADIN, V. T. R.; CARMELLO GUERREIRO, S. M. Xilema. In: APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal.** 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009.

CRAVEN, D.; GULAMHUSSEIN, S.; BERLYN, G. P. Physiological and anatomical responses of *Acacia koa* (Gray) seedlings to varing light and drought conditions. **Environmental and Experimental Botany,** v. 60, p. 205-213, 2010.

CUTLER, D. F.; BOTHA, T.; STEVENSON, D. W. **Anatomia Vegetal:** Uma abordagem aplicada. Porto Alegre: Artmed, 2011.

DANQUAH, J. A. Phenotypic plasticity of leaf length to an environmental gradient in *Khaya ivorensis* (Meliaceae) populations in Ghana. **African journal of Encvironmental Science and Technology,** v. 4, n. 12, p. 860-865, 2010.

DAVIES, K. M.; SEELYE, J. F.; IRVING, D. E.; BORST, W. M.; HURST, P. L.; KING, G. A. Sugar regulation of harvest-related genes in asparagus. **Plant Physiol.,** v. 111, p. 877-883, 1996.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.,** v. 43, p. 599-626, 1992.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. W. The role of xanthophylls cycle carotenoids in the protection of phptosynthesis. **Trends in plant science,** v. 1, n. 1, p. 21-26, 1996.

DEMMIG-ADAMS, B.; GILMORE, A. M.; ADAMS III, W. W. In vivo functions of carotenoids in higher plants. **The FASEB Journal,** v. 10, p. 403-412, 1996.

DICKISON, W. C. **Integrative Plant anatomy.** San Diego: Harcourt Academic Press, 2000.

DUBOIS, M.; GILES, K. A.; HAMILTON, J. K. Colorimetric method for determination of sugars, and related substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, n.3, p. 350-356, 1956.

DUZ, S.R.; SIMINSKI, A.; SANTOS, M.; PAULILO, M.T.S. Crescimento inicial de três espécies de arbóreas da Floresta Atlântica em resposta a variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v.27, n.3, p. 587-596, 2004.

EHLERINGER, J.; BJORKMAN, O.; MOONEY, H. A. Leaf pubescence: Effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. **Science,** New Series, v. 192, n 4237, p. 376-377, 1976.

ENDE, W. V.; VALLURU, R. Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging? **Journal of Experimental Botany,** v. 60, n. 1, p. 9-18, 2009.

ENGEL, V. L.; POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. **Rev. Bras. Fisiol. Vegetal,** v. 3, n. 1, p. 39-45, 1991.

ENNAJEH, M.; VADEL, A. M.; KHEMIRA, H. Osmoregulation and osmoprotection in the leaf cells of olive cultivars subjected to severe water deficit. **Acta Physiol. Plant,** v. 31, p. 711-721, 2009.

EWERS, F. W. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. **IAWA Bulletin,** v. 6, n. 4, p. 309-317, 1985.

FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany,** v. 57, p. 631-637, 1986.

FAVARETTO, V. F.; MARTINEZ, C. A.; SORIANI, H. H.; FURRIEL, R. P. M. Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. **Environmental and Experimental Botany,** v. 70, p. 20-28, 2011.

FEIERABEND, J.; ENGEL, S. Photoinactivation of catalase *in vitro* and in leaves. **Archives of Biochemistry and Biophysics,** v. 251, p. 567-576, 1986.

FEIERABEND, J.; SCHAAN, C.; HERTWIG, B. photoinactivation of catalase occurs under both high- and low-temperature stress conditions and accompanies photoinhibition of photosystem II. **Plant. Physiol.,** v. 100, p. 1554-1561, 1992

FERMINO JUNIOR, P. C. P.; PAULILO, M. T. S.; REIS, A.; SANTOS, M. Especies pioneiras e climácicas da floresta ombrófila densa: anatomia foliar comparada. **Insula,** Florianópolis, n.33, p. 21-37, 2004.

FERRAZ, A. V.; ENGEL, V. L. Efeito do tamanho de tubetes na qualidade de mudas de Jatobá (H*ymenaea courbaril* L. var. *Stilbocarpa* (hayne) Lee et Lang.), Ipê-amarelo (*Tabebuia chrysotricha* (mart. Ex DC.) Sandl.) e Guarucaia (*Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan). **Revista Árvore,** Viçosa-MG, v. 35, n. 3, p. 413-423, 2011.

FINI, A.; FERRINI, F; FRANGI, P.; AMOROSO, G.; GIORDANO, C. Growth, leaf gás Exchange and leaf anatomy of three ornamental shrubs grown under different light intensities. **Europ. J. Hort. Sci,** v. 75, n. 3, p. 111-117, 2010.

FRANK, E.; LE ROUX, X.; MILLARD, P.; DREYER, E.; JAOUEN, G.; SAINT-JOANIS, B.; WENDLER, R. Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. **Plant, Cell and Environment,** v. 24, p. 1279-1288, 2001.

GARNIER, E.; LAURENT, G., BELLMANN, A.; DEBAIN, S.; BERTHELIER, P.; DUCOUT, B.; ROUMET, C.; NAVAS, M.-L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New Phytologist,** v. 152, p. 69-83, 2001.

GIVINISH, T, J. Adapatation to sun and shade: a whole-plat perspective. **Aust. J. Plant Physiol,** v. 15, p. 63-92, 1988.

GOBBI, K. F.; GARCIA, R.; VENTRELLA, M. C.; NETO, A. F. G.; ROCHA, G. C. Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. **Revista Brasileira de Zootecnia,** v. 40, n. 7, p. 1436-1444, 2011.

GONÇALVES, J. F. C.; MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. **R. Bras. Fisiol. Veg.,** v. 13, n. 2, p. 149-157, 2001.

GROSE, S. O.; OLMSTEAD, R. R. Taxonomic Revisions in the Polyphyletic Genus *Tabebuia* s. l. (Bignoniaceae). **Systematic Botany,** v. 32, n. 3, p. 660-670, 2007.

GUIDI, L.; DEGL'INNOCENTI, E.; REMORINI, D.; MASSAI, R.; TATTINI, M. Interactions of water stress and solar irradiance on the physiology and biochemistry of *Ligustrum vulgare*. **Tree physiology,** v. 28, p. 873-883, 2008.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Limits to xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. **Plant, Cell and Environmental,** v. 26, p. 303-311, 2003.

HAVIR, E.; MCHALE, N. A. A Regulation of Catalase Activity in Leaves of *Nicotiana sylvestris* by High $CO_2$. **Plant Physiology**, v.89, n.3, p.952-957, 1989.

HENDRY, G. A. F.; PRICE, A. H. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: HENDRY, G. A. F.; GRIME, J. **Methods of comparative study.** London: Chapman & Hall, 1993.

HERTWIG, B.; STREB, P.; FEIERABEND, J. Light dependence of catalase synthesis and degradation in leaves and the influence of interfering stress conditions. **Plant Physiol.,** v. 100, p. 1547-1553, 1992.

HOFFMAN, S.; SCHWEINGRUBER, F. H. Light shortage as a modifying factor for growth dynamics and wood anatomy in young deciduous trees. **IAWA Journal,** v. 23, n. 2, p. 121-141, 2002.

HUNT, R. **Plant growth curves**: the functional approach to plant growth analysis. London: Edward Arnold Publishers, 1982.

IGBOANUGO, A. B. I. Effects of shading on shoot morphology, wood production and strcture of *Quercus petraea* seedlings. **Forest Ecology an Management,** v. 38, p. 27-36, 1990.

INZÉ, D.; MONTAGU, M. V. Oxidative stress in plants. **Current Opinion in Biotechnology,** v. 6, p. 153-158, 1995.

JANG, J.; LÉON, P.; ZHOU, L.; SHEEN, J. Hexokinase as a sugar sensor in higher plants. **The Plant Cell,** v. 9, p. 5-19, 1997.

JANUÁRIO, M.; VISWANADHAM, Y.; SENNA, R. C. Radiação solar total dentro e fora de floresta tropical úmida de terra firme (Tucuruí, Pará). **Acta Amazonica,** v. 22, n. 3, p. 335-340, 1992.

JERMYN, M. A. A new method for the determination of ketohexoses in presence of aldohexoses. **Nature**, v.177, p. 38-39, 1956.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill Co.,1940.

JURIK, T.W.; CHABOT, J.W.; CHABOT B.F. Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria virginiana* under changing light regimes. **Plant Physiology,** v.63, p. 542–547, 1979.

JUSTO, C. F.; SOARES, A. M.; GAVILANES, M. L.; CASTRO, E. M. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brsiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta bot. bras.,** v. 19, n. 1, p. 111-123, 2005.

KAMALUDDIN, M.; GRACE, J. Growth and photosynthesis of tropical forest tree seedlings (*Bischofia javanica* Blume) as influenced by a change in light availability. **Tree Physiology,** v. 13, p. 189-201, 1993.

KAKANI, V. G.; VU, J. C. V.; ALLEN JR, L. H.; BOOTE, K, J. Leaf photosynthesis and carbohydrates of CO2-enriched maize and grain sorghum exposed to a short period of soil water deficit during vegetative development. **Journal of Plant Physiology,** v. 168, p. 2169-2176, 2011.

KELLY, J.; JOSE, S.; NICHOLS, J. D.; BRISTOW, M. Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. **Forest Ecology and Management,** v. 257, n. 1, p. 287-293, 2009.

KEVEKORDES, K.G.; MCCULLY, M. E.; CANNY, M. J. The occurrence of an extended bundle sheath system (paraveinal mesophyll) in the legumes. **Canadian Journal of Botany,** v. 66, p. 94–100, 1987.

KNIGHT, H.; KNIGHJT, M. R. Abiotic stress signaling pathways: specificity and cross-talk. **Trends in Plant Science,** v. 6, n. 6, p. 262-267, 2001.

KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia,** v.98, p. 419-428, 1994.

KITAJIMA, K.; HOGAN, K. P. Increases of chlorophyll *a*/*b* ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. **Plant, Cell and Environment,** v. 26, p. 957-965, 2003.

KITAO, M.; LEI, T. T.; KOIKE, T.; TOBITA, H.; MARUYAMA, Y. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. **Plant, Cell and Environment,** v. 23, p. 81-89, 2000.

KLICH, M. G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany,** v. 44, p. 171-183, 2000.

KOCH, K. E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. **Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.,** v. 47, p. 509-540, 1996.

KOSHIBA, T. Cytosolic ascorbate peroxidase in seedlings and leaves of maize (*Zea mays*). **Plant an Cell Physiology.** Oxford, v. 34, p. 713-721, 1993.

KOZLOWSKI, T.T.; KRAMER, P. J.; PALLARDY, S. G**. The physiological ecology of woody plants.** San Diego: Academic Press, 1991.

KRAMER, P. J.; KOZLOWSKI, T. **Physiology of woody plants.** New York: Academic Press, 1979.

KRAUS, J.E., ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica: EDUR, 1997.

KRAUSE, G. H.; GRUBE, E.; KOROLEVA, O. Y.; BARTH, C.; WINTER, K. Do mature shade leaves of tropical tree seedlings acclimate to high sunlight and UV radiation? **Functional Plant Biology,** v. 31, p. 743-756, 2004.

KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W.; WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. **Plant, Cell and Environment,** v. 24, p. 1345-1352, 2001.

KUBINOVÁ, L. Stomata and mesophyll characteristics of barley leaf as affected by light: stereological analysis. **Journal of Experimental Botany,** v. 42, n. 241, p. 995-1001, 1991.

KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest unjderstory. **Oecologia,** v.121, p. 489-498, 1999.

KWAK, M. J.; LEE, S. H.; WOO, S. Y. Growth and anatomical characteristics of different water and light intensities on a cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. **African Journal of Biotechnology,** v. 10, n. 53, p. 10964-10979, 2011.

LAMBERS, H.; CHAPIM III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology.** 2 ed. Berlin: Springer, 2008.

LANSING, A. J.; FRANCESCHI, V. R. The paraveinal mesophyll: A specialized path for intermediary transfer of assimilates in legume leaves. **Australian Journal of Plant Physiology,** v 27, n. 8-9, p. 757-767, 2000.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal.** São Carlos: RiMa, 2006.

LEE, D. W.; OBERBANER, S. F.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M. MOHAMAD, H.; YAP, S. K. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeats Asian *Hopea* species. **Oecologia,** v. 110, p. 1-9, 1997.

LEE, D.W.; BONE, R.; TARSIS, S.; STORCH, D. Correlates of leaf optical properties in tropical forest extreme shade and sun plants. **American Journal of Botany,** v.73, p. 1100-1108, 1990.

LEEGOOD, R. C. Roles of the bundle sheath cells in leaves of C3 plants. **Journal of Experimental Botany,** v. 59, n. 7, p. 1663-1673, 1008.

LEGROS, S.; MIALET-SERRA, I.; CLEMENT-VIDAL, A.; CALIMAN, J. –P.; SIREGAR, F. A.; FABRE, D.; DINGK UHN, M. Role of transitory carbon reserves during adjustment to climate variability and source-sink imbalances in oil palm (*Elaeis guineensis*). **Tree Physiology,** v. 29, p. 1199-1211, 2009.

LEVIZOU, E.; PETROPOULOU, Y.; MANETAS, Y. Carotenoid composition of peridermal twigs does not fully conform to a shade acclimation hypothesis. **Photosynthetica,** v. 42, n. 4, p. 591-596, 2004.

LIAKOURA, V.; STEFANOU, M.; MANETAS, Y.; CHOLEVAS, C.; KARABOURNIOTIS, G. Trichome density and its UV-B protective potential are affected by shading and leaf position on the canopy. **Environmental and Experimental Botany,** v. 38, p. 223-229, 1997.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C.; DOLL, M.; FIETZ, H. J.; BACH, T.; KOZEL, U.; MEIER, D.; RAHMSDORF, U. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light an low-light plants and of sun and shade leaves. **Photosynthesis Res.,** v. 2, p. 115-141, 1981.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. In: Wrolstad, R. E.; ACREE, T. E.; AN, H.; DECKER, E. A.; PENNER, M. H.; REID, D. S.; SCHWRTZ, S. J.; SHOEMAKER, C. F.; SPORNS, P. (Eds.). **Current protocols in food analytical chemistry (CPFA).** New York: John Wiley & Sons, F4.3.1-F4.3.8, 2001

LICHTENTHALER, H. K.; AC, A.; MAREK, M. V.; KALINA, J.; URBAN, O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. **Plant physiology and biochemistry,** v. 45, p. 577-588, 2007.

LIMA, M. A. O.; MIELKE, M. S.; LAVINSKY, A. O.; FRANÇA, S.; ALMEIDA, A. F.; GOMES, F. P. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Sci. For.,** Piracicaba, v. 38, n. 87, p. 527-534, 2010.

LIMA, R. S.; OLIVEIRA, P. L.; RODRIGUES, L. R. Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. **Revista Brasil. Bot.,** v. 32, n. 2, p. 361-374, 2009.

LIMA JR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; BARBOSA, J. P. R. A. D. Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. Submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **R. Árvore,** Viçosa-MG, v. 30, n. 1, p. 33-41, 2006.

LINDORF, H. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical Forest. **IAWA Journal,** v. 15, n. 4, p. 361-376, 1994.

LOHMANN, L.G. Bignoniaceae. *In:* **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. Disponível em: <*http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB114078*>. Acesso em 30 jun. 2011.

LOHMANN, L.G. Bignoniaceae. *In:* **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2012. Disponível em: <*http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB112305*>. Acesso em 15 jan. 2012.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras:** Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa-SP: Instituto Plantarum, 2008.

LUSK, C. H.; FALSTER, D. S.; JARA-VERGARA, C. K.; JIMENEZ-CASTILLO, M.; SALDAÑA-MENDONZA, A. Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. **Functional Ecology,** v. 22, p. 454-459, 2008.

MARCH, R. H.; CLARK, L. G. Sun-shade variation in bamboo (Poaceae: Bambusoideae) leaves. **Telopea,** v. 13, n. 1-2, p. 93-104, 2011.

MARCHESE, J. A.; MATTANA, R. S.; MING, L. C.; BROETTO, F.; VENDRAMINI, P. F.; MORAES, R. M. Irradiance stress responses of gas exchange and antioxidant

enzyme contents in pariparoba [*Pothomorphe umbellata* (L.) Miq.] plants. **Photosynthetica,** v. 46, n. 4, p. 501-505, 2008.

MARTINAZZO, E. G.; ANESE, S.; WANDSCHEER, A. C. D.; PASTORINI, H. Efeito do sombreamento sobre o crescimento inicial e teor de clorofila foliar de *Eugenia uniflora* Linn (pitanga) – família Myrtaceae. **Revista Brasileira de Biociências,** Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 162-164, 2007.

MAULE, H. G.; ANDREWS, M.; MORTON, J. D.; JONES, A. V.; DALY, G. T. Sun/shade acclimation and nitrogen nutrition of *Tradescantia fluminensis*, a problem weed in New Zealand native forest remnants. **New Zealand Journal of Ecology,** v. 19, n. 1, p. 35-46, 1995.

MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; COSTA, C. G. Periderme. In: APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal.** 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009.

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A.; HEILMEIER, H. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. **Tree physiology,** v. 21, p. 251-259, 2001

MELGAR, J. C.; GUIDI, L.; REMORINI, D.; AGATI, G.; DEGL'INNOCENTI, E.; CASTELLI, S.; BARATTO, M. C.; FARALONI, C.; TATTINI, M. Antioxidant defences and oxidative damage in salt-treated olive plants under contrasting sunlight irradiance. **Tree Physiology,** v. 29, p. 1187-1198, 2009.

MENEZES, N. L.; SILVA, D. C.; PINNA, G. F. A. M. Folha. In: APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal.** 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009.

MILANEZE-GUTIERE, M. A.; MELLO, J. C. P.; DELAPORTE, R. H. Efeitos da intensidade luminosa sobre a morfoanatomia foliar de *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold. (Verbanaceae) e sua importância no controle de qualidade da droga vegetal. **Revista Brasileira de Farmacognosia,** v. 13, n. 1, p. 23-33, 2003.

MISHRA, N. P.; MISHRA, R. K.; SINGHAL, G. S. Changes in the activities of anti-oxidant enzymes during exposure of Intact wheat leaves to strong visible light at different temperatures in the presence of protein synthesis inhibitors. **Plant Physiol.,** v. 102, 903-910, 1993.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science,** v. 7, n. 9, 2002.

MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; GOLLERY, M.; BREUSEGEM, F. V. Reactive oxygen gene network of plants. **Trends in Plant Science,** v. 9, n. 10, 2004.

MYERS, J. J.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. **Journal of Ecology,** v. 95, p. 383-395, 2007.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hidrogen peroxide is sacavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplast. **Plant Cell Physiology**. v.22, p. 867-880, 1981.

NEWELL, E. A.; MULKEY, S. S.; WRIGHT, S. J. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. **Oecologia,** v. 131, p. 333-342, 2002.

NISHIKAWA, F.; KATO, M.; HYODO, H.; IKOMA, Y.; SUGIURA, M.; YANO, M. Effect of sucrose on ascorbate level and expression of genes involved in the ascorbate biosynthesis and recycling pathway in harvested broccoli florets. **Journal of Experimental Botany,** v. 56, n. 409, p. 65-72, 2005.

NOCTOR, G.; FOYER, C. H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Biol.,** v. 49, p. 249-279, 1998.

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

OSUNKOYA, O. O.; ASH, J. E.; HOPKINS, M. S.; GRAHAM, A. W. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. **Journal of Ecology,** v. 82, n. 1, p. 149-163, 1994.

PAIVA, E. A. S.; ISAIAS, R. M. S.; VALE, F. H. A.; QUEIROZ, C. G. S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallid* (Rose) Hunt. cv. *Purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Achives of Biology and Technology,** v. 46, n. 4, p. 617-624, 2003.

PARKHURST, D. F. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **Journal of Ecology,** v. 66, n. 2, p. 367-383, 1978.

PARKHURST, D. F.; LOUCKS, O. L. Optimal leaf size in relation to environment. **The Journal of Ecology,** v. 60, n. 2, p. 505-537, 1972.

PEARCE, D. W.; MILLARD, S.; BRAY, D. F.; ROOD, S. R. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. **Tree Physiology,** v. 26, p. 211-218, 2006.

PEIXOTO, P.H.P.; CAMBRAIA, J.; SANT'ANNA, R.; MOSQUIN, P.R.; MOREIRA, M.A. Aluminium effects on lipid peroxidation and on the activities of enzymes of oxidative metabolism in sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.11, n.3, p.137-143, 1999.

PELTZER, D.; POLLE, A. Diurnal fluctuations of antioxidative systems in leaves of field-grown beech trees (*Fagus sylvatica*): Responses to light and temperature. **Physiologua Plantarum,** v. 111, p. 158-164, 2001.

PEREIRA, D. C.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. **Acta bot. bras.,** v. 23, n. 1, p. 267-273, 2009.

PESZLEN, I. Influence of age on selected anatomical properties of populus clones. **IAWA Journal,** v. 15, n. 3, p. 311-321, 1994.

PIPER, F. I.; REYES-DIÁZ, M.; CORCUERA, L. J.; LUSK, C. H. Carbohydrate storage, survival, and growth of two evergreen *Nothofagus* species in two contrasting light environments. **Ecol. Res.,** v. 24, p. 1233-1241, 2009.

PLAVCOVÁ, L; HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Linking irradiance-induced changes in pit membrane ultrastructure with xylem vulnerability to cavitation. **Plant, Cell and Environment,** v.34, p.501-513, 2011.

POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, $CO_2$, nutrients and water: a quantitative review. **Aust. J. Plant Physiol.** v. 27, p. 595-607, 2000.

POORTER, H.; NIINEMETS, U.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist,** v. 182, p. 565-588, 2009.

POORTER, H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist,** p. 1-21, 2011.

POORTER, H.; PEPIN, S.; RIJKERS, T.; JONG, Y.; EVANS, J. R.; KÖMER, C. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. **Journal of Experimental Botany,** v. 57, n. 2, p. 355-371, 2006.

POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology,** v. 13, p. 396-410, 1999.

POORTER, L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth fo rain forest tree species. **Functional Ecology,** v. 15, p. 113-123, 2001.

POORTER, L.; MCDONALD, I.; ALARCÓN, A.; FICHTLER, E.; LICONA, J.; PEÑA-CLAROS, M.; STERCK, F.; VILLEGAS, Z.; SASS-KLAASEN, U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist,** v. 185, p. 481-492, 2010.

POPMA, J.; BONGERS, F. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. **Oecologia,** Berlin, v. 75, p. 625-632, 1988.

POWLES, 1984. Photoinhibtion of photosynthesis induced by visible light. **Ann. Rev. Plant Physiol.,** v. 35, p. 15-44, 1984.

RAIMONDO, F.; TRIFILÒ, P.; LO GULLO, M. A.; RUFFA, R.; NARDINI, A.; SALLEO, S. Effects of reduced irradiance on hydraulic architeture and water relations or two olive clones with different growth potentials. **Evironmental and Experimental Botany,** v. 66, p. 249-256, 2009.

REGO, G. M.; POSSAMAI, E. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do jequitibá-rosa. **Bol. Pesq. Fl.,** Colombo, n. 53, p. 179-194, 2006.

REYES, T.; NELL, T. A.; BARRETT, J. E.; CONOVER, C. A. Testing the light acclimatization potential of *Chrysalidocarpus lutescens* Wendl. **Hort. Science,** v. 31, n. 7, p. 1203-1206, 1996.

RIAZI, A.; MATSUDA, K.; ARSLAN, A. Water-stress induced changes in concentrations of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves. **Journal of Experimental Botany**, v.36, n.11, p. 1716-1725, 1985.

RÔÇAS, G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**, v. 11, p. 469-473, 1997.

ROCHE, P.; DÍAZ-BURLINSON, N.; GACHET, S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? **Plant Ecology,** v. 174, p. 37-48, 2004.

ROSSATO, D. R.; KOLB, R. M. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta bot. bras.,** v. 24, n. 3, p. 605-612, 2010.

SABBI, L. B. C.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (*Anacardiaceae*) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **IHERINGIA, Sér. Bot.,** Porto Alegre, v. 65, n. 2, p. 171-181, 2010.

SALLEO, S.; GULLO, M. A.; PAOLI, D.; ZIPPO, M. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in Young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. **New Phytol.,** v .132, p. 47-56, 1996.

SALLEO, S.; GULLO, M. A.; TRIFILÒ, P.; NARDINI, A. New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. **Plant, Cell and Environment,** v. 27, p. 1065-1076, 2004.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; RIGONI, M. R.; FILHO, H. S. Crescimento inicial de mudas de *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns sob condição de sombreamento. **Revista Árvore,** v. 27, n. 6, p. 753-758, 2003.

SCANDALIOS, J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research,** v. 38, p. 995-1014, 2005.

SCANDALIOS, J. G.; GUAN, L.; POLIDOROS, A. N. Catalases in plants: gene structure, properties, regulation, and expression. In: Scandalios, J. G. (Eds.).

**Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defenses.** New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997.

SCHULTZ, H. R.; MATTHEWS, M. A. Xylem development and hyfraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.): evidence that low light uncouples water transport capacity form leaf area. **Planta,** v. 190, v. 393-406, 1993.

SPICER, R.; GROOVER, A. Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. **New Phytologist,** v. 186, p. 577-592, 2010.

SILVA, A. M. L.; COSTA, M. F. B.; LEITE, V. G. L.; REZENDE, A. A.; TEIXEIRA, S. P. Anatomia foliar e implicações taxonômicas em espécies de ipês. **Hoehnea,** v. 36, n. 2, p. 329-338, 2009.

SILVA, A. S.; OLIVEIRA, J. G.; CUNHA, M.; VITÓRIA, A. P. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic Forest. **Brazilian Society of Plant Physiology,** v. 22, n. 4, p. 245-254, 2010.

SIMS, D. A.; PEARCY, R. W. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. **American Journal of Botany,** v. 79, p. 449–455, 1992.

SMEEKENS, S. Sugar-induced signal transduction in plants. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.,** v. 51, p. 49-81, 2000.

SMITH, H.; WHITELAM, G. C. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. **Plant, Cell and Environment,** v. 20, p. 840-844, 1997.

SOFO, A.; DICHIO, B.; XILOYANNIS, C.; MASIA, A. Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive trees. **Plant Science,** v. 166, p. 293-302, 2004.

SOUZA, A.; DE PAULA, A. C. C. F. F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. Effects of irradiance on non-structural carbohydrates, growth, and hypoglycemic activity of *Rhynchelytrum repens* (Willd.) c.e. hub (Poaceae). **Braz. J. Biol.,** v. 64, n. 3B, p. 697-706, 2004.

SOUZA, B. D.; RODRIGUES, B. M.; ENDRES, L.; SANTOS, M. G. Ecophysiology parameters of four Brazilian Atlantic Forest species under shade and drought stress. **Acta Physiol. Plant,** v. 32, p. 729-737, 2010.

SOUZA, L. A.; OLIVEIRA, J. H. G. Morfologia e anatomia das plântulas de *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb e *T. chrysotricha* (Mart. ex Dc.) Standl. (Bignoniaceae). **Acta Scientiarum. Biological Sciences,** v. 26, n. 2, p. 217-226, 2004.

SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica,** v. 26, n. 1, p. 35-47, 2003.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BERLYN, G. P. Leaf anatomical responses to light in life tropical Moraceae of different successional status. **Am. J. Botany,** v. 81, n. 12, p. 1582-1591, 1994.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development,** v. 5, n. 1, p. 25-33, 2003.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008.

TOGNETTI, R.; MICHELOZZI, M.; BORGHETTI, M. Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. **Tree Physiology,** Victoria, Canada, v. 14, p. 751-758, 1994.

TOLEDO-ACEVES, T.; SWAINE, M. D. Biomass allocation and photosynthetic responses of lianas and pioneer tree seedlings to light. **Acta oecologica,** v. 34, p. 38-49, 2008.

TURNER, I. M. Sclerophylly: primarily protective? **Functional Ecology,** v. 8, p. 669-675, 1994.

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

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of Ecology,** v. 94, p. 1103-1116, 2006.

VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R. W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology,** v. 81, p. 1925-1936, 2000.

VENEKLAAS, E. J.; OUDEN, F. Dynamics of non-structural carbohydrates in two *Ficus* species after transfer to deep shade. **Environmental and Experimental Botany,** v. 54, p. 148-154, 2005.

VERHOEVEN, A. S.; SWANBERG, A.; THAO, M.; WHITEMAN, J. Seasonal changes in leaf antioxidant systems and xanthophylls cycle characteristics in *Taxus* X *media* growing in sun and shade. **Physiologia Plantarum,** v. 123, p. 428-434, 2005.

VOGELMANN, T. C. Plant tissue optics. **Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.,** v. 44, p. 231-251, 1993.

VOGELMANN, T. C.; MARTIN, G. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. **Plant, Cell and Environment,** v. 16, p. 65-72, 1993.

VULETA, A.; TUCIC, B. Thermal dependence of the antioxidant enzymes

superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in foliage of *Iris pumila* L. **Arch. Biol. Sci.,** Belgrade, v. 61, n. 3, p. 441-446, 2009.

WALTERS, M. B.; KRUGER, E. L.; REICH. P. B. Growth, biomass distribution and $CO_2$ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. **Oecologia,** v. 94, p. 7-16, 1993.

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecoligia,** v. 88, p. 486-493, 1991.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M.; REICH, P. B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of ecology,** v. 90, p. 534-543, 2002.

WÜRTH, M. K. R.; PELÁEZ-RIEDL, S.; WRIGHT, S. J.; KÖRNER, C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. **Oecologia,** v. 143, p. 11-24, 2005.

YAMASHITA, N.; KOIKE, N.; ISHIDA, A. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. **Plant, Cell and Environment,** v. 25, p. 1341-1356, 2002.

YAMASHITA, N.; ISHIDA, A.; KUSHIMA, H.; TANAKA, N. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. **Oecologia,** v. 125, p. 412-419, 2000.

YANG, Y.; HAN, C.; LIU, Q.; LIN, B.; WANG, J. Effect of drought and low light on growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings. **Acta Physiol. Plant,** v. 30, p. 433-440, 2008.

ZANNE, A. E.; WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; ACKERLY, D. D.; LOARIE, S. R.; ARNOLD, S. E. J.; COOMES, D. A. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. **American Journal of Botany,** v. 97, n. 2, p. 207-215, 2010.

ZWIENIECKI, M. A.; HUTYRA, L.; THOMPSON, M. V.; HOLBROOK, N. M. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. **Plant, Cell and Environment,** v. 23, p. 407-414, 2000.