

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

THIELE ARPINI GABURRO

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE TRÊS ARBÓREAS
TROPICAIS EM CONDIÇÕES DE IRRADIÂNCIA
CONTRASTANTES

Vitória
2013

THIELE ARPINI GABURRO

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE TRÊS ARBÓREAS
TROPICAIS EM CONDIÇÕES DE IRRADIÂNCIA
CONTRASTANTES

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: Prof.Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol

Vitória
2013

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me acompanhar e me manter firme durante toda essa jornada.

Aos meus pais, Altair e Valdirene, pela educação e amor incondicional, por me darem todo o suporte e pela confiança que sempre tiveram em mim

As minhas irmãs, Thaise e Samily e aos meus cunhados, Sérgio e Kaká, por estarem sempre por perto, torcendo por mim.

Ao meu noivo, Marcelo, por todo o amor e companheirismo, sempre me dando força nos momentos que eu pensava em desanimar. Obrigada pela ajuda direta no trabalho, desde a irrigação das mudas ao suporte com o programa Excel.

A minha segunda família Maria Olímpia, Afonso, Mariella, Mauro, Bruno, Luciane e Pedro por todo o carinho e boas conversas de sempre.

Aos meus grandes amigos e parceiros de laboratório, Joilton, Leonardo e Vinícius por toda a ajuda ao longo desse tempo. Obrigada de coração pelo ombro amigo, pelas gargalhadas, cafés e conversas intermináveis.

A minha turma do mestrado por me proporcionar momentos super agradáveis, rendendo histórias hilárias que ficarão guardadas.

Aos meus amigos Carina, Letícia, Lucas, Marcus, Mariana e Mirella por estarem sempre por perto, recarregando minhas energias.

A Universidade Federal do Espírito Santo pela infraestrutura para realização de todos meus experimentos.

A Coordenação de aperfeiçoamento de pessoas de nível superior (CAPES) pela bolsa concedida.

Ao Prof. Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol pela orientação e por ter me apresentado a ciência, me ensinando a produzi-la. Obrigada por compartilhar sua experiência e seus conhecimentos para o desenvolvimento deste trabalho.

A Prof. Dra. Camila Rozindo Dias Milanez pela imensa ajuda em todo o trabalho, principalmente nas análises anatômicas.

Aos professores do PPGBV, pelos valiosos ensinamentos transmitidos

A Beth pelo carinho e amizade.

Ao Ricardo pela disponibilidade e competência

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Alocação da biomassa nas folhas, caule e raiz de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n= 10). (RMF= razão de massa foliar; RMC= razão de massa caulinar; RMR= razão massa radicular).....25
- Figura 2.** Teores de carboidratos solúveis foliares de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas à irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey, em nível de 5% de probabilidade (n= 6). (A=Glicose, B=Frutose, C=Sacarose).....28
- Figura 3.** Atividades de enzimas antioxidantes de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos, pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n=6). (A = atividade da enzima Catalase; B = atividade da enzima Peroxidase do Ascorbato).....29
- Figura 4.** Secções transversais do limbo de plantas submetidas a diferentes intensidades de radiação solar após 150 dias de tratamento. Barra= 100µm (A=*C. estrellensis*, sombra; B= *C. estrellensis*, Sol; C= *C.odorata*, sombra; D= *C.odorata*, sol; E= *M. salzmannii*, sombra; F= *M. Salzmannii*, sol).....32
- Figura 5.** Secções transversais do caule de plantas submetidas a irradiância contrastantes após 150 dias de tratamento. Barra= 500µm. A= *C. estrellensis*, sombra; B= *C.estrellensis*, sol; C= *C. odorata*, Sombra; D= *C. odorata*, sol. (FC = faixa cambial; FD = células do floema secundário em diferenciação; FS = floema secundário; PE = periderme; XS = xilema secundário).....33
- Figura 6:** Secções transversais do xilema secundário mostrando diferença na frequência e diâmetro de vaso de *M. Salzmannii* submetida a irradiância contrastante após 150 dias de tratamentotrando. Barra=100 µm. A= Sombra; B= Sol.....34
- Figura 7.** Índice de Plasticidade das variáveis morfológicas, anatômicas e fisiológicas das plantas de *C.estrellensis*, *C.odorata* e *M.salzmannii* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar. Letras minúsculas mostram diferença entre as variáveis e letras maiúsculas, diferença entre as espécies, pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade.....37

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Parâmetros de crescimento de plantas jovens de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n= 10). (AFT= Área Foliar Total, AFU= Área Foliar Unitária, MST= Massa Seca Total).....24
- Tabela 2.** Medidas de crescimento de plantas jovens de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas à irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n= 10). (R:PA= razão raiz/parte aérea; RAF= razão de área foliar ; AFE= área foliar específica; MFE= massa foliar específica; TCA= taxa de crescimento absoluto; TCR= taxa de crescimento relativo; TAL= taxa assimilatória líquida).....24
- Tabela 3.** Teor de pigmentos fotossintetizantes de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n= 6). (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).....26
- Tabela 4.** Variáveis anatômicas das folhas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas à irradiâncias contrastantes após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n=5).....31
- Tabela 5.** Variáveis anatômicas de caules de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a irradiâncias contrastantes após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n=5).....31
- Tabela 6.** Índice de Plasticidade das variáveis morfológicas, anatômicas e fisiológicas das plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar.36

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

- AFE** - Área foliar específica
AFU - Área foliar unitária
AFT - Área foliar total
APX - Peroxidase do ascorbato
CAT - Catalase
Chl/Carot - Razão clorofila total/carotenóides
Chla - Clorofila a
Chla/Chlb - Razão clorofila *a*/clorofila *b*
Chlb - Clorofila b
Chl total - Clorofila total
ERO - Espécie reativa de oxigênio
FC - Faixa cambial
FD - Células do floema secundário em diferenciação
FS – Floema secundário
IP - Índice de Plasticidade
MFE - Massa foliar específica
MST - Massa seca total
PE - Periderme
RAF - Razão de área foliar
Raiz:PA - Razão raiz/parte aérea
RFA - Radiação fotossinteticamente ativa
RMC - Razão de massa caulinar
RMF - Razão de massa foliar
RMR - Razão de massa radicular
TCA - Taxa de crescimento absoluto
TCR - Taxa de crescimento relativo
TAL - Taxa assimilatória líquida
XI - Xilema secundário

RESUMO

O plantio de arbóreas nativas tropicais encontra-se em ascensão, e para o sucesso dessa atividade, é necessária informações sobre o comportamento das espécies em relação ao meio no qual estão inseridas, como a intensidade de radiação solar. No ambiente florestal, a luz é um dos fatores principais no estabelecimento e distribuição de espécies vegetais. Assim, espécies com ampla plasticidade apresentam vantagens adaptativas em ambientes heterogêneos. Acredita-se que espécies tolerantes à sombra, apresentam em geral, metabolismo com baixa flexibilidade de resposta às mudanças no ambiente. Já as espécies exigentes de luz, se aclimatam mais rapidamente às mudanças do regime de luminosidade. Nesse contexto, o objetivo do presente trabalho foi avaliar a plasticidade fenotípica de três arbóres tolerantes ao sombreamento (*Cariniana estrellensis*, *Cedrela odorata* e *Manilkara salzmannii*) em condições de luminosidade contrastante considerando as respostas fisiológicas, morfológicas e anatômicas. Para isso, plantas jovens dessas espécies foram submetidas a dois tratamentos: Pleno sol e Sombra (5% de luminosidade). Após 150 dias de experimento, foram realizadas análise morfológicas, fisiológicas e anatômicas. As três espécies mostraram intensas alterações nos diferentes tratamentos, apresentando respostas comumente encontradas em espécies adaptadas ao sol e à sombra. Plantas de sombra apresentaram menor razão R:PA, maiores valores para AFE, RAF, altura do caule e maior teor de pigmentos fotossintéticos. Plantas de sol apresentaram maior MFE, teor de carboidratos solúveis, além de maior espessura do limbo foliar e densidade estomática. O índice de plasticidade mostrou que, para as três espécies, houve maior amplitude de respostas em variáveis fisiológicas, seguidas de morfológicas e anatômicas. A *C. odorata* apresentou maior IP de variáveis morfológicas que *C. estrellensis* e *M. Salmanni*, o que mostra maior plasticidade fenotípica dessa espécie em relação às outras. De maneira geral, as espécies estudadas apresentaram elevada plasticidade fenotípica relacionada a luminosidade contrastante, corroborando a hipótese de que espécies tolerantes ao sombreamento são capazes de sobreviver em ambiente altamente iluminado. Devido à capacidade de aclimação em pleno sol, essas

espécies se configuram como espécies de sombra facultativa, podendo ser indicadas para programas de reflorestamento e recuperação de áreas degradadas.

Palavras chave: Plasticidade, arbóreas, luminosidade, morfologia, fisiologia, anatomia.

ABSTRACT

The planting of tropical native tree is rising, and, to the success of this activity, is needed information about the behavior of the species in relation to the environment in which they operate, like the intensity of radiation. In the forest, the light is a major factor in the establishment and distribution of plant species. Thus, species with extensive plasticity have adaptive advantages in heterogeneous environments. It is believed that the shade tolerant species present, in general, metabolism with low flexibility of response to changes in the environment. On the other hand, light demanding species, acclimate more quickly to changing lighting scheme. In this context, the objective of this study was to assess the phenotypic plasticity of three trees tolerant to shading (*Cariniana estrellensis*, *Cedrela odorata* and *Manilkara salzmannii*) in contrasting light conditions considering the physiological, morphological and anatomical. For this, young plants of these species were subjected to two treatments: Full sun and Shadow (5% brightness). After 150 days of experiment, were performed morphological, physiological and anatomical analyses. The three species showed intense changes in the different treatments, providing answers commonly found in species adapted to sun and shade. Shade plants showed a lower R: PA, higher values for AFE, RAF, stem height and higher levels of photosynthetic pigments. Sun plants had higher MFE, soluble carbohydrates, and increased leaf thickness and stomatal density. The plasticity index showed that for the three species, range of physiological responses was greater, followed by morphological and anatomical. The *C. odorata* showed higher IP to morphological variables that *C. estrellensis* and *M. Salzmanni*, which shows greater phenotypic plasticity of this species from the other. In general, the species studied showed high phenotypic plasticity related to contrasting light, corroborating the hypothesis that shade-tolerant species are able to survive in highly illuminated environment. Due to the ability of acclimatization in full sun, these species are configured as facultative shade species and may be indicated for reforestation programs and restoration of degraded areas.

Key words: Plasticity, trees, luminosity, morphology, physiology, anatomy

SUMÁRIO

1. Introdução.....	1
2. Objetivo.....	5
2.1. Objetivo Geral.....	5
2.2. Objetivos Específicos.....	5
3. Revisão Bibliográfica.....	6
3.1. Respostas das plantas a diferentes condições de radiação solar.....	6
3.1.1. Crescimento e morfologia.....	6
3.1.2. Pigmentos fotossintetizantes.....	8
3.1.3. Carboidratos solúveis.....	9
3.1.4. Enzimas antioxidantes.....	11
3.1.5. Anatomia foliar e caulinar.....	12
4. Materiais e Métodos.....	16
4.1. Material vegetal e condição do experimento.....	16
4.2. Análise de crescimento.....	16
4.3. Pigmentos fotossintéticos.....	17
4.4. Extração e quantificação dos Carboidratos solúveis.....	18
4.5. Determinação da Atividade de Enzimas Antioxidantes.....	20
4.5.1. Obtenção do extrato bruto.....	20
4.5.2. Determinação da atividade da catalase.....	20
4.5.3. Determinação da atividade da peroxidase do ascorbato....	20
4.6. Anatomia Foliar e Caulinar.....	21
4.7. Índice de Plasticidade.....	22
4.8. Delineamento Experimental e Análise Estatística.....	22

5. Resultados.....	23
5.1.Morfologia e análises de crescimento.....	23
5.2.Teores de pigmentos fotossintetizantes	26
5.3.Teores de carboidratos solúveis foliares.....	27
5.4.Atividade de enzimas antioxidantes.....	29
5.5.Anatomia foliar e caulinar.....	30
5.6. Índice de plasticidade.....	35
6. Discussão.....	38
6.1.Morfologia e análises de crescimento.....	38
6.2.Teores de pigmentos fotossintetizantes	41
6.3.Teores de carboidratos solúveis foliares.....	43
6.4.Atividade de enzimas antioxidantes.....	44
6.5.Anatomia foliar e caulinar.....	45
6.6. Índice de plasticidade.....	51
7. Conclusão.....	54
8. Referências Bibliográficas.....	55

1. INTRODUÇÃO

A conservação da biodiversidade dos ecossistemas florestais tem sido uma das principais preocupações da humanidade nas últimas décadas. O plantio de arbóreas nativas tropicais encontra-se em ascensão e essa atividade depende de informações sobre o comportamento das espécies em relação ao meio no qual estão inseridas, como a intensidade luminosa. Tais informações são de grande valor na definição do posicionamento da sucessão e é imprescindível na regeneração artificial e manejo de florestas (KITAJIMA, 1996; KOERSELMAN; MEULEMAN, 1996; DUZ et al., 2004).

A luz é um dos fatores físicos mais limitantes no estabelecimento e crescimento de espécies arbóreas em florestas tropicais (LEE et al., 1997; SMITH, WHITELAM, 1997; LAMBERS et al., 2008), assim, a distribuição das plantas está relacionada à sua capacidade de sobreviver em diferentes níveis de radiação solar (OSUNKOYA et al., 1994).

O crescimento e adaptação da planta em diferentes condições luminosas estão relacionados à habilidade das plantas em ajustar, eficaz e rapidamente, processos fisiológicos e morfológicos visando maximizar a aquisição de recursos nesse ambiente (DIAS FILHO, 1997). Quando as plantas são submetidas à variações na qualidade e intensidade da irradiância, a maioria delas é capaz, em maior ou menor grau, de aclimatar-se às mudanças ocorridas (KITAJIMA, 1996).

De modo geral, as arbóreas tendem a apresentar melhor desempenho em sombreamento moderado, podendo apresentar mecanismos adaptativos quando expostas ao pleno sol (GONÇALVES et al., 2005; MENGARDA et al., 2009). Esses mecanismos compreendem mudanças morfológicas, fisiológicas e anatômicas no sentido de superar os efeitos foto-inibitórios do estresse luminoso (MENGARDA et al. 2012).

Em condições de alta ou de baixa luminosidade, mecanismos fisiológicos e bioquímicos, além de alterações morfológicas são necessários, para que a planta utilize a energia luminosa e, conseqüentemente, aumente seu ganho de carbono

(GONÇALVES et al., 2012). Folhas sujeitas a diferentes condições de irradiância podem apresentar alterações na anatomia (SILVA, 2010; CRAVEN et al., 2010; SILVA et al., 2010; MARCH; CLARK, 2011), na concentração dos pigmentos fotossintetizantes (GONÇALVES et al., 2001; LICHTENTHALER; BUSCHMANN, 2001; KITAJIMA; HOGAN, 2003; REGO; POSSAMAI, 2006), no teor de carboidratos solúveis (KRAMER; KOZLOWSKI, 1979; CHAPIN III et al., 1990; NEWELL et al., 2002; WÜRTH et al., 2005) e na atividade de enzimas antioxidantes (MITTLER, 2002; APEL; HIRT, 2004; SCANDALIOS, 2005). Além disso, o regime de irradiância influencia no padrão de alocação e partição de biomassa entre os órgãos vegetativos, bem como na taxa de crescimento relativo, razão de área foliar e razão raiz:parte aérea (LAMBERS; POORTER, 1992; OSUNKOYA et al., 1994; SOUZA; VÁLIO, 2003). Geralmente, tais características são utilizadas para avaliar o nível de tolerância das espécies à baixa disponibilidade de luz (SCALON et al., 2002).

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, (CHAMBEL et al., 2005). Assim, espécies com grande potencial para plasticidade em caracteres ligados a sobrevivência apresentam vantagens adaptativas em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição (CARDOSO; LOMÔNACO, 2003).

Estudo ecofisiológicos realizados nas últimas décadas, com base nas respostas de aclimação luminosa, categorizam as espécies arbóreas tropicais em dois principais grupos ecológicos: o grupo das espécies exigentes de luz, comuns de estágios iniciais de sucessão, e o grupo das espécies tolerantes à sombra, comuns de estágios sucessionais mais tardios (BAZZAZ; PICKETT, 1980; CHAZDOM et al., 1996; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1996).

Segundo o modelo ecológico proposto por Bazzaz e Pickett (1980), as espécies tolerantes à sombra que colonizam permanentemente os ambientes de sub-bosque, com fluxo baixo e contínuo de água e nutrientes, apresentam em geral, metabolismo com baixa flexibilidade de resposta às mudanças no ambiente. Já as espécies exigentes de luz que colonizam regiões de clareira e bordas da

floresta, onde as condições ambientais prevalentes são mais heterogêneas e instáveis, apresentam comumente espectro mais amplo de respostas fisiológicas e se aclimatam mais rapidamente às mudanças do regime de luminosidade.

Alguns autores ainda classificam espécies como obrigatórias ou facultativas de sombra, e obrigatória ou facultativa de sol (DAMASCOS e RAPOPORT 2002, CUZZUOL e MILANEZ). No entanto, estudos comparativos mostram que existem poucas espécies extremas de sol e sombra, e que a grande maioria tem preferência por irradiância intermediária (WRIGHT et al., 2003).

Diversos estudos têm mostrado que a plasticidade fenotípica e a capacidade de aclimação a diferentes regimes de luz estão intimamente relacionados aos diferentes grupos sucessionais (PORTES et al., 2010; CHAZDON et al., 1996; STRAUSS-DEBENEDETTI e BAZZAZ, 1996; VALLADARES et al., 2000; RIBEIRO et al., 2005). As espécies exigentes de luz têm sido descritas na literatura como um grupo que comumente apresenta maior plasticidade fenotípica e que garante maior tolerância às variações extremas da intensidade de irradiância (STRAUSS-DEBENEDETTI e BAZZAZ, 1996, WALTERS, 2005; VALLADARES e NIINEMETS, 2008). Entretanto, alguns resultados indicam que tanto as espécies de sol quanto as espécies de sombra são capazes de exibir grande plasticidade fenotípica, sugerindo que a capacidade de ajustes em resposta a novas condições ambientais não está necessariamente relacionada ao status sucessionais da espécie (POPMA; BORGERS, 1992; ROZENDAAL et al., 2006; SOUZA et al., 2009).

Estudos têm evidenciado a plasticidade fisiológica de arbóreas nativas em relação à diferentes intensidade da irradiância por meio de avaliações de algumas características morfofisiológicas (ALMEIDA; ALVARENGA, 2004; MENGARDA et al., 2009; LIMA et al. 2010). Apesar desses esforços, o número de informações ainda é insuficiente, em decorrência do grande número de espécies. Sendo assim, é clara a necessidade de mais estudos sobre a ecofisiologia de arbóreas com grande potencial para o reflorestamento e de elevado valor econômico, como *Cariniana estrellensis*, *Cedrela odorata* e *Manilkara salzmannii*.

Conhecida como Jequitibá Branco, a *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze pertence a família Lecythidaceae. Árvore típica dos estágios sucessionais avançados, é considerada planta semidecídua no inverno, de luz difusa, que tolera sombreamento na fase juvenil (LORENZI, 2002). Conhecida como uma das maiores árvores brasileiras, encontrada na Mata Atlântica, fornece madeira de grande importância econômica, sendo utilizada como fonte de matéria-prima para construção civil, confecção de móveis, saltos de calçados, celulose e papel e artesanato (IPEF, 2011).

A *Cedrela odorata* é uma árvore da família Meliaceae conhecida como Cedro Rosa, Cedro aromático ou Cedro cheiroso. Sua ocorrência se dá em todo o Brasil tropical, em todas formações vegetais, à exceção do cerrado. É particularmente frequente na Mata Atlântica e na Floresta pluvial Amazônica. Sua madeira é leve, macia, fácil de trabalhar e de boa resistência mecânica (LORENZI, 2002). Segundo Ivone (1976), essa espécie necessita de sombreamento para seu crescimento na fase juvenil, e apresenta melhor desenvolvimento em plantios de sub-bosque de florestas secundárias (NAVARRO, 2004; NETO, 2011)

A *Manilkara salzmannii* pertence a família Sapotaceae. Conhecida como Maçaranduba, ocorre em floresta Atlântica, podendo ser encontrada em áreas de floresta Montana e tabuleiro costeiro. (ALMEIDA JÚNIOR, 2010). Além de seus frutos que possuem polpa adocicada e comestível, a Maçaranduba possui grande importância econômica devido a alta qualidade de sua madeira e da produção de látex (ALMEIDA JÚNIOR, 2010). Informações acerca do seu comportamento ecofisiológico são escassos na literatura, embora, em condições de campo de inventários florestais em ecossistemas íntegros e restaurados, essa espécie é classificada como Clímax (LIMA; GAZZEL, 2000, VALE, 2012).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Avaliar a plasticidade fenotípica de plantas jovens de três arbóreas ocorrentes na Mata Atlântica e tolerantes ao sombreamento (*Cariniana estrellensis*, *Cedrela odorata* e *Manilkara salzmannii*) em condições de luminosidade contrastante. Para isso, serão consideradas respostas fisiológicas, morfológicas e anatômicas.

2.2 Objetivos Específicos:

- Analisar as medidas de crescimento das espécies em foco;
- Determinar os teores de pigmentos fotossintetizantes (clorofila *a*, *b* e carotenóides);
- Avaliar o teor de carboidratos solúveis foliares;
- Determinar a atividade de enzimas antioxidantes (CAT e APX);
- Avaliar a anatomia foliar e caulinar;
- Avaliar o índice de plasticidade das características fisiológicas, morfológicas e anatômicas.

3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1 Respostas das plantas em condições de irradiância contrastante

3.1.1 Crescimento e Morfologia

A intensidade de irradiância atua no crescimento e no desenvolvimento vegetal, pois está relacionada diretamente aos processos fisiológicos, bioquímicos e morfológicos (LARCHER, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2008). A luz é provavelmente o fator que mais afeta a produção de biomassa nas florestas tropicais. Diversos trabalhos demonstram a influência de diferentes condições de luminosidade nas medidas de crescimento de arbóreas de clima tropical (POORTER, 2001, RAMOS, 2004, MENGARGA et al. 2009)

Segundo Morelli e Ruberti (2000) e Oliveira (2011), as respostas das plantas às variações da intensidade de irradiância são diversas, sendo o estímulo de crescimento em altura, uma das respostas mais rápidas ao sombreamento. Souza e Válio (2003), porém, encontraram resultados divergentes. Em um experimento com plantas jovens de quinze espécies arbóreas de uma floresta semidecídua tropical e em diferentes estágios da sucessão florestal, observaram que o crescimento, em geral, foi menor em sombreamento. Poorter (1999) verificou maiores taxas de crescimento em arbóreas sujeitas a níveis intermediários de irradiância.

Diversas variáveis de crescimento podem ser alteradas em resposta às alterações na intensidade de irradiância, dentre elas, destacam-se: alocação de biomassa entre órgãos aéreos e subterrâneos; área foliar, biomassa seca total e razão raiz: parte aérea (SOUZA; DE PAULA; FIGUEREDO-RIBEIRO, 2004; MIYAZAWA et al., 2006; MIRRALLES et al., 2011).

Em relação à alocação de biomassa, tem sido relatado que sob baixa intensidade de irradiância, a maioria das espécies alocam mais biomassa para as folhas do que para raízes, proporcionando, dessa forma, maior captação de radiação luminosa (GIVINISH, 1988, SOARES, 2012). A folha é o principal órgão

fotossintetizante e, geralmente, apresenta alta plasticidade fenotípica em decorrência da disponibilidade de irradiância visando garantir a manutenção do balanço positivo de carbono (VALLADARES; NIINEMETS, 2008; SANCHES et al., 2009).

Em estudo com plantas jovens de quinze espécies arbóreas tropicais de diferentes estágios sucessionais, Kitajima (1994) verificou que as plantas em condições de sombreamento exibiram 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 outro (2009), as modificações nas razões entre a massa e a área foliares são ecologicamente adaptativas. Espécies de 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 que se desenvolvem em ambientes sombreados (WALTERS; KRUGER; REICH, 1993; POORTER; NAGEL, 2000; SOUZA; VÁLIO, 2003; DUZ et al., 2004; ALERIC; KIRKMAN, 2005; LICHTENTHALER et al., 2007; KELLY et al., 2009; FINI et al., 2010)

Diversos trabalhos tem mostrado que em condições de radiação solar intensa, há um incremento na razão raiz:parte aérea (POORTER, 1999; TOLEDO-ACEVES; SWAINE, 2008; FINI et al., 2010; KWAK et al., 2011). 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 provoca o incremento de massa seca para o sistema radicular (POORTER, NAGEL, 2000).

Outras variáveis podem ser utilizadas para avaliar a adaptação das plantas a diferentes condições ambientais, como a taxa de crescimento relativo (TCR), que é um indicativo que representa o incremento em biomassa a partir da biomassa pré-existente (HUNT, 1990), e a taxa assimilatória líquida (TAL), que representa uma estimativa da fotossíntese líquida (BENINCASA, 2003). Segundo Osunkoya et al. (1994), a TAL tende a variar inversamente com a alteração da radiação solar. Mengarda et al. (2009), encontrou maiores taxas de TCR e TAL de *Caesalpinia echinata* em sombreamento moderado. No estudo realizado por Nakazono e outros (2001) com *Euterpe edulis*, entretanto, verificou-se maior TAL

nas plantas submetidas à maior intensidade de radiação luminosa. Resultado similar foi encontrado por Duz e outros (2004) estudando outras arbóreas da Mata Atlântica.

3.1.2 Pigmentos fotossintetizantes

Os pigmentos cloroplastídicos estão correlacionados com a eficiência fotossintética das plantas e, conseqüentemente, são essenciais para o crescimento vegetal, além de estarem relacionados com a adaptação das plantas a diversos ambientes (SOUZA et al., 2011).

Estudos relacionando ao conteúdo de pigmentos fotossintetizantes tem mostrado que a concentração de clorofila total é maior em ambiente sombreado quando comparadas às folhas expostas ao pleno sol (ALVARENGA et al., 2003; CARVALHO et al., 2007; CHAVES et al., 2008).

Gonçalves, Marengo e Vieira (2001), estudando duas arbóreas amazônicas de diferentes escalas sucessionais, verificaram maiores teores de clorofila (a, b e total) em folhas de sombra, comparadas às folhas de sol. Na espécie *Eugenia uniflora* (Pitangueira) também ocorreu incremento no teor de clorofila a, clorofila b e clorofila total em plantas sombreadas (MIELKE; SCHAFFER, 2010).

Essa diferença na produção desses pigmentos se deve a um ajuste da fisiologia das plantas sob sombreamento, o que amplia a eficiência da captura de luz (KITAO et al., 2000; GONÇALVEZ et al., 2001). De acordo com Dymova e Golovko (2007), Lichtenthaler e Babani (2007) e Sarijeva et al. (2007), folhas expostas ao sol respondem à alta irradiância reduzindo a quantidade de clorofila que compõe o complexo antena.

A intensidade e qualidade da luz incidente podem causar alterações na concentração total dos pigmentos, no teor da clorofila a e b e também na razão entre as clorofilas a/b (ATROCH et al., 2001; SCALON et al., 2003; OLIVEIRA et al., 2009). Em muitos casos, a razão clorofila a/b tende a diminuir com a redução

da radiação luminosa, devido a proporção relativa de clorofila b em ambientes sombreados (GIVINISH, 1988; LUTTIGE, 1997). Essa alteração leva a maximizar a captura de luz, pois a clorofila b possibilita a captação de energia de outros comprimentos de onda e transferência para uma molécula específica de clorofila a, que efetivamente participa das reações fotoquímicas da fotossíntese (ENGEL; POGGIANI, 1991)

Plantas adaptadas à sombra, quando submetidas a um aumento brusco da radiação solar podem não ser capazes de sobreviver a essa nova condição devido à sua sensibilidade à fotoinibição. 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, 1996). Sendo assim, os carotenóides podem atuar na aclimação à altas irradiâncias (MARENCO; LOPES, 2009).

Alguns trabalhos têm demonstrado aumento na concentração de carotenóides em resposta à alta intensidade luminosa. Magalhães, Mareco e Mendes (2009) mostraram maior teor de carotenóides, bem como redução da razão Chl/Carot em plantas de sol de *Minquartia guianensis*, espécie da Amazônia. Resposta semelhante foi encontrada por Lichtenthaler et al (2007), trabalhando com arbóreas de floresta temperada. Segundo Hendry e Price (1993), a diminuição dessa razão pode ser considerada um indicativo de estresse.

3.1.3 Carboidratos Solúveis

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

Alguns trabalhos tem demonstrado que a concentração de carboidratos solúveis é altamente influenciada pelas variações na intensidade da irradiância. Martinazzo e outros (2007) verificaram aumento dos carboidratos não-estruturais em

Pitangueira (*Eugenia uniflora*) quando submetidas ao pleno sol. Casagrande Jr e outros (1999) observaram redução da concentração foliar de carboidratos em araçazeiro com o aumento do sombreamento. Reyes e outros (1996) observaram em *Chrysalidocarpus lutescens* (Palmae) decréscimo na concentração de açúcares na folhas, caules e raízes após 3 meses de sombreamento intenso. Souza, De Paula e Figueiredo-Ribeiro (2004), em um estudo com a gramínea tropical *Rhynchelytrum repens* verificou aumento da concentração de carboidratos solúveis e amido em plantas submetidas à radiação natural, em relação ao sombreamento. Mengarda e outros (2012), também observou aumento dos carboidratos solúveis em folhas de *Caesalpinia echinata*, arbórea da mata atlântica.

De forma geral, os trabalhos tem mostrado aumento nas concentrações de carboidratos em ambientes com maior intensidade de irradiância. Souza e outros (2010), no entanto, não encontraram alterações significativas para a concentração de carboidratos em relação de diferentes intensidades luminosas para quatro espécies da floresta atlântica

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 Kosh (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 (KOSH, 1996).

Os carboidratos atuam no ajuste osmótico e, portanto, na manutenção da turgescência celular, permitindo a abertura estomática e a fotossíntese sob condições de redução do potencial hídrico, que pode ocorrer em decorrência do

aumento da temperatura foliar em condições de alta irradiância (TURNER; JONES, 1980; TURNER,1997). A sacarose, além de fornecer substrato para a síntese de material celular e de outros carboidratos de reserva, ainda atua como molécula sinalizadora do metabolismo do desenvolvimento vegetal, através da modulação da expressão gênica e do *turnover* de proteínas (FARRAR; POLLOCK; ALLAGHER, 2000). Os carboidratos solúveis, como frutose, glicose e rafinose, desempenham inúmeras funções metabólicas, de sinalização e proteção (BUCHI; BACHMAN; KELLER, 1998; FARRAR; POLLOCK; GALLAGHER, 2000; HELDT, 2005; SOUZA; MORAIS; FIGUEIREDO-RIBEIRO, 2005). Os teores e a dinâmica de carboidratos podem ser sinalizadores de uma condição de estresse, ou ainda serem alterados a partir da necessidade da planta se adaptar a uma nova condição ambiental, como intensa radiação luminosa (SMEEKENS, 2000).

3.1.4 Enzimas antioxidantes

O termo radical livre se refere a qualquer átomo ou molécula capaz de existir independentemente e que possui um ou mais elétrons desemparelhados (HALLIWELL; GUTTERIDGE, 2006). A terminologia espécies reativas de oxigênio (ERO) inclui os radicais livres e outras espécies que, embora não possuam elétron desemparelhado, são muito reativas devido a sua instabilidade (RIBEIRO et al., 2005). A formação dessas moléculas naturalmente acompanha processos metabólicos em todos os organismos aeróbicos. Sob condições fisiológicas normais, a produção das ERO's é controlada por componentes de defesa antioxidante (APEL; HIRT, 2004).

Entretanto, o equilíbrio entre a síntese e remoção de ERO pode ser rompido devido ao acúmulo acelerado destas moléculas, queda na atividade antioxidante ou em ambas as situações, ocasionando a condição de estresse oxidativo (SCANDALIOS, 2005). Tal estresse ocorre em condições ambientais adversas como radiação UV, alta luminosidade, temperaturas extremas, estresses mecânicos, exposição a herbicidas, presença de patógenos e déficit hídrico (MITTLER, 2006).

Para eliminar as ERO's e evitar danos celulares, os organismos aeróbicos possuem mecanismos enzimáticos e não-enzimáticos de defesa. Entre os mecanismos enzimáticos pode-se destacar a catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX) que atuam na eliminação do peróxido de hidrogênio (MITTLER et al., 2004; SCANDALIOS, 2005).

A catalase atua nos peroxissomos e é capaz de converter rapidamente H_2O_2 em água e oxigênio molecular. No entanto, devido a sua ausência nos cloroplastos, uma alternativa para a destruição de H_2O_2 está na via das peroxidases que converte o peróxido de hidrogênio em água com o auxílio de um redutor. Nas células vegetais, a peroxidase mais importante que age no combate do H_2O_2 é a peroxidase do ascorbato (NOCTOR e FOYER, 1998).

Diversos estudos mostram a capacidade da planta em se adaptar em ambientes estressantes investindo em enzimas antioxidantes. Dessa forma, os efeitos de toxicidade das ERO são reduzidos e as conseqüências do estresse são minimizadas.

Guidi e outros (2008) verificaram maior atividade da CAT em folhas de *Ligustrum vulgare* submetidas a pleno sol em relação ao sombreamento. Yang e outros (2008) verificaram em plantas jovens de *Picea asperata* (Pinaceae) que enzimas antioxidantes como a APX, apresentaram menor atividade na sombra em condições de déficit hídrico.

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

3.1.5 Anatomia foliar e caulinar

O estudo da morfologia e anatomia vegetal é amplamente utilizado para estudos ecológicos e taxonômicos, pois fornece informações valiosas a respeito das adaptações em função de variáveis ambientais (CUTLER et al., 2011). A

intensidade de radiação luminosa pode alterar significativamente a anatomia e ultra-estrutura foliar constituindo um aspecto decisivo de aclimatação de diversas espécies em diferentes condições ambientais (HANBA et al., 2002; KIERZKOWSKI; SAMARDAKIEWICZ; ROBAKOWSKI, 2007)

Segundo Cutter (1986), por manter contato direto com o ambiente, a epiderme pode ser alterada em decorrência de vários fatores ambientais. A espessura da epiderme das faces adaxial e abaxial de *Cupania vernalis*, uma arbórea nativa brasileira, foi reduzida com o sombreamento (LIMA JÚNIOR et al., 2006). No entanto, MIRRALIS et al. (2011) não encontraram diferenças significativas na espessura das epidermes de *Rhamnus alaternus* em condições de sombreamento.

Além da epiderme, diversos trabalhos tem mostrado que a espessura do mesofilo, bem como de tecidos foliares como o parênquima paliçádico e esponjoso, tendem a aumentar sob intensa irradiância (CASTRO et al., 2007; PINTO et al., 2007).

Esse resultado também foi observado por Boeger e outros (2008) em *Miconia sellowiana*, espécie da Mata Atlântica. Fermino-Jr (2004) também observou maior espessura do mesofilo com o aumento da luminosidade em folhas de *Guapira opposita*. Mengarda e outros (2012) observaram maior espessura dos parênquimas paliçádico e esponjoso em Pau-Brasil. De acordo com Gurevitch, Scheiner e Fox (2009), o desenvolvimento de camadas mais profundas do parênquima paliçádico permite a planta aumentar as taxas fotossintéticas. Já o parênquima esponjoso, juntamente com espaços intercelulares, é responsável pela distribuição da luz difusa no interior da folhas (VOGELMANN et al. 1996), conferindo maior absorção de luz por espécies de sub-bosque (BOEGER et al., 2006).

Outras características anatômicas que sofrem influência da radiação solar é a densidade estomática. São frequentes os estudos retratando aumento do número de estômatos por área foliar com o aumento da disponibilidade luminosa, tanto em espécies da Mata Atlântica (SOARES, 2012) como do cerrado (MARQUES et al., 2000), Floresta Ombrófila Densa (SANTIAGO et al., 2001), restinga

(FERMINO-Jr, 2004), Floreta Ombófila Mista e Alto Montana (BORGER et al., 2006).

Gurevitch, Scheiner e Fox (2009) ressaltam que, geralmente associado a maior densidade, as plantas podem apresentar redução da área da fenda estomática. As condições de maior irradiância geralmente são associadas à menor umidade relativa do ar e, nesta condição, menor área de abertura da fenda e a maior densidade de estômatos permitem que, quando abertos, ocorra a formação de uma camada de vapor de água envolvendo a epiderme foliar, aumentando a resistência da folha à perda de água. Com isso, ocorre redução da distância percorrida pelo CO₂ para chegar às células fotossintezantes, maximizando o ganho de carbono (MARQUES et al., 2000; MENDES et al., 2009)

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)

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 a interrupção 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). 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, os elementos de vaso e as fibras eram menores. Os ambientes méxicos, de florestas mais densas, apresentaram vasos maiores. Um estudo realizado com *Cereus peruvianus* (Cactaceae) demonstrou que o sombreamento levou à redução da densidade dos vasos em relação ao ambiente com maior radiação solar sem diferenças significativas no diâmetro (ARNOLD; MAUSETH, 1999). Caquet e

outros (2009) verificaram maior área média de vasos e menor densidade de vasos em exemplares de *Fagus sylvatica*, arbórea de regiões temperada crescendo em uma clareira, mas não foram encontradas diferenças significativas na condução hidráulica em relação a plantas em sub-bosque.

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; MAUSETH, 1999; HOFFMAN; SCHWINGRUBER, 2002; RAIMONDO et al., 2009).

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; COSTA, 2009).

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Material vegetal e condição do experimento

Para realização do experimentos foram utilizadas plantas de *Cariniana estrellensis*, *Cedrela odorata* e *Manilkara Salzmanii* com aproximadamente 6 meses de idade, fornecidas pela Reserva Natural Vale, localizada no município de Linhares-ES. As plantas foram transplantadas para vasos de polycarbonato com capacidade de 8L preenchidos com terra preta de floresta de tabuleiro. As plantas foram acondicionadas em casa de vegetação sob radiação fotossinteticamente ativa (RFA) média de $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, por 45 dias, no Campus Universitário de Goiabeiras, Vitória-ES (20°18'52"S e 40°19'06"W). O clima na região é tropical úmido, com média anual de precipitação de 900mm e temperatura média em torno de 24°C, fotoperíodo de 13h no verão, e 11h no inverno (Instituto Nacional de Meteorologia – INMET).

Após o período de aclimação, as plantas foram divididas em dois tratamentos: pleno sol (sol) e sombreamento artificial sob tela sombrite onde penetrava apenas 5% da RFA (sombra). As plantas foram regadas diariamente de modo a não haver restrição hídrica. A RFA dos dois tratamentos foi determinada em três períodos de um dia ensolarado (9h, 12h e 15h) utilizando-se um espectroradiômetro da Sky Instruments Ltda, Richmond, Canadá. Os valores médios obtidos para cada tratamento foram os seguintes: pleno sol = $1420 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; sombra = $70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As análises fisiológicas, morfológicas e anatômicas foram realizadas aos 150 dias após a instalação do experimento.

4.2 Análise de crescimento

Ao 0 e aos 150 dias foram realizadas medidas de massa seca de raiz, caule e folha; diâmetro e altura do caule e área foliar. Para a medição da altura foi utilizado uma trena e para o diâmetro, um paquímetro digital. A massa seca foi obtida após secagem das amostras em estufa a 60°C por 7 dias, até obtenção da

massa constante. Para a medição da área foliar foi utilizado um scanner de geração de imagens (Area Meter, LI-COR 3100, Nebraska, EUA).

Com esses dados foram calculados a taxa de crescimento absoluto ($TCA = M_2 - M_1 / T_2 - T_1$), taxa de crescimento relativo ($TCR = (\ln M_2 - \ln M_1) / T_2 - T_1$), razão de área foliar ($RAF = AF / MST$), razão raiz:parte aérea ($R:PA = MSR / MSPA$), área foliar específica ($AFE = AF / MF$), massa foliar específica ($MFE = MF / AF$), razão de massa foliar ($RMF = MF / MST$), razão de massa caulinar ($RMC = MC / MST$) e razão da massa radicular ($RMR = MR / MST$) segundo Hunt (1982), onde, M_1 =massa inicial; M_2 = massa final; T_1 =tempo inicial; T_2 = tempo final; \ln =log natural.

4.3 Pigmentos fotossintéticos

O teor de pigmentos fotossintetizantes foi determinado após extração com acetona 80%, de acordo com a metodologia de Arnon (1949). Foram retirados 0,1g de massa fresca das folhas totalmente expandidas do 4º nó e o material foi macerado com acetona 80% gelada, em câmara escura. O extrato foi filtrado em um balão volumétrico de 25 ml, no qual o volume foi completado com acetona. As leituras foram realizadas em espectrofotômetro (Genesys 10S UV-Vis, Thermo Fisher Scientific, Waltham, EUA) nas absorvâncias 470, 645 e 663 nm e as determinações das concentrações dos pigmentos foram calculadas usando as equações de Lichtenthaler (1987):

$$\text{Clorofila a} = (12,7 \cdot A_{663} - 2,69 \cdot A_{645} / 1000 \cdot MF) \cdot V \quad (\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{MF})$$

$$\text{Clorofila b} = (22,9 \cdot A_{645} - 4,68 \cdot A_{663} / 1000 \cdot MF) \cdot V \quad (\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{MF})$$

$$\text{Clorofila Total} = (20,2 \cdot A_{663} - 2,69 \cdot A_{645} / 1000 \cdot MF) \cdot V \quad (\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{MF})$$

$$\text{Carotenóides} = (1000 \cdot A_{470}) - (1,82 \cdot \text{clor. a}) - (85,02 \cdot \text{clor. b}) / (198) \cdot V \quad (\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{MF})$$

Onde:

A_{470} = absorvância a 470nm; A_{663} nm= absorvância a 663nm; A_{645} = absorvância a 645nm; V= volume da amostra (mL); MF= massa fresca da amostra (g).

4.4 Extração e quantificação dos Carboidratos solúveis

A metodologia para extração dos carboidratos solúveis foliares (glicose, frutose e sacarose) foi realizada de acordo com o protocolo de Carvalho e outro (1998). Foram coletadas folhas totalmente expandidas e pesadas 1,0 g de massa fresca por repetição. As folhas foram então homogeneizadas com etanol 80%, em um volume final de 10 ml, e levadas para fervura em placa aquecedora por 3 minutos.

As folhas mantidas na solução de etanol foram maceradas e o extrato submetido a banho-maria a 80°C por 15 minutos. Posteriormente, as amostras foram centrifugadas a 4500g, por 15 minutos, a temperatura ambiente ($\pm 25^{\circ}\text{C}$). O sobrenadante foi reservado, consistindo no extrato bruto. Ao pellet foram adicionados 10 ml de etanol, a amostra foi novamente levada ao banho-maria, centrifugação e o sobrenadante recolhido e adicionado ao mesmo recipiente anteriormente identificado para a amostra. O processo foi repetido por mais uma vez.

Em seguida, a amostra homogeneizada foi transferida para um balão volumétrico conectado a um evaporador rotatório (QUIMIS®, Q344B1), em velocidade de 30 rpm e 40°C, para concentração das amostras até completa secagem. Após o término do procedimento de secagem, foi acrescentada água deionizada em cada amostra, para obtenção de volume final de 10 ml.

O teor de glicose foi quantificada enzimaticamente por meio do kit de glicose enzimática líquida (Doles). Tubos de ensaio foram identificados como branco, padrão (com trélicas) e para as amostras (duplicata). Em todos os tubos foram acrescentados 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 (Genesys 10S UV-Vis, Thermo Fisher Scientific, Waltham, EUA) em 510 nm. Para o cálculo da concentração de glicose nas amostras, inicialmente foi determinado um fator (F), calculado através da seguinte fórmula: $F = 100 / (\text{média da absorbância dos tubos padrão})$. 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.

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 485 µl de água deionizada, 15 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 (Genesys 10S UV-Vis, Thermo Fisher Scientific, Waltham, EUA) a 620 nm. A quantificação de frutose foi realizada através da aplicação da fórmula obtida a partir da curva padrão elaborada com soluções de 0-100 µg/mL de D-frutose da Sigma®.

O conteúdo de sacarose 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 20 µl da amostra, 230 µl 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 (Genesys 10S UV-Vis, Thermo Fisher Scientific, Waltham, EUA) a 620 nm. A quantificação de sacarose foi realizada através da aplicação da fórmula obtida a partir da curva padrão elaborada com soluções de 0-100 µg/mL de D-Sacarose da Sigma®.

4.5 Determinação da Atividade de Enzimas Antioxidantes

4.5.1 Obtenção do extrato bruto

Folhas totalmente expandidas, localizadas no 3º nó, foram coletadas em nitrogênio líquido. Para obtenção do extrato enzimático, foram macerados 0,2 g de massa fresca em nitrogênio líquido com polivinilpolipirrolidona (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 4°C (PEIXOTO et al., 1999). Foi separado, então, o sobrenadante límpido, configurando o extrato bruto.

4.5.2 Determinação da atividade da catalase

A atividade da enzima catalase (CAT, E.C. 1.11.1.6) foi determinada pela adição de 30 µl do extrato bruto e 125 µl de H₂O₂ 250 mM a 2350 µl de meio de reação contendo tampão fosfato de sódio 2M (ph 7,0), água ultrapura, previamente incubados a 28°C (HAVIR, MCHALE, 1989). As amostras foram levadas para leitura espectrofotométrica, no qual foram feitas leituras de 15 em 15 segundos, por um período de 2 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 H₂O₂ considerado foi de 36 mM⁻¹ cm⁻¹ (NAKANO, ASADA, 1981).

4.5.3 Determinação da atividade da peroxidase do ascorbato

A atividade da enzima peroxidase do ascorbato (APX, E.C. 1.11.1.11) foi determinada pela adição de 30 µl do extrato bruto e 125 µl de H₂O₂ 250mM a 2350 mL de meio de reação contendo tampão fosfato de sódio 2M (ph 7,0), água ultrapura e 125 µl de ácido ascórbico 10 mM, previamente incubados a 28°C (NAKANO E ASADA,1981, modificado por KOSHIBA, 1993). As amostras foram levadas para leitura espectrofotométrica, no qual foram feitas leituras de 15 em 15 segundos, por um período de 2 minutos a 290 nm, evidenciando o decréscimo da

atividade da enzima. A atividade foi expressa em $\mu\text{mol de min}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ MF}$ e o coeficiente de extinção H_2O_2 considerado foi de $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ (NAKANO e ASADA, 1981).

4.6 Anatomia Foliar e Caulinar

Folhas totalmente expandidas, localizadas no 2º nó, foram coletadas e fixadas em álcool 70%. Para o seccionamento das amostras das folhas foram utilizadas porções do terço mediano (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 gelatina incolor. A determinação da densidade estomática foi realizada através da impressão da epiderme em lâminas de vidro com utilização de adesivo instantâneo (Super Bonder), na face abaxial das folhas, pois todas as espécies estudadas são hipoestomáticas. As observações e a documentação fotográfica foram realizadas em fotomicroscópio (Nikon, Eclipse E200, Tokyo, Japão). Para as análises quantitativas utilizou-se o analisador de imagens TSView.

Para a anatomia caulinar foi utilizado a região mediana do caule (aproximadamente 5 cm da região de inserção das raízes). O material foi desidratado em série etílica crescente e incluído em historresina glicol-metacrilato (Leica historesin ®), segundo (GERRITS, 1964). Secções transversais foram realizadas com o auxílio de micrótopo rotativo, com espessura variando entre 10-15 μm . As secções foram coradas com solução de Azul de Toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'BRIEN et al., 1964).

4.7 Índice de Plasticidade

Para avaliar a plasticidade das diferentes variáveis analisadas no presente estudo foi utilizado o índice de plasticidade (IP), calculado pela diferença entre as médias dos valores máximos e mínimos para 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.

4.8 Delineamento Experimental e Análise Estatística

O delineamento experimental foi inteiramente causalizado (DIC). Foram utilizadas 10 repetições para as análises de crescimento, 6 repetições para carboidratos, pigmentos fotossintetizantes e atividade enzimática e 5 repetições para as análises anatômicas. Foi realizada análise de variância (ANOVA) e as médias separadas pelo teste de Tukey a 5% de significância, pelo software ASSISTAT 7.5 Beta (SILVA e AZEVEDO, 2009).

5. RESULTADOS

5.1 Medidas de crescimento

As diferentes intensidades luminosas influenciaram fortemente nos padrões de crescimento das 3 espécies. Nos primeiros 30 dias de experimento, plantas submetidas a radiação solar direta, apresentaram queimadura, acompanhadas de intensa abscisão foliar. Aos 60 dias, porém, tais plantas deram início a emissão de novas folhas, e os sintomas citados acima não foram mais observados. Não houve mortalidade até a finalização do experimento.

Quanto às medidas de crescimento, plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmanni* se diferenciaram de maneira semelhante em relação à altura da planta, AFU, AFT e número de folhas, com maiores valores em plantas de sombra (Tabela 1). O diâmetro do caule diferenciou-se apenas em plantas de *M. salzmanni* que mostrou maiores valores em pleno sol (Tabela 1). A MST não apresentou diferença nos tratamentos para nenhuma das espécies estudadas. (Tabela 1).

A TCA e TCR também não mostraram diferenças entre os tratamentos. Já a TAL foi superior na sombra para *C. odorata*, sem diferença significativa nas outras duas espécies. A AFE e RAF foram maior plantas de sombra, ja a MFE foi maior em plantas de sol, para todas as espécies (Tabela 2).

Quanto a alocação e repartição da biomassa, as 3 espécies mostraram comportamentos semelhante. Maiores valores R:PA foram observados em pleno sol (Tabela 2). Além disso, nas três espécie a RMF foi maior em sombreamento e a RMR maior pleno sol. A RMC não mostrou diferença estatística para *C. estrellensis* e *C. odorata*, mas sim em *M. salzmannii* que mostrou valores superiores em pleno sol (Figura 1).

Tabela 1. Parâmetros de crescimento de plantas jovens de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a irradiância contrastante, após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n= 10). (AFT= Área Foliar Total, AFU= Area Foliar Unitária, MST= Massa Seca Total)

Espécie	Tratamento	Altura (cm)	Diâmetro (mm)	Nº Folhas	AFT (cm ²)	AFU (cm ²)	MST (g)
<i>C. estrellensis</i>	Sol	46.9 b	8.1 a	20.2 b	440.5 b	23.5 b	18.4 a
	Sombra	49.5 a	8.3 a	25.0 a	817.1 a	34.7 a	16.8 a
<i>C. odorata</i>	Sol	43.3 b	14.3 a	67.0 b	434.8 b	6.5 b	34.8 a
	Sombra	50.7 a	14.2 a	111.0 a	1292.2 a	11.6 a	30.9 a
<i>M. salzmannii</i>	Sol	32.1 b	8.3 a	30.6 b	511.9 b	16.0 b	14.5 a
	Sombra	40.8 a	6.6 b	42.7 a	828.0 a	19.5 a	12.1 a

Tabela 2. Medidas de crescimento de plantas jovens de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas à irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n= 10). (R:PA= razão raiz/parte aérea; RAF= razão de área foliar ; AFE= área foliar específica; MFE= massa foliar específica; TCA= taxa de crescimento absoluto; TCR= taxa de crescimento relativo; TAL= taxa assimilatória líquida).

Espécie	Tratamento	R:PA	RAF (cm ² .g ⁻¹)	AFE (cm ² , g ⁻¹)	MFE (mg.cm ⁻²)	TCA (mg.d ⁻¹)	TCR (mg.g ⁻¹ .d ⁻¹)	TAL (mg.cm ⁻² .d ⁻¹)
<i>C. estrellensis</i>	Sol	1.8 a	22.7 b	165.7 b	6.1 a	71.1 a	5.7 a	0.13 a
	Sombra	1.3 b	52.7 a	271.0 a	4.2 b	60.9 a	5.0 a	0.08 a
<i>C. odorata</i>	Sol	1.1 a	14.1 b	205.4 b	4.9 a	73.5 a	1.2 a	0.001 b
	Sombra	0.8 b	48.2 a	434.2 a	2.3 b	48.9 a	0.8 a	0.01 a
<i>M. salzmannii</i>	Sol	0.2 a	36.3 b	85.9 b	11.7 a	62.1 a	6.0 a	0.14 a
	Sombra	0.1 b	68.3 a	123.9 a	8.3 b	46.0 a	5.8 a	0.09 a

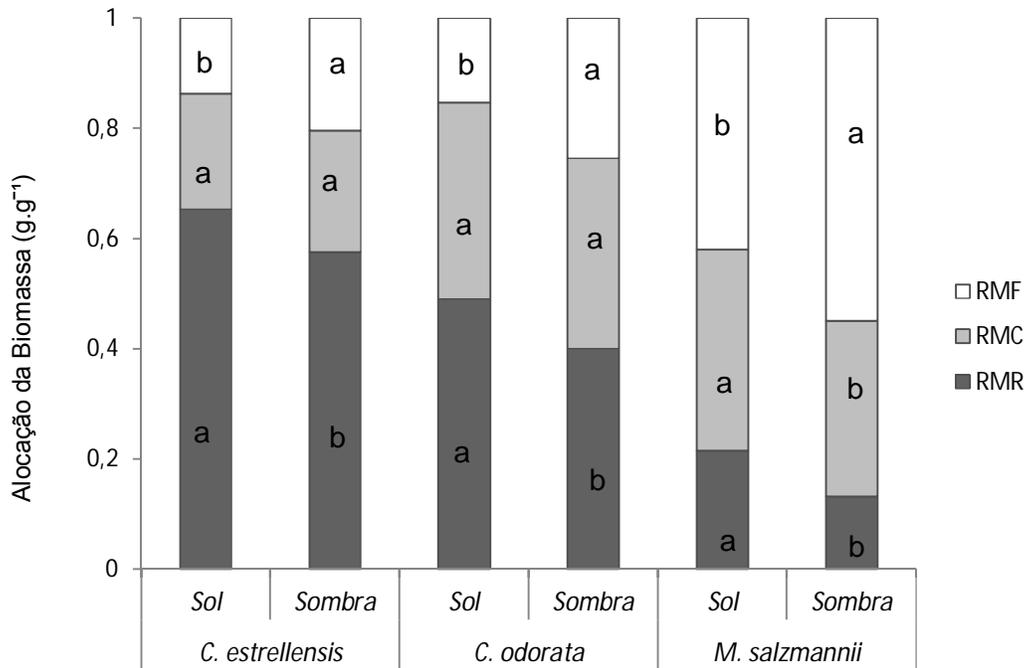


Figura 1: Alocação da biomassa nas folhas, caule e raiz de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade ($n = 10$). (RMF= razão de massa foliar; RMC= razão de massa caulinar; RMR= razão massa radicular)

5.2 Pigmentos Fotossintetizantes

Plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* mostraram intensas alterações quanto ao teor de pigmentos fotossintetizantes (Tabela 3). Os teores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e carotenóides apresentaram maiores valores na sombra nas três espécies em questão. Apesar de ter sido encontrado menores valores de carotenóides em plantas de sol, a razão Chl/Carot, apresentou valores inferiores para todas as espécies, mostrando que os carotenóides foram mais representativos quando comparados a clorofila nessa condição. A Chl*a*/Chl*b* também foi menor em plantas de sol em *C. estrellensis*. Em plantas de *C. odorata*, porém, maiores valores de Chl*a*/Chl*b* foram observadas em pleno sol. Não foi observado diferença de Chl*a*/Chl*b* em plantas de *M. salzmannii*.

Tabela 3. Teor de pigmentos fotossintetizantes de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas à irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n= 6). (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).

Espécie	Tratamento	Chl <i>a</i> (mg.g ⁻¹ MF)	Chl <i>b</i> (mg.g ⁻¹ MF)	Chl Total (mg.g ⁻¹ MF)	Chl <i>a</i> /Chl <i>b</i>	Carot (mg.g ⁻¹ MF)	Chl/Carot
<i>C. estrellensis</i>	Sol	0.5 b	0.2 b	0.8 b	2.5 b	0.04 b	16.7 b
	Sombra	2.9 a	1.0 a	4.7 a	2.9 a	0.15 a	29.7 a
<i>C. odorata</i>	Sol	0.7 b	0.2 b	1.2 b	3.3 a	0.05 b	21.3 b
	Sombra	1.7 a	0.5 a	2.8 a	3.0 b	0.1 a	27.5 a
<i>M. salzmannii</i>	Sol	0.7 b	0.2 b	1.2 b	2.7 a	0.06 b	19.2 b
	Sombra	1.9 a	0.7 a	3.1 a	2.7 a	0.11 a	26.9 a

5.3 Carboidratos Solúveis Foliares

Plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmanni* mostraram diferenças significativas quanto aos teores de carboidratos solúveis foliares. Nessas espécies, maiores valores dos teores de Glicose, Frutose e Sacarose foram encontrados em plantas submetidos a pleno sol (Figura 2).

Em todas as espécies, os açucares mais representativos foram Sacarose e Frutose. Em *M. Salzmannii* foi observada grande incremento de glicose em plantas de pleno sol quando comparadas às demais espécies.

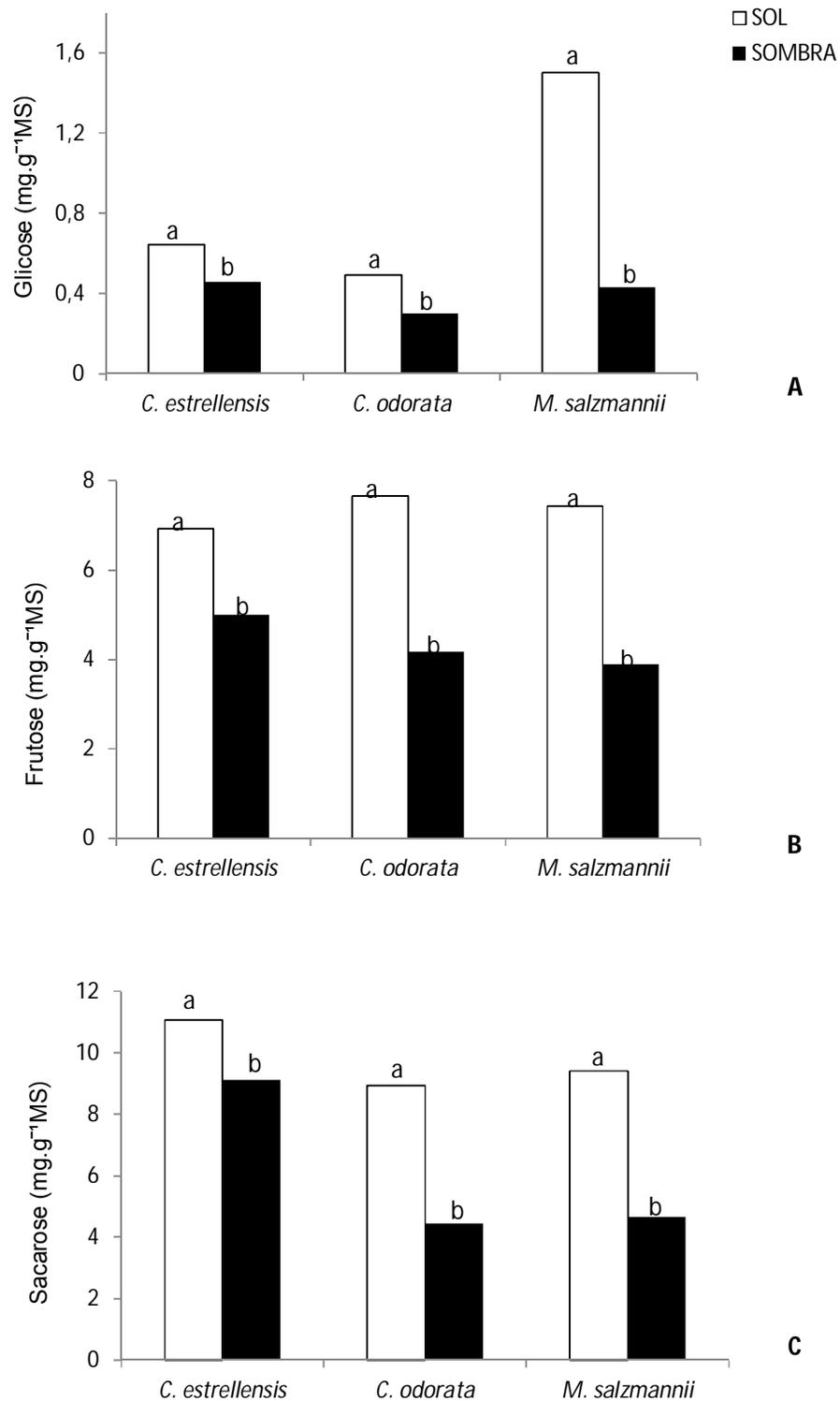


Figura 2. Teores de carboidratos solúveis foliares de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas à irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey, em nível de 5% de probabilidade (n= 6). (A=Glicose, B=Frutose, C=Sacarose)

5.4 Enzimas Antioxidantes

Maiores valores da enzima CAT foi observada em plantas de sombra nas espécies *C. estrellensis* e *M. Salzmannii*. Em *C. odorata* não foi observado diferença significativa. Por outro lado, a enzima APX mostrou maior atividade em plantas de pleno sol, exceto em *M. Salzmanni*, onde não se observou diferenças. Os dados das atividades das enzimas antioxidantes podem ser visualizados na Figura 3.

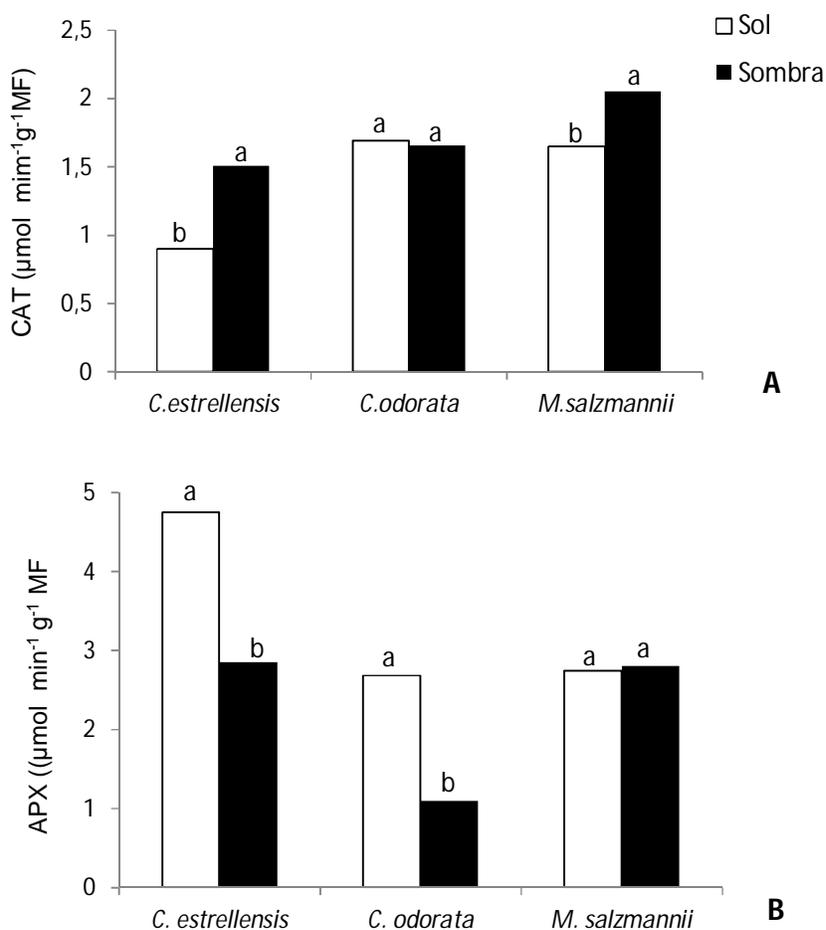


Figura 3. Atividades de enzimas antioxidantes de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas irradiância contrastante após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos, pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n=6). A = atividade da enzima Catalase; B = atividade da enzima Peroxidase do Ascorbato.

5.5 Anatomia Foliar e Caulinar

O parênquima paliçádico, a espessura total do limbo e a densidade estomática se comportaram de maneira similar para as três espécies, apresentando maiores valores em pleno sol (Tabela 4). Em plantas de *C. estrellensis* e *C. odorata* em pleno sol também apresentaram maiores espessuras da epiderme adaxial e parênquima esponjoso. Não foi encontrada, porém, diferença de tais medidas em plantas de *M. salzmannii*. Quanto à epiderme abaxial, não foi encontrado diferença entre os tratamentos, exceto em plantas de *C. odorata* que mostrou espessura superior em pleno sol. Os dados de anatomia da folha são encontrados na Tabela 4.

Em relação à anatomia do caule, também foram observadas diferenças entre os tratamentos (Tabela 5). A faixa cambial se mostrou mais desenvolvida em pleno sol nas três espécies estudadas. A espessura da casca também foi maior em pleno sol, exceto em *M. salzmannii* onde não foi observada diferença estatística. O floema secundário apresentou diferença para *C. estrellensis* e *M. salzmannii*, apresentando maiores valores em plantas de pleno sol. Foi observado diferença estatística no xilema secundário apenas em plantas de *C. estrellensis*, com maiores valores para plantas em pleno sol. O Diâmetro e densidade de vasos foram maiores em pleno sol em *M. salzmannii*. A periderme apresentou maiores valores em *C. estrellensis* e *M. salzmannii* em pleno sol, em *C. odorata*, porém, não foi observado diferença significativa entre os tratamentos.

Tabela 4. Variáveis anatômicas das folhas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas à irradiâncias contrastantes após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n=5)

Espécie	Tratamento	Espessura dos tecidos (μm)					Densidade estomática (mm^2)
		Epiderme Adaxial	Parênquima Paliçádico	Parênquima Esponjoso	Epiderme Abaxial	Limbo	
<i>C. estrellensis</i>	Sol	12.7 a	41.5 a	57.4 a	12.4 a	130.3 a	63.0 a
	Sombra	9.1 b	26.1 b	45.7 b	9.3 b	94.5 b	36.9 b
<i>C. odorata</i>	Sol	10.8 a	52.5 a	68.2 a	8.9 a	146.7 a	222.2 a
	Sombra	8.9 b	25.1 b	55.1 b	7.7 a	103.9 b	125.4 b
<i>M. salzmannii</i>	Sol	15.7 a	83.8 a	181.1 a	15.3 a	311.4 a	98.0 a
	Sombra	17.0 a	42.2 b	181.2 a	15.3 a	265.4 b	68.2 b

Tabela 5. Variáveis anatômicas de caules de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a irradiâncias contrastantes após 150 dias de tratamento. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade (n=5)

Espécie	Tratamento	Espessura dos tecidos (μm)						Densidade dos vasos (mm^2)
		Casca	Periderme	Floema Secundário	Faixa Cambial	Xilema Secundário	Diâmetro do vasos	
<i>C. estrellensis</i>	Sol	1303 a	86.7 a	674.0 a	48.0 a	1494.0 a	35.17 a	32.2 a
	Sombra	945 b	58.4 b	432.8 b	41.8 b	1320.0 b	32.88 a	36.0 a
<i>C. odorata</i>	Sol	1971 a	89.2 a	641.0 a	70.1 a	2761.1 a	52.28 a	26.7 a
	Sombra	1702 b	101.1 a	584.4 a	51.0 b	2870.7 a	52.72 a	24.0 a
<i>M. salzmannii</i>	Sol	943 a	135.7 a	261.7 a	55.0 a	1137.5 a	28.97 a	46.6 a
	Sombra	885 a	96.9 b	130.7 b	39.3 b	1155.8 a	24.57 b	32.6 b

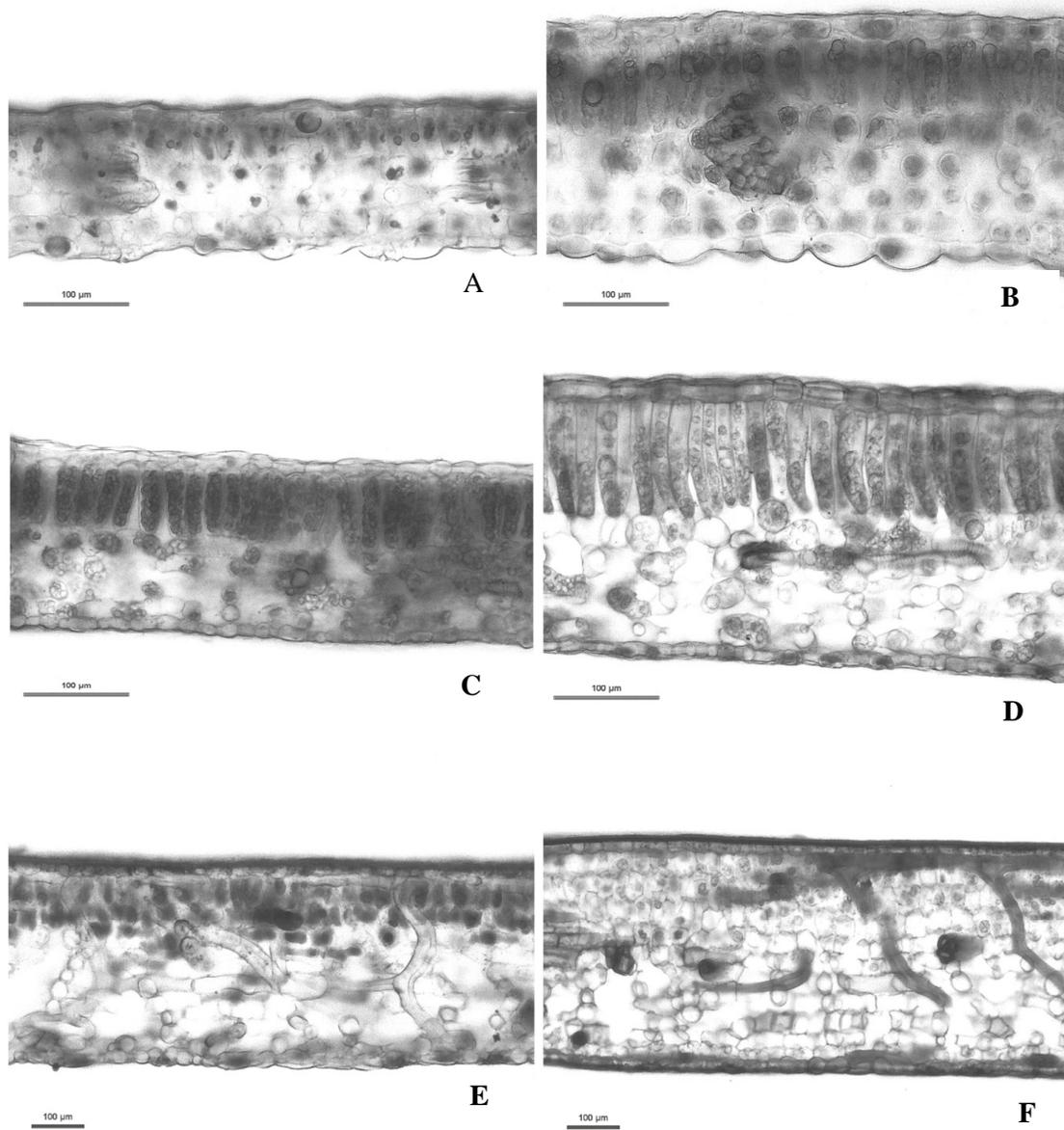


Figura 4: Secções transversais do limbo de plantas submetidas a diferentes intensidades de radiação solar após 150 dias de tratamento. Barra= 100µm (A=*C. estrellensis*, sombra; B= *C. estrellensis*, Sol; C= *C.odorata*, sombra; D= *C.odorata*, sol; E= *M. salzmannii*, sombra; F= *M. Salzmannii*, sol)

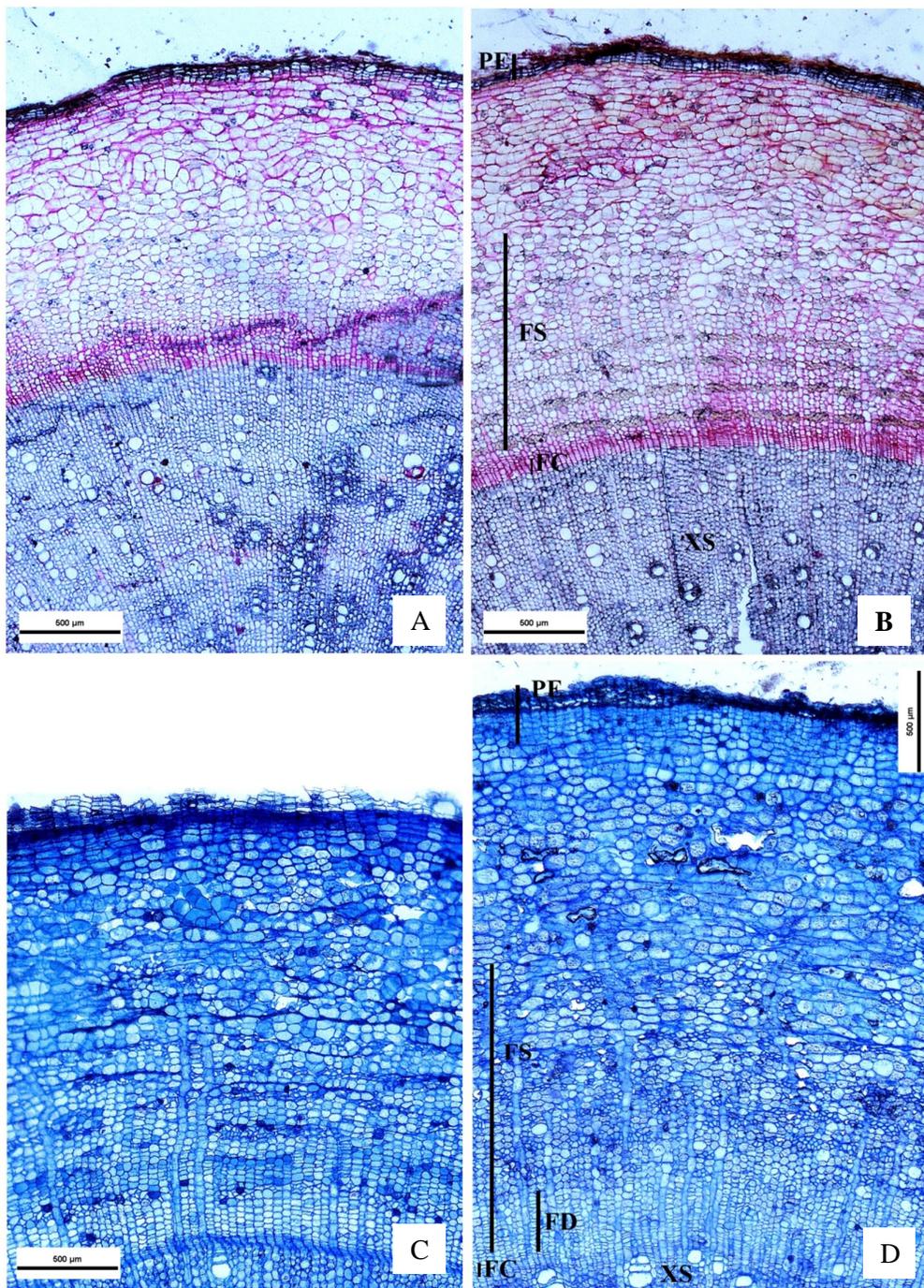


Figura 5: Secções transversais do caule de plantas submetidas a irradiância contrastantes após 150 dias de tratamento. Barra= 500µm. A= *C. estrellensis*, sombra; B= *C. estrellensis*, sol; C= *C. odorata*, Sombra; D= *C. odorata*, sol. (FC = faixa cambial; FD = células do floema secundário em diferenciação; FS = floema secundário; PE = periderme; XS = xilema secundário)

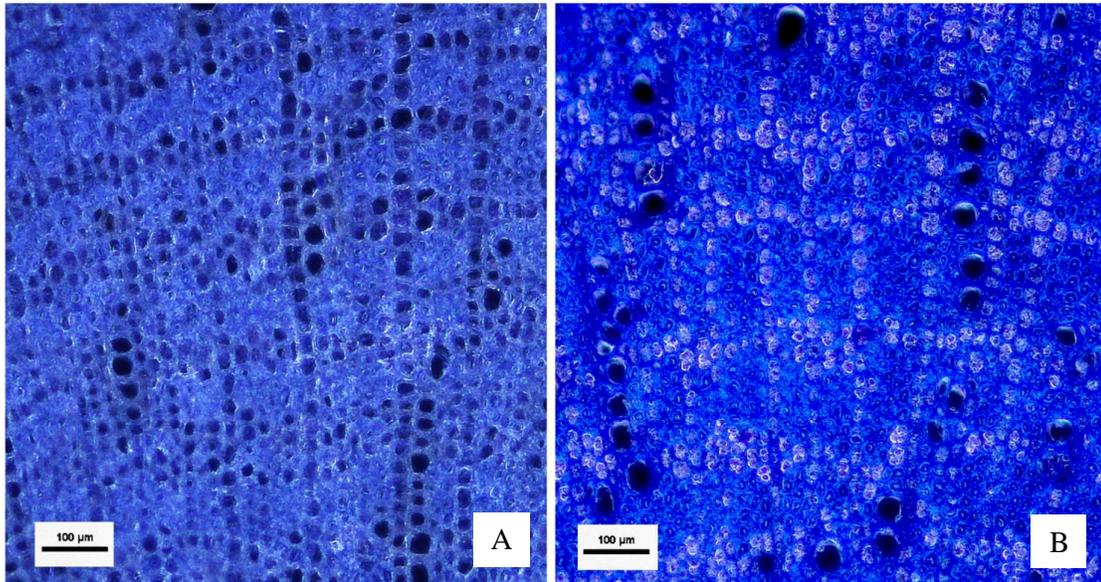


Figura 6: Secções transversais do xilema secundário mostrando diferença na frequência e diâmetro de vaso de *M. Salzmannii* submetida a irradiância contrastante após 150 dias de tratamentotrando. Barra=100 µm. A= Sombra; B= Sol.

5.6 Índice de Plasticidade

As três espécies estudadas apresentaram maiores valores de índices de plasticidade (IP) de variáveis fisiológicas, seguidas de morfológicas e anatômicas (Figura 4). *C. odorata* apresentou maiores índices de variáveis morfológicas quando comparada com *C. estrellensis* e *M. salzmannii*. As espécies não apresentaram diferenças entre si no IP de variáveis fisiológicas e anatômicas.

Os pigmentos fotossintetizantes mostraram-se bastante plásticos nas três espécies, sendo mais expressivo, porém, em plantas de *C. estrellensis*. Outros valores consideráveis de variável fisiológica foram encontrados, como a atividade da APX em *C. odorata*; e teor de glicose em *M. salzmannii*. Plantas de *C. odorata*, mostraram elevado Índice de plasticidade em variáveis morfológica, como área foliar, RAF e TAL. (Tabela 6).

Quanto às variáveis anatômicas, foi observado que *M. Salzmannii* mostrou maiores modificações em anatomia do caule, enquanto *C. odorata* apresentou maiores alterações em folha. *C. estrellensis* apresentou plasticidade fenotípica nas duas situações.

Tabela 6. Índice de Plasticidade das variáveis morfológicas, fisiológicas e anatômicas das plantas de *C.estrellensis*, *C.odorata* e *M.salzmannii* submetidas a intensidades de irradiância contrastantes.

Variável	Tipo de Variável	Índice de Plasticidade		
		<i>C.estrellensis</i>	<i>C.odorata</i>	<i>M.salzmannii</i>
Altura		0.01	0.14	0.21
Diâmetro		0.02	0.007	0.2
N de Folhas		0.19	0.31	0.28
MST		0.09	0.16	0.16
Área Foliar		0.46	0.66	0.38
RMF		0.32	0.43	0.23
RMC		0.05	0.02	0.12
RMR	Morfológica	0.12	0.13	0.38
AFE		0.38	0.52	0.3
MFE		0.3	0.52	0.29
RAF		0.56	0.7	0.46
R:PA		0.26	0.26	0.44
TCA		0.15	0.61	0.25
TCR		0.12	0.5	0.02
TAL		0.35	0.76	0.33
Clorofila a		0.82	0.57	0.61
Clorofila b		0.79	0.61	0.61
Clorofila Total		0.82	0.56	0.6
Carotenóides		0.69	0.44	0.45
Sacarose	Fisiológica	0.17	0.5	0.5
Glicose		0.29	0.39	0.71
Frutose		0.27	0.45	0.47
APX		0.12	0.93	0.02
CAT		0.54	0.01	0.57
Densidade Estomática		0.41	0.43	0.3
Ep. Superior		0.07	0.17	0.28
Parênquima paliçádico		0.49	0.52	0.37
Parênquima lacunoso		0.05	0.19	0.2
Espessura total		0.14	0.29	0.27
Ep. Inferior	Anatômica	0.01	0.13	0.24
Casca		0.27	0.13	0.06
Periderme		0.32	0.11	0.28
Floema Secundário		0.35	0.08	0.5
Faixa Cambial		0.14	0.26	0.29
Xilema Secundário		0.11	0.03	0.01
Diâmetro Vasos		0.06	0.09	0.15
IP TOTAL		0.28 b	0.35 a	0.32 ab

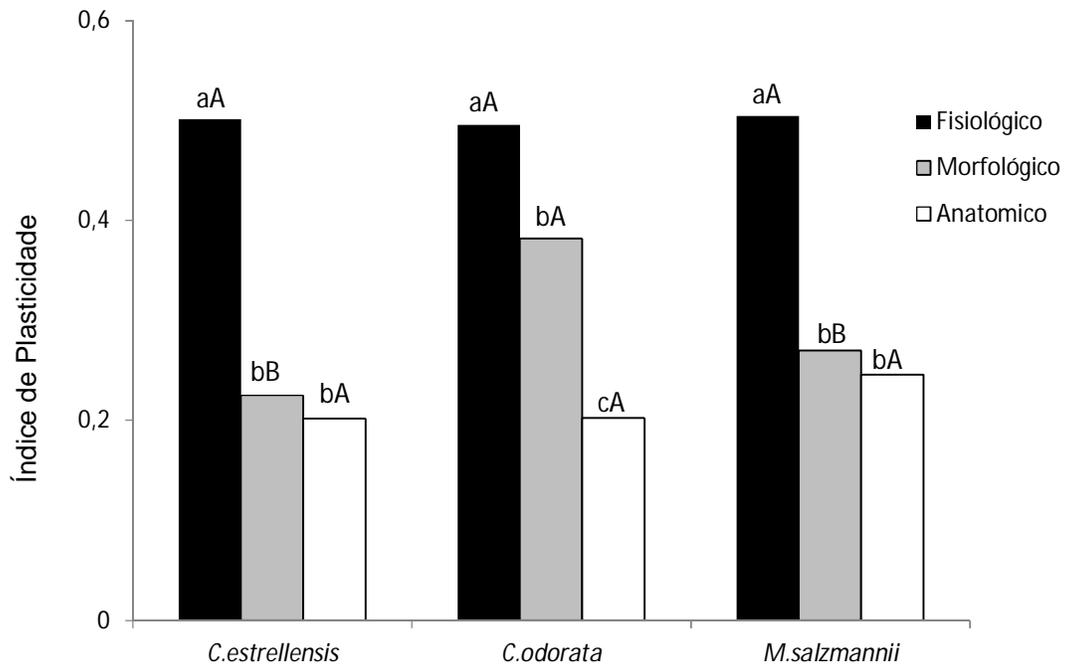


Figura 7: Índice de Plasticidade das variáveis morfológicas, fisiológicas e anatômicas das plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* submetidas a diferentes intensidades de radiação solar. Letras minúsculas mostram diferença entre as variáveis e letras maiúsculas, diferença entre as espécies, pelo teste de Turkey em nível de 5% de probabilidade

6 DISCUSSÃO

6.1 Análise 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 (KITAJIMA, 1994; POORTER et al., 2011). Neste contexto, foi possível observar modificações nos padrões de crescimento das três espécies sob condições de luminosidade contrastante.

A altura do caule foi maior na sombra das três espécies como já relatado para outras arbóreas tropicais como em *Theobroma grandiflorum* (DA SILVA et al., 2007) e *Crescentia cujete* (PINÃ e ARBOLEDA, 2010). Este é um mecanismo importante de adaptação da espécie, o que constitui uma valiosa estratégia para escapar das condições de baixa disponibilidade de luz (MORAES-NETO, 2000).

O diâmetro do caule não se diferenciou entre os tratamentos de *C. estrellensis* e *C. odorata*. Em *M. salzamni* foi observado maiores valores em pleno sol, o que indica maior potencial de sobrevivência após o plantio, conforme Sturion e lede (1982).

Em relação ao número de folhas, houve uma redução significativa em pleno sol. Em ambiente natural, esta é uma resposta esperada para plantas de sombra ou plantas aclimatadas ao sub-bosque submetidas ao aumento súbito da irradiância, como ocorre durante a formação de clareiras (HOUNTER; PONS, 2005, MENGARDA et al., 2012). A abscisão de grande parte das folhas das três espécies em pleno sol pode ter promovido alterações no processo fotossintético, prejudicando principalmente o crescimento em altura das plantas. Este resultado também foi observado por Magalhães, Marengo e Mendes (2009) em plantas jovens de *Minquartia guianensis*, arbórea da Amazônia tolerante à sombra.

De acordo com Nodari (1999), o número de folhas não é a característica mais indicada para representar diferenças no crescimento de plantas quando submetidas a diferentes níveis de luz, uma vez que, continuamente, há queda e

emissão de novas folhas. Porém, o número de folhas, em conjunto com as demais características avaliadas, mostrou que a transferência das plantas para pleno sol mostrou-se uma situação de estresse para *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. Salzmanni*. Isso ocorreu provavelmente porque as folhas estavam aclimatadas a condições de sombreamento. Segundo Soares (2012), a emissão de novas folhas com morfologia e fisiologia ajustadas ao novo ambiente parece ser a principal estratégia de aclimatação das espécies.

Em todas as espécies estudadas, os valores de AFT, AFU e RAF foram maior em plantas sombreadas. Essa é uma resposta característica de espécies tolerantes à sombra (VALLADARES et al., 2004). Em baixa irradiância essa resposta é extremamente vantajosa, pois aumenta a superfície de interceptação luminosa, sendo uma compensação à menor quantidade de radiação disponível (OLIVEIRA et al., 2011).

As medidas de AFE e MFE são bastante expressivas em termos de respostas fisiológicas (LAMBERS, 1992; SHIPLEY, 2006). No presente estudo, além da menor área foliar, as plantas em pleno sol desenvolveram menor AFE e maior MFE. Esses dados indicam elevado grau de esclerofilia como parte de suas estratégias adaptativas (LIMA et al., 2008; MENGARDA et al., 2009; KWAK et al., 2011). A alteração de AFE e MFE pode levar a redução da área de exposição direta à radiação solar, evitando danos ao aparato fotossintético, reduzindo a perda de água e melhorando o desempenho fotossintético da planta sob elevada irradiância (NAKAZONO et al, 2001; DUZ et al., 2004).

A massa seca total, TCA e TCR não variou em nenhum dos tratamentos. Diversos trabalhos com arbóreas tropicais têm mostrado maior produção de massa seca e taxas de crescimento em condições de luminosidade intermediárias (GONÇALVES, 2005; PORTELLA, 2012, SOARES, 2012). Isso indica que, mesmo sendo espécies tolerantes a sombra, esta condição intensa de sombreamento não estimulou maior produção de biomassa dessas plantas em relação às de sol

Alteração da TCR é dependente de alteração na fisiologia indicada pela TAL e/ou na morfologia da planta mediada pela RAF (HUNT, 1982). Em *C.*

estrellensis e *M. salzmannii*, no entanto, a TCR e TAL não diferenciou entre os tratamentos. Desse modo, sugere-se que os maiores valores de RAF encontrados em plantas de sombra não foram capazes de compensar a baixa luminosidade e, com isso, o crescimento foi limitado. Já em *C. odorata*, a TAL apresentou maiores valores na sombra, demonstrando sua maior capacidade fotossintética nessa condição.

Como elevadas 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, maior razão Raiz:PA e RMR (POORTER,1999; POORTER; NAGEL, 2000; FINI et al., 2010; KWAK et al., 2011). A maior razão Raiz:PA e RMR de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. Salzmannii* em pleno sol, reforçam essa afirmativa. Segundo Claussen (1996) indivíduos de uma espécie com sistema radicular mais desenvolvido, apresentam maior capacidade de aclimação.

Em contrapartida, quando em baixa intensidade luminosa, as plantas tendem a aumentar a absorção de luz alocando mais biomassa para as folhas que para raízes, refletindo na redução da R:PA (POORTER, 1999) como observado nas três espécies estudadas. Plantas que crescem em condições de sombreamento geralmente fixam menores quantidades de carbono, transpiram menos e, portanto, apresentam maior alocação de biomassa para o caule e folhas (POORTER; NAGEL, 2000 ; POORTER et al., 2011). No entanto, não foram encontradas diferenças significativas para RMC em *C. estrellensis* e *C. odorata*. Já para *M. sazmannii*, a maior RMC em pleno sol condiz com o maior diâmetro do caule nessas condições.

Os dados de crescimento mostram que, de maneira geral, as três espécies apresentaram modificações visando minimizar os efeitos do condições extremas de luminosidade, indicando assim, capacidade de sobreviver em uma grande amplitude de radiação solar.

6.2 Pigmentos Fotossintéticos

Os teores de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total foram maiores em sombra nas três espécies estudadas, sustentando informações anteriores (GONÇALVES et al., 2001; REGO; POSSAMAI, 2006; MARTINAZZO et al., 2007; MARCHESE et al., 2008; MENGARDA et al., 2009; FAVARETTO et al., 2011; LIMA et al., 2011; NERY et al., 2011). Esses resultados ocorrem, porque a clorofila está sendo constantemente sintetizada e destruída em presença de luz. Porém, sob maior intensidade luminosa ocorre maior degradação, e o equilíbrio é estabelecido em uma concentração mais baixa (KRAMER; KOZLOWSKI, 1979). Além disso, a menor concentração de clorofila em pleno sol, sugere a menor necessidade de investimento no complexo antena do fotossistema II para captação de luz (LAISK et al., 2005), o que impede a absorção de energia luminosa excedente (MAGALHÃES; MARENCO; MENDES, 2009).

Assim, a maior concentração de clorofila das espécies estudadas em sombreamento consiste numa eficiente estratégia das plantas em compensar a menor disponibilidade de irradiância.

A maior concentração de clorofila *b* das plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* na sombra pode favorecer a absorção de fótons, uma vez que este pigmento absorve energia em comprimentos de onda superiores ao da clorofila *a* (GONÇALVES et al., 2001; TAIZ; ZEIGER, 2008). Assim, a clorofila *b* capta energia de outros comprimentos de onda e a transfere para a clorofila *a*, que efetivamente atua nas reações fotoquímicas da fotossíntese e representa um mecanismo de adaptação à condição de menor intensidade luminosa (SCALON, 2003). Isto é refletido na menor razão Chl*a*/Chl*b*, comumente encontrada em ambiente sombreado (KITAJIMA; HOGAN, 2003; BAIOLI et al., 2005) como observado nas plantas de *C. odorata*. Em plantas de *C. estrellensis*, porém, plantas de sombra apresentaram maiores valores de Chl*a*/Chl*b*. Alguns trabalhos já relataram resultado semelhantes (KAPPEL; FLORE, 1983; e LEE et al., 2000). Segundo esses autores, maiores valores da relação clorofila *a/b* ocorreram em condições sombreadas. Esse mecanismo ocorre porque a clorofila *b* pode atuar também como pigmento fotoprotetor,

diminuindo os danos ao aparato fotossintético em elevada irradiância (KITAJIMA, 2003). Assim, a razão Chl *a*/Chl *b* tende a diminuir tanto em plantas que se desenvolvem em sombreamento intenso, quanto em plantas submetidas à elevada irradiância ou mudança brusca da luminosidade. Em *M. salzmanni* não foi encontrado diferença estatística em relação a razão Chl*a*/Chl*b*. Gonçalves e outros (2005), estudando *Aniba rosaeodora*, arbórea amazônica, também não observou diferença em Chl *a*/Chl *b* em diferentes intensidades de radiação solar.

A concentração de carotenóides também é altamente responsiva às variações da intensidade de luz. Essas moléculas participam do processo fotossintético, tanto direcionando energia luminosa para as clorofilas, quanto auxiliando na dissipação do excesso de luz (BARTLEY; SCOLNIK, 1995; DEMMIG-ADAMS et al., 1996). O teor de carotenóides foi superior na sombra para as três espécies estudadas. Alguns trabalhos encontraram resultados semelhantes com outras arbóreas tropicais (PORTELLA, 2012; SOARES, 2012). O aumento do teor de carotenóides na sombra observado para as espécies aqui estudadas, pode ter ocorrido com o mesmo objetivo do aumento da clorofila *b*, aumentar a captação de luz em outros comprimentos de onda. Silvestrini, Válio e Mattos (2007) estudando o comportamento de uma espécie exigente de luz (*Trema micrantha*) e uma tolerante ao sombreamento (*Hymenaea courbaril*) observaram que sob baixa irradiância, o teor de clorofilas e carotenóides foi maior na espécie de sombra, provavelmente, devido a necessidade de incrementar a capacidade de absorção de luz em locais onde ela está menos disponível. A maior 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).

No entanto, quando avaliado a razão Chl/Carot, observa-se menores valores em pleno sol para as três espécies estudadas. Isso demonstra, que em plantas sob maior intensidade luminosa, a concentração de carotenóides é superior a da clorofila. Resultados semelhantes foram encontrados em estudos com outras 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.

As três espécies apresentaram modificação nos teores de pigmentos fotossintetizantes, o que condiciona a elas melhor aproveitamento das diferentes condições de luz encontrada em ambientes florestais.

6.3 Carboidratos Solúveis Foliare

Um dos sinais metabólicos imediatos em resposta ao aumento abrupto da irradiância está na variação de carboidratos solúveis. Estes compostos são reconhecidos como importantes sinais moleculares na relação planta-ambiente e agentes de modelagem de processos fisiológicos e morfológicos (CUZZUOL; MILANEZ, 2012)

Nas três espécies abordadas neste trabalho, a concentração de Sacarose, Frutose e Glicose foi superior em pleno sol. Segundo Marengo e outro (2001), a influência da luminosidade na concentração de carboidratos solúveis está diretamente relacionada às taxas fotossintéticas, visto que ambientes mais iluminados favorecem o aumento da fotossíntese e, portanto, a produção de carboidratos.

Alguns estudos com arbóreas tropicais também demonstram que os níveis de frutose e sacarose tendem a variar em função das condições ambientais, indicando que esses açúcares atuam, não apenas como componentes de reserva, mas como importantes sinalizadores de estresse (WÜRTH et al., 2005; CUZZUOL; CLIPEL, 2009, MENGARDA et al., 2012).

Por outro lado, o acúmulo de carboidratos solúveis pode ser uma resposta adaptativa à condição de estresse luminoso. Isso porque, altas concentrações de açúcares podem atuar na defesa vegetal contra danos oxidativos através de modulações na expressão gênica que impeçam a formação das ERO's ou que

atenuem os seus efeitos (KOSH, 1996; COUÉE et al. 2006). Perfis de transcrição em mudas de *Arabidopsis* sp. confirmam que além da glicose servir como sinal crítico na avaliação do estado metabólico geral da espécie, ela também interage com grande número de genes relacionados à mecanismos de resposta ao estresse (PRICE et al., 2004). Além disso, Nishikawa e outros (2005) estudando em folhas de *Brassica oleracea* verificaram que a sacarose pode regular a expressão de genes do metabolismo do ascorbato que desempenha um papel importante no processo antioxidativo.

Os carboidratos solúveis também são amplamente conhecidos por suas características de osmoproteção em condições de déficit hídrico, atuando na redução do potencial hídrico celular (ASHRAF; 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). Assim, pode minimizar os efeitos das altas taxas transpiratórias observadas em plantas sujeitas à radiação solar intensa.

Embora neste trabalho não tenha havido restrição hídrica, a exposição ao sol aumenta 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 solúveis de mostraram bastante expressivos nos diferentes tratamentos, para as três espécies. Isso mostra a capacidade dessas espécies em ajustar seu metabolismo de acordo com a disponibilidade luminosa.

6.4 Enzima Antioxidantes

As conseqüências das diferentes irradiância podem, também, ser avaliadas através da atividade das enzimas antioxidantes. Para tolerarem exposições a níveis elevados de luz e reduzirem os efeitos de toxicidade relacionados à essas condições, em alguns casos as plantas são capazes de elevar a síntese e atividade de enzimas relacionadas ao estresse oxidativo, como a Catalase e a Peroxidase do Ascorbato (MITTLER, 2002; ASADA, 2006).

Os resultados deste estudo, porém, mostram dados contraditórios. A atividade da CAT foi maior na sombra tanto para *C. estrellensis*, quanto para *M. salzmannii*. Não foi observada diferenças entre os tratamentos de *C. odorata*. Uma possível explicação para esse fato pode ser atribuída à elevada sensibilidade da enzima CAT. Segundo Hertwig e outros (1992) e Peltzer, Reyer e Polle (2002), a atividade da CAT é altamente responsiva às condições de luminosidade e de temperatura, portanto, suscetível a fotoinativação.

A menor atividade da CAT em resposta ao aumento da radiação solar também já foi relatado anteriormente (MISHRA et al., 1993; BURRIT e MACKENZIE, 2003; MARCHESE et al., 2008; VULETA; TUCIC, 2009). O mesmo foi demonstrado para espécies arbóreas tropicais pioneiras e tardias da sucessão florestal (FAVARETTO et al. 2011).

A atividade da APX em *C. estrellensis* e *C. odorata* foi maior em pleno sol. Isso mostra que essas espécies apresentam mecanismos para se proteger de danos fotooxidativos ligados à fotoinibição (VAN HUYLENBROECK, 2002). Dados semelhantes foram encontrados por Logan e outros (1998) em *Cucurbita pepo*. Entretanto, a atividade da APX não diferenciou entre os tratamentos das plantas de *M. salzmannii*. A ausência de variação desta enzima em diferentes intensidades luminosas já foi anteriormente relatada com outras arbóreas (CHAVES et al., 2003; FAVARETTO et al., 2011). No entanto, foi observada para *M. salzmannii* grande incremento nos carboidratos solúveis em plantas de sol, principalmente Glicose. Esses resultado sugerem que, mesmo não apresentando atividade enzimática, altos teores de carboidratos solúveis possam estar protegendo essa espécie contra os danos oxidativos, como discutido anteriormente.

6.5 Anatomia Foliar e Caulinar

As respostas de folhas aclimatadas em sombra e expostas repentinamente a radiação solar direta, têm sido foco de diversos trabalhos visando elucidar os mecanismos pelos quais as plantas podem ajustar suas características frente a

disponibilidade luminosa (JURIK et al., 1979; YAMASHITA et al., 2000; OGUCHI et al., 2003).

Plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmanni* apresentaram modificação anatômicas quanto à irradiância contrastante tanto para a espessura dos tecidos quanto para a densidade estomática.

Variações na espessura dos tecidos foliares em função da intensidade da radiação são amplamente relatadas na literatura (KUBINOVÁ, 1991; ASHTON, BERLYN, 1992; PAIVA et al., 2003; LIMA Jr et al., 2006; CRAVEN et al., 2010; SABBI et al., 2010; SILVA et al., 2010; MARCH; CLARK, 2011) e são associadas a mudanças estruturais para a manutenção do processo fotossintético e maior eficiência no uso da água (STRAUSS-DEBENEDETTI e BERLYN, 1994; ROSSATO; KOLBI, 2010).

A maior espessura da camada de células da epiderme adaxial encontrada nas folhas de *C. estrellensis* e *C. odorata* em pleno sol está de acordo com outros estudos de luminosidade (LIMA Jr. et al., 2006; ROSSATTO; KOLB, 2010; VOLTOLINI; SANTOS, 2011). A camada epidérmica mais espessa pode auxiliar a refletir parte da irradiância, protegendo os tecidos fotossintéticos do excesso de luz (CHAZDON; KAUFMANN, 1993). Dickison (2000) salienta, ainda, que a maior espessura da epiderme na face adaxial, além de evitar irradiações excessivas, pode também beneficiar a manutenção da temperatura foliar interna ótima. Lin e Ehleringer (1983), estudando os efeitos da luz em quatro herbáceas, sugeriram que além da epiderme adaxial auxiliar a refletir o excesso de energia luminosa, a epiderme abaxial mais espessa pode conferir melhor aproveitamento dos feixes luminosos que penetram no mesofilo.

A três espécies do presente estudo mostraram alteração da espessura do parênquima paliçádico e espessura total do limbo, com maiores valores em pleno sol. 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 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). Além disso, a maior espessura do limbo pode estar relacionada com o maior teor de sacarose encontrada nessas espécies. Mengarda e outros (2012), estudando *Caesalpinia echinata*, observaram que o aumento na sacarose foi seguida de aumento na espessura foliar. Isso ocorre, porque a sacarose diminui o potencial hídrico das células contribuindo para a entrada de água e, conseqüentemente, aumentando o volume das células.

Alguns estudos enfocando o papel da luminosidade nas adaptações morfológicas indicam que folhas sob alta irradiância tendem a apresentar maior espessura de tecido paliçádico em função do maior número de camadas celulares (BOEGER et al., 2009; ROSSATTO; KOLB, 2010; KWAK et al., 2011). No entanto, nas três espécies estudadas, a maior espessura do parênquima paliçádico se deu pelo maior comprimento das células em paliçada e não pelo aumento do número de camadas, como também observado em outras três arbóreas por Oguchi et al. (2005). Segundo Vogelmann et al. (1996), o formato colunar das células em paliçada parece exercer uma função óptica muito importante, uma vez que facilita a penetração direcional de luz no interior do mesófilo.

O parênquima esponjoso foi mais espesso em plantas de sol para *C. estrellensis* e *C. odorata*. Dados semelhantes são facilmente encontrados na literatura (LIMA et al., 2006; PIRES, 2008; CAMPOS, 2011). Aliado à eficiência na absorção da luz, folhas de sol que apresentem maior espessura do parênquima esponjoso podem aumentar a capacidade de difusão do CO₂, visto que as folhas são menos compactas (SOARES, 2012). Em sombreamento severo, a menor espessura do parênquima esponjoso nas folhas de *C. estrellensis* e *C. odorata* pode ser compensada pela maior quantidade de espaços intercelulares presentes neste tecido, conforme anteriormente relatado em *Cupania vernalis* por Lima e outros (2006).

Plantas de *M.salzmannii* não apresentou diferença estatística quanto à espessura da epiderme adaxial, epiderme abaxial e parênquima esponjoso. A maior espessura total do limbo dessa espécie em pleno sol ocorreu devido ao aumento do parênquima paliçádico. Craven (2010) também não encontrou diferença estatística no parênquima lacunoso para a arbórea *Acacia koa* crescidas em diferentes intensidades luminosas. Diferenças na epiderme também não foram encontrada em planta herbáceas por Nogueira (2011).

Além das alterações encontradas em plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* quanto a espessura dos tecidos em irradiância contrastante, o número de estômatos também variou nas três espécies, apresentando maiores valores em pleno sol. Esses dados estão de acordo com os encontrados na literatura (KLICH, 2000; CASTRO et al., 2009; BOEGER et al., 2009; MAGALHÃES; MARENCO e MENDES, 2009; VOLTOLINI; SANTOS, 2011).

A maior densidade estomática em plantas de sol é considerada uma resposta adaptativa, visto que favorece a absorção do CO₂, uma vez que a superfície foliar nessas condições é, geralmente, reduzida (ABRANS, 1992). Essa alteração pode resultar tanto em aumento na absorção de CO₂, quanto em diminuição na transpiração, sendo este último fato devido à sobreposição da área de difusão do vapor d'água em virtude da maior proximidade dos estômatos (LARCHER, 1995). Outra explicação para isso, é que em ambientes sombreados, geralmente, são associadas à maior umidade relativa do ar, o que permite que os estômatos, em menor densidade, possam permanecer mais tempo abertos sem que ocorra restrição hídrica (MARQUES, 2000; MENDES, 2001). Além disso, Dickison (2000) e Fermino-Jr (2004) afirmam que espécies com folhas hipoestomáticas, assim como o pau-brasil, podem ter vantagens na ocupação de diferentes ambientes, pois este padrão pode minimizar a perda de água para a atmosfera, permitindo que estas ocupem ambientes de maior temperatura e incidência de luz.

Além das folhas, a anatomia caulinar também apresentou modificações nos diferentes tratamentos. Em *M. salzmannii* foi observado maior densidade e diâmetro dos vasos em pleno sol. Espécies adaptadas a condições ensolaradas podem apresentar características que permitam maior fluxo de

água, como vasos de maior diâmetro e menor densidade da madeira (COSTA et al., 2009). 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 maior eficiência na condução. A eficiência no transporte de água permite uma maior condutância estomática, o que aumenta a taxa fotossintética, o ganho de carbono e o crescimento (POORTER et al., 2010). Nesse sentido, é provável que os indivíduos de *M. salzmannii* submetidos ao pleno sol tenham apresentado resposta semelhante, visto que não houve restrição hídrica para as plantas. Plantas de *C. estrellensis* e *C. odorata* não apresentaram diferenças entre os tratamentos.

Foi verificada maior espessura da faixa cambial em plantas pleno sol, nas três espécies deste estudo, o que indica 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. Segundo Igboanugo (1990), em sombreamento severo, a atividade cambial é interrompida prematuramente em relação a ambiente com maior disponibilidade de luz.

No presente estudo verificou-se que o aumento da atividade cambial foi acompanhado por incremento da espessura do xilema em pleno sol de *C. estrellensis*, e do floema secundário em pleno sol de *C. estrellensis* e *M. salzmannii*. 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 a maior quantidade de tecido favorece a condução de água para a parte aérea. Este dado mostra que, em *C. estrellensis*, mesmo não havendo diferença no diâmetro e densidade dos vasos, foi compensado pelo aumento na espessura do xilema secundário, garantindo a eficiência do transporte de

água. Em *Fagus sylvatica*, arbórea de região temperada, 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 floema distribui os fotoassimilados produzidos pelas folhas e, dessa forma, pode sofrer alterações em função do ambiente luminoso (CUTLER et al., 2011). Assim, maiores valores de floema secundário em *C. estrellensis* e *M. Salmannii em sol*, indicam que maiores fotoassimilados estejam sendo produzidos nessas condições. Além disso, maiores valores do floema secundário também é uma resposta adaptativa, pois ele 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 no floema e conduzidos aos elementos de vaso interrompidos poderiam aumentar a pressão osmótica na célula, favorecendo a retomada do fluxo hídrico.

A maior espessura da casca em plantas de *C. estrellensis* e *C. odorata* em pleno sol demonstra uma resposta adaptativa em ambientes com fortes intensidade luminosa, uma vez que essa região mais desenvolvida confere proteção externa da planta. 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). Plantas de *C. estrellensis* e *M. salzmanni* apresentaram maior espessura da periderme em pleno sol, o que confere a planta uma adaptação a essas condições, pois, 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).

Mudanças na anatomia das plantas estão diretamente relacionadas a adaptações fotossintéticas (KILCH, 2000; OGUCHI, HIKOSAKA; HIROSE, 2003; 2005; LIMA JR et al. 2006). Os dados anatômicos mostram que as três espécies apresentaram modificações frente as diferentes condições de radiação.

6.6 Índice de Plasticidade

A plasticidade fenotípica representa a capacidade de um determinado genótipo em expressar diferentes fenótipos, de acordo com as variações ambientais a que são impostas (VALLADARES et al., 2005). A plasticidade pode ser medida através do Índice de Plasticidade (IP), uma característica chave utilizada para quantificar a resposta das plantas aos estímulos do ambiente (NICOTRA et al., 2010).

As variáveis fisiológicas, nas três espécies estudadas, se mostraram superior as demais. Alguns estudos mostram que a aclimação a diferentes intensidades luminosas é devida, principalmente, a ajustes bioquímicos em detrimento aos morfológicos e anatômicos (SIMS; PEARCY, 1992; YAMASHITA et al., 2000; YAMASHITA et al., 2002; CATONI, 2012). Segundo Valladares et al (2002), respostas fisiológicas parece estar ligada à maior capacidade para sobreviver e crescer em áreas de intensa radiação solar.

Dentre as variáveis fisiológicas, os pigmentos fotossintetizantes mostraram elevados valores de IP, como 0.82, 0.79 , e 0,69 para *C. estrellensis* e 0.61 para *C. odorata* e *M. salzmannii*. Outras arbóreas tropicais também exibiram resultados semelhantes, em que a aclimação em função da radiação solar deve-se, sobretudo, a variações na composição e teor de pigmentos fotossintetizantes (KRAUSE et al., 2004, SOARES, 2012). Outros altos valores de variável fisiológica foram observados para a atividade da APX, em *C. odorata* (0.93) e do teor de glicose para *M. salzmannii* (0.71).

Altos índices de variáveis morfológicas também foi encontrada para *C.odorata*. Essa espécie mostrou alta capacidade de aclimação frente à irradiância contrastante, o que refletiu no seu elevado IP da área foliar (0,66), RAF (0,70), TCA (0,61) e TAL (0.76). Em particular, a plasticidade morfológica da folha desempenha um importante papel na aquisição de recursos luminosos e pode ainda limitar os fotodanos, características extremamente importantes em ambientes caracterizados pela elevada irradiância. (CRICK; GRIME, 1987; NAVAS; GARNIER, 2002; YAMASHITA et al., 2000). Segundo Nicotra et al., (2010), alta plasticidade morfológica das folha pode ser considerada respostas

adaptativa que favorece a adequação da planta ao longo do tempo. Esse comportamento mostra maior capacidade da *C. odorata* em explorar ambientes com maior amplitude de luminosidade em detrimento das demais espécies.

A plasticidade anatômica foliar em função da intensidade luminosa é amplamente relatada em espécies arbóreas tropicais e favorece a distribuição das espécies nos diferentes ambientes florestais (JUSTO et al., 2005; SABBÌ et al., 2010; SILVA et al., 2010). A *M. Salzmanni* apresentou maiores alterações em anatomia do caule, enquanto *C. odorata* mostrou maiores alterações em anatomia da folha. *C. estrellensis* apresentou modificações nos dois órgãos.

No presente estudo, porém, as três espécies se comportaram de maneira semelhante, apresentando menores valores de variáveis anatômicas comparados às variáveis fisiológicas e morfológica. Este comportamento também foi observado por Catoni (2012) em folhas de *Cistus*. Isso deve ter ocorrido devido ao grande consumo energético para atender a demanda exigida pelos ajustes anatômicos. Uma vez que ocorreram alterações fisiológicas, foi conferido às plantas condições favoráveis para se adaptarem as condições extremas, sem a necessidade de grandes investimentos em novos tecido.

No presente trabalho, de maneira geral, foi observado alto IP para as espécies estudadas. Segundo Valladares et al. (2005), IP acima de 0,6 são considerados altamente plásticos, e neste trabalho foi observado diversos índices acima deste valor. Essa afirmação se concretiza quando analisados outros IP de espécies arbóreas em luminosidade contrastante (PORTELLA, 2012, SOARES, 2012). Silva (2010), estudando arbóreas de diferentes estágios sucessionais, encontrou IP variando de 0.1 a 0.5 para as mesmas variáveis avaliadas no presente estudo. Este dado corrobora alguns estudos que tem mostrado que tanto as espécies exigentes de luz, como as tolerantes à sombra, são capazes de exibir grande plasticidade fenotípica, sugerindo que a flexibilidade de ajustes em resposta a novas condições ambientais não está necessariamente relacionada ao status sucessional da espécie (POPMA, 1992; ROZENDAAL et al, 2006; SOUZA et al., 2009). Segundo Lima et al., (2010) e Favaretto et al., (2011), independente da posição sucessional, as espécies são

capazes de sobreviver em ambientes diversos, exibindo respostas de modulação em resposta às condições ambientais em que se encontram.

No presente estudo foi possível observar que plantas tolerantes ao sombreamento, como a *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M.salzmanni* foram capazes de apresentar mecanismos de adaptação a diferentes condições, mostrando alta plasticidade fenotípica. Esses dados contrastam diversos outros encontrados na literatura (STRAUSS-DEBENEDETTI e BAZZAZ, 1996, WALTERS, 2005; VALLADARES e NIINEMETS, 2008), onde dizem que espécies tolerantes ao sombreamento apresentam baixa flexibilidade de aclimatação a diferentes ambientes.

Além disso, as três espécies estudadas mostraram-se comportar com espécies de sombra facultativa, por terem apresentado alterações que as permite viver em regiões com intensa radiação solar.

7.CONCLUSÃO

- Plantas jovens de *C.estrellensis*, *C.odorata* e *M.salzmannii* apresentaram elevada plasticidade fenotípica relacionada a luminosidade contrastante, corroborando a hipótese de que espécies tolerantes ao sombreamento são capazes de sobreviver em ambiente altamente iluminado;
- Baseado nos valores de IP, nas espécies estudadas, as maiores adaptações à elevada irradiância, ocorreram em níveis fisiológicos, seguidos de morfológicos e anatômicos;
- Baseado nos valores de IP de variáveis morfológicas, *C. odorata* se mostrou mais apta a explorar ambientes de luminosidade contrastante, seguida de *M. salzmanni* e *C. estrellensis*.
- As espécies estudadas mostraram elevada sobrevivência devido às adaptações morfológicas, fisiológicas e anatômicas em pleno sol caracterizando-se dessa forma, como espécie de sombra facultativa.
- Os resultados indicam grande capacidade de plantas de *C. estrellensis*, *C. odorata* e *M. salzmannii* em habitar ambientes com grandes variações de de radiação solar, podendo assim, ser recomendada para projetos de reflorestamento e recuperação de áreas degradadas.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRANS, M.C., KLOEPEL, B.D KUBISKE, M.E. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. **Tree Physiology** ,n.10, p.343-355, 1992

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.

ALMEIDA Jr., E. B. de et al. Descrição morfológica de frutos e sementes de *manilkara salzmannii* (sapotaceae) **FLORESTA**, Curitiba, PR, v. 40, n. 3, p. 535-540, 2010.

ALMEIDA, L.P; ALVARENGA, A.A.; Crescimento inicial de plantas de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. submetidas a níveis de radiação solar. **Ciência Rural**, v.34, n.1, 2004.

ALVARENGA, A. A. et al. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Crotonurucurana Baill* in southeastern Brazil. **Revista Árvore**, v. 27, n.1, p.53-57, 2003.

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.

ANDRADE-LIMA, D. **Estudos fitogeográficos de Pernambuco**. 2 ed. Recife: IPA. p.305-341, 1960.

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

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, 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 Phytologist**, v.121, p. 587-596, 1992
- ATROCH, E. M. A. C. et al. Crescimento, teor de clorofilas, distribuicao de biomassa e características anatomicas de plantas jovens de *Bauhinia fortificata* Link, submetidas a diferentes condicoes de sombreamento. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 25, p. 853-862, 2001.
- BAOLI, D. et al. Morphological and physiological plasticity of woody plant in response to high light and low light. **Chinese Journal of Applied & Environmental Biology**, 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
- BAZZAZ, F.A., PICKET,S.T.A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v11, p.297-310. 1980.
- BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas**. 2^aed. Jaboticabal: FUNEP, 41p. 2003.
- BOARDMAN, N. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.28, p.355-377, 1977
- BOEGER, M. R. T. et al. Estrutura foliar de seis especies do sub-bosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. **Hoehnea** v.33, n. 4, p. 521-531, 2006.
- BOEGER, M. R. T. Variabilidade morfológica foliar de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná. **Revista Brasileira de Botânica**. v.3, p.443-452. 2008
- BOEGER, M. R. T. Variação estrutural foliar de espécies medicinais em consórcio com erva-mate, sob diferentes intensidades luminosas. **Floresta**, v.39, p.215-225, 2009

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

BUCHI, R.; BACHMAN, M.; KELLER, F. Carbohydrate metabolism in source leaves of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) a starch-storing and stachiose-translocation labiate. **Journal of Plant Physiology**, v. 153, p. 308-315, 1998.

BURGER, L. M.; RICHTER, 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.

CAMPOS, M. T. B. **Morfoanatomia e ecofisiologia de *Ouratea castaneifolia* engl. ocorrendo em diferentes ambientes lumínicos**. Dissertação mestrado (Biologia Vegetal) Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2011

CAQUET, B. et al. Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening. **Tree Physiology**, v. 29, p. 1395-1405, 2009.

CARDOSO, G.L; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas de potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, V.26, n.1, 2003

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

CARVALHO, A. P. F. et al. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. **Revista Brasileira de Botânica**, v.30, n.1, p.19-27, 2007.

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.

CARVALHO, P. E. R. **Jequitibá-branco**. Circular Técnica, Colombo, n. 73, p. 1-13, 2003.

CASAGRANDE JUNIOR, J. G. et al. Influência do sombreamento sobre os teores de carboidratos e fenóis em estacas semilenhosas de araçazeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 12, p. 2219-2223, 1999.

CASTRO, E. M. et al. Adaptações anatômicas de folhas de *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae), em três regiões distintas da planta, em diferentes níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 9, p. 8-16, 2007.

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

CATONI R, GRATANI L., VARONE, L., Physiological, morphological and anatomical trait variations between winter and summer leaves of *Cistus* species. **Flora** v.207, p.442– 449, 2012.

CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J.; VALLADARES, F. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. **Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales**, 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. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 21, p. 423-447, 1990.

CHAVES, A. R. M. et al. Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. **Trees**, v.22, p.351- 361, 2008.

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, et al. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P., **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman and Hall, New York, pp. 5-55,1996.

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. et al. 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.

CLAUSSEN, J. W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. **Forest Ecology and Management** , v. 80, p. 245-255, 1996.

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

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de Andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, v37, p.229-234, 2007.

COUÉE, I. et al. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 3, p. 449–459, 2006.

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

CRICK, J.C., GRIME, J.P. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. **New Phytologist**. V.107, p. 403–414, 1987

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

CUTTER, E. **Anatomia vegetal**: Parte I- Células e tecidos. 2ª ed. São Paulo, Roca, 1986.

CUZZUOL, G. R. F.; CLIPPEL, J. K. Aspectos ecofisiológicos de *Sinningia aghensis* Chautems em condições de campo. **Hoehnea**, v. 36, n. 1, p.73-81, 2009.

CUZZUOL, G. R. F.; MILANEZ, C. R. D. Morphological and Physiological Adjustments in Juvenile Tropical Trees Under Contrasting Sunlight Irradiance IN: Najafpour, M. **Advances in Photosynthesis -Fundamental Aspects**, ISBN: 978-953-307-928-8, InTech, Available from: <http://www.intechopen.com/books/advances-in-photosynthesis-fundamental-aspects/morphological-andphysiological-adjustments-in-juvenile-tropical-trees-under-contrasting-sunlight-ir>

DA SILVA, R., G. et al. Desenvolvimento inicial de plântulas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. Ex Spreng.) Schum. Sob influência de sombreamento. **Acta Amazonica**, v.37, n.3, p.365-370. 2007

DAMASCOS, M.A. ; RAPOPORT E.H. Differences in the herb and shrub flora growing under canopy gaps and under closed canopies in a *Nothofagus pumilio* forest of Argentina. **Revista Chilena de História Natural**, v.75, p.465–472. 2002.

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

- DIAS FILHO, M. B. Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. to contrasting light environments. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 32, p. 789-796, 1997.
- DIAS-TAGLIACOZZO, G.M. et al. Fructan and water suppression in intact and fragmented rhizophores of *Vernonia herbaceae*. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.47, p.363-373. 2004.
- DICKISON, W. C. **Integrative Plant anatomy**. San Diego: Harcourt Academic Press, 2000.
- DUZ, S. R. et al. 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.
- DYMOVA, O. V.; GOLOVKO, T. K. Pigment apparatus in *Ajuga reptans* plants as affected by adaptation to light growth conditions. **Russian Journal of Plant Physiology**, v.54, n.1, p.39-45, 2007.
- 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. **Revista Brasileira de Fisiologia 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 Physiologiae Plantarum**, 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.
- FARRAR, J.; POLLOCK, C.; GALLAGHER, J. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. **Plant Science**, v. 154, p. 1-11, 2000.
- FAVARETTO, V. F. et al. 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.
- FERMINO JR. P. C. P. **Anatomia ecológica comparada de folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) na vegetação de restinga e na Floresta Ombrófila Densa**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina, 2004
- FERNANDES, V. F. **Crescimento, produção do óleo essencial e anatomia foliar de *ocimum gratissimum* L. (Lamiaceae) em diferentes níveis de radiação**

luminosa. Dissertação de mestrado. Produção Vegetal. Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, 2012

FINI, A. et al. Growth, leaf gas exchange and leaf anatomy of three ornamental shrubs grown under different light intensities. **European Journal of Horticultural Science**, v. 75, n. 3, p. 111-117, 2010.

GIVINISH, T, J. Adapataion to sun and shade: a whole-plat perspective. **Australian Journal od Plant Physiology**, v. 15, p. 63-92, 1988.

GONÇALVES, J. F. C et al. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.17, n.3, p. 325-334, 2005.

GONÇALVES, J. F. C.; MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorecence of mahogany and tonka bean under two light environments. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 2, p. 149-157, 2001.

GUIDI, L. et al. Interactions of water stress and solar irradiance on the physiology and biochemistry of *Ligustrum vulgare*. **Tree physiology**, v. 28, p. 873-883, 2008.

GUREVITCH ,J.; SCHEINER, S. M; FOX, G. A. **Ecologia Vegetal**. Artmed, Porto Alegre, 2009.

HALLIWELL, B.; GUTTERIDGE, J. M. C. **Free Radicals in Biology and Medicine**, 4 ed., Oxford: Clarendon Press, 2006

HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, L. The effects of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand. **Plant Cell and Enviroment**. v. 25, n.8, p. 1021-1030, 2002.

HAVIR, E.; MCHALE, N. A. A Regulation of Catalase Activity in Leaves of *icotiana sylvestris* by High CO₂. **Plant Physiology**, v.89, n.3, p.952-957, 1989.

HELDT, H-W. **Plant Biochemistry**. London : Elsevier Academic Press, 2005

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, A.; FEIERABEND, J. Light dependence of catalase synthesis and degradation in leaves and the influence of interfering stress conditions. **Plant Physiology**, 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.

HOUNTER, N. C., PONS, T. L. Gap size on photoinhibition in understory saplings in tropical rainforest. **Plant Ecology**. 179:43-51, 2005

HUNT, R. **Basic growth analysis**. Londres: Unwin Hyman, 1990.

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 structure of *Quercus petraea* seedlings. **Forest Ecology and Management**, v. 38, p. 27-36, 1990.

INOUE, M. T. A auto-ecologia do gênero Cedrela: Efeitos na fisiologia do crescimento no estágio juvenil em função da intensidade luminosa. **Revista Floresta**, p. 58-61. 1976

IPEF – Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais. Identificação de Espécies Florestais. <http://www.ipef.br>, 2011.

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.

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

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. et al. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brsiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica.**, v. 19, n. 1, p. 111-123, 2005.

KAKANI, V. G. et al. 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.

KAPPEL, F.; FLORE, J. A. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight chlorophyll content of leaves and morphology of young peach trees. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.108, n.4, p.541-544, 1983.

- KELLY, J. et al. 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.
- KIERZKOWSKI, D.; SAMARDAKIEWICZ, S.; ROBAKOWSKI, P. Variation in ultrastructure of chloroplast in needles of silver fir (*Abies alba* Mill.) saplings growing under the canopies of diverse tree species. **Polish Journal of Ecology**. v.55, n. 4,p.821–825, 2007
- KILCH, M. R. Leaf variation in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**. v. 44, p.171-183, 2000
- KITAJIMA, K. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. **Tropical forest plant ecophysiology**. New York: Chapman & Hall. p.559-595, 1996
- 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. et al. 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.
- KOERSELMAN, W.; MEULEMAN A. F. M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, p. 1441-1450, 1996.
- KOSH, K. E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. v.47, p.509–540.1996
- 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. et al. Do mature shade leaves of tropical tree seedlings acclimate to high sunlight and UV radiation? **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 743-756, 2004.
- 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.
- KWAK, M.J.; LEE, S.H.; WOO, S.Y. Growth and anatomical characteristics of different water and light intensities on cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. **African Journal of Biotechnology**. v.10, p.10964-10979. 2011.
- LAISK, A. et al. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. **Plant Cell Environment**. v.28, p.375-388. 2005
- LAMBERS, H.; CHAPIM III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. 2 ed. Berlin: Springer, 2008.
- LAMBERS, H.; POORTER, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecology consequences. **Advances in Ecology Research**, v. 23, p. 187-261, 1992.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima. 531 p., 2000.
- LARCHER, W. **Physiological Plant Ecology**. Springer- Verlag, Berlin. 1995
- LEE, D.W. et al. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian Hopea (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, v.87, n.4, p.447-455, 2000.
- LEGROS, S. et al. 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.
- LEITE. E. D. State-of-knowledge on *Cariniana estrellensis* (raddi) Kuntze (Lecythidaceae) for genetic conservation in Brazil. **Research Journal of Botany**, v.2, p. 138-160, 2007.
- 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.
- LICHTENTHALER, H. K. et al. 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.

LICHTENTHALER, H. K. et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. **Photosynthesis Research** 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.; SCHWARTZ, 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. ; F. BABANI F. Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus. Changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. In **Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis**. Eds. G.C. Papageorgiou and Govindjee. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 713–736. 2004.

LICHTENTHALER, H.K. Adaptation of leaves and chloroplasts to high quanta fluence rates. In **Photosynthesis**, Vol. VI. Ed. G. Akoyunoglou. Balaban International Science Service, Philadelphia, pp 273–285. 1981

LIMA Jr. et al. Aspectos fisiológicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Árvore** v.30, n.1, p.33-41, 2006.

LIMA, J. A. de S., GAZEL FILHO, A. B. Características ecológicas de duas espécies de Sapotaceae, "maparajuba" (*Manilkara paraensis* Standl.) e "macaranduba" (*Manilkara huberi* (Ducke) Standl.) em uma floresta primária de terra firme do Amapá. In: Congresso e exposição internacional sobre florestas, Resumos técnicos. Rio de Janeiro: **Instituto Ambiental Biosfera**, p. 47. 2000.

LIMA, J.D. et al. Efeitos da luminosidade no crescimento de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). **Acta Amazonica**. v.38, p.5-10. 2008

LIMA, M. A. O. et al. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Scientia Florestalis**., Piracicaba, v. 38, n. 87, p. 527-534, 2010.

LIN, Z.F., EHLERINGER, J. Epidermis effects on spectral properties of leaves of four herbaceous species. **Physiologia Plantarum**. V.59, p.91-94. 1983

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

LOGAN, B. A. et al. Antioxidants and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in *Cucurbita pepo* L. and *Vinca major* L. acclimated to four growth PFDs in the field, **Journal Experimental of Botany**, v.49 ,p. 1869–1879, 1998.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**, v.1. São Paulo: Nova Odessa - Instituto Plantarum de Estudo da Flora, 384p., 1992.

LUTTIGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Berlin: Springer, 384p. 1997.

MAGALHÃES.N.S. MARENCO. R.A, MENDES K.R. Aclimação de mudas de Aquaricara à alta irradiância. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 44(7): 687-694. 2009.

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. et al. 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.

MARENCO, R. A.; LOPES, N.F. **Fisiologia Vegetal**, Viçosa: UFV, 2009.

MARENCO, R.A.; GOLÇALVES, J.F.C.; VIEIRA, G. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. **Tree Physiology**. v21, p.1311-1318, 2001

MARQUES A.R et al. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. **Journal Tropical Ecology**, v.41, p.47-60, 2000.

MARTINAZZO, E. G.; Efeito do sombreamento sobre o crescimento inicial e teor de clorofila foliar de *Eugenia uniflora* Linn (pitanga) – família Myrtaceae. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n 2, p. 162-164, 2007.

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.

MENDES, F.S. et al. Níveis de prolina e carboidratos solúveis totais em folhas de mogno (*Swietenia macrophylla* King R.A) induzidas ao estresse hídrico e reidratação. **Revista Brasileira de Biociência**, v.5, n.2, p.939-94, 2007

MENDES, M. M.; GASSARINI, L.C; RODRIGUES, M.L. Acclimation os *Myrtus communis* to constrasting Mediterraneanam ligth environments – effects on structure

and chemical composition of foliage and plants water relations. **Environmental and Experimental Botany** 45:164-178, 2001.

MENGARDA, L. H. G. et al. Light as an indicator of ecological succession in brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.). **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.21, p. 55 – 64, 2009.

MENGARDA, L. H. G. et al. Morphological and physiological adjustments of brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.) to direct solar radiation. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. v. 24. n.3, 2012.

MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 68, p. 113-121, 2010.

MIRALLES, J.; MARTINEZ-SANCHEZ; J. J.; FRANCO, J. A. *Rhamnus alaternus* growth under four simulated shade environments: Morphological, anatomical and physiological responses. **Scientia Horticulturae** v.127, p. 562–570, 2011.

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 Physiology**, v. 102, p. 903-910, 1993.

MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, v. 11, p. 15–19, 2006.

MITTLER, R. et al. Reactive oxygen gene network of plants. **Trends in Plant Science**, v. 9, n. 10, 2004.

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

MIYAZAWA, Y. et al. The light environment, morphology and growth of the early successional tree species *Litsea citriodora*. **Forest Ecology and Management** 236 p. 251–258, 2006.

MORAES NETO, S. P. et al. Crescimento de mudas de algumas espécies arbóreas que ocorrem na Mata atlântica, em função do nível de luminosidade. **Revista Árvore**, v. 24, n. 1, p.35-45, 2000.

MORELLI G; RUBERTI I. Shade avoidance responses. Driving auxin along lateral routes. **Plant Physiology**, v.122, p. 621-626, 2000.

NAKAZONO, E.M et al. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n.2, p.173-179, 2001

NAVARRO, C., MONTAGNINI, F., HERNANDEZ, M. Genetic variability of *Cedrela odorata* Linnaeus: results of early performance of provenances and families from Mesoamerica grown in association with Coffee. **Forest Ecology and Management**. v.192, p.217–227, 2004.

NAVAS, M.L.; GARNIER, E. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia perigrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologica*. V.23, p. 375–383, 2002.

NERY, F. C. et al. Initial development and gas exchange of *Talisia subalbans* (Mart.)Radlk. under different shading conditions. **Revista Árvore**, v. 35, n. 1, p. 61-67, 2011

NETO, R. M. R, Enriquecimento de floresta secundária com cedro-rosa (*Cedrela odorata* L.) e sumaúma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.), em Alta Floresta (MT) **Ambiência Guarapuava**, v.7, n.1, p. 103 - 109. 2011

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.

NICOTRA, A.B., et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**. V.15, p.684–692, 2010.

NISHIKAWA, F. et al Effect of sucrose on ascorbate level and expression of genes involved in the ascorbate biosynthesis and recycling pathway in harvested broccoli florets. **Journal Experimental of Botany**. V.56, p.65–72, 2005

NOCTOR, G.; FOYER, C.H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 49, p. 249-279, 1998.

NODARI, R. O. et al. Crescimento de mudas de palmitero (*Euterpe edulis* Mart.) em diferentes condições de sombreamento e densidade. **Revista Árvore**, v. 23, n. 3, p. 285-292, 1999.

NOGUEIRA, C. O. G. et al. Anatomia foliar de *Mentha x villosa huds* sob diferentes espectros de luz. **Conexão ciência**. v. 6, n. 2 ,2011

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.

OGUCHI, R.; HIROSAKA, K; HISOSE, T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing

growth irradiance among three deciduous trees. **Plant, Cell and Environment**, v.28, p.916-927, 2005.

OLIVEIRA, F. L.; ARAÚJO, A. P.; GUERRA, J. G. M. Crescimento e acumulação de nutrientes em plantas de taro sob níveis de sombreamento artificial. **Horticultura Brasileira**, v. 29, n. 3, p. 291-298, 2011

OLIVEIRA, M. I. et al. Características biométricas, anatómicas e fisiológicas de *Artemisia vulgaris* cultivada sob telas coloridas. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais** (Impresso), v. 11, p. 56-62, 2009.

OSUNKOYA, O. O. et al. 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.

OSUNKOYA, O. A.; ASH, J. E. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. **Australian Journal of Botany**, v. 39, p. 591-605, 1991

PAIVA, E. A. S. et al. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallid* (Rose) Hunt. cv. *Purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, n. 4, p. 617-624, 2003

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.; DREYER, E.; POLLE, A. Differential temperature dependencies of antioxidative enzymes in two contrasting species: *Fagus sylvatica* and *Coleus blumei*. **Plant Physiological Biochemistry**, v. 40, n. 2, p. 141–150, 2002.

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

PINÃ. M., ARBOLEDA. M. E., Efecto de dos ambientes lumínicos em el crecimiento inicial y calidad de plantas de *Crescentia cujete*. **Bioagro** v.22, n.1, p.61-66, 2010

PINTO, J. E. B. P. et al Aspectos morfológicos e conteúdo de óleo essencial de plantas de alfazema - do- Brasil em função de níveis de sombreamento. **Horticultura Brasileira**, v. 25, p. 210-214, 2007.

PIRES, M. V. **Respostas morfofisiológicas de espécies ornamentais de *passiflora* ao sombreamento.** Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, 2008

POORTER, H. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, p. 1-21, 2011.

POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565-588, 2009

POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal of Plant Physiology**. v. 27, p. 595-607, 2000.

POORTER, L. et al. 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

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 for rain forest tree species. **Functional Ecology**, v. 15, p. 113-123, 2001.

POPMA, J ; BONGERS. F. Acclimation os seedling of three Maxican tropical rain forest tree species to a change in light availability. **Jounal of Tropical Ecology**. V.7, p.85-97, 1991.

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.

PORTELLA, F. C. S. **Revisão da classificação sucessional de jequitibá-branco (*Cariniana estrellensis* (raddi.) kuntze) em um gradiente de irradiância.** Dissertação de mestrado (Biologia Vegetal). Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2012.

PORTES, M. T. et al. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n1, p. 75-83, 2010.

PRICE J. et al. Global transcription profiling reveals multiple sugar signal transduction mechanisms in *Arabidopsis*. **Plant Cell**, v.16, p.2128–2150, 2004

RAIMONDO, F. et al. Effects of reduced irradiance on hydraulic architecture and water relations of two olive clones with different growth potentials. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, p. 249-256, 2009.

RAMOS, M. O. et al. Desenvolvimento inicial e repartição de biomassa de *Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Smith, em diferentes condições de sombreamento. **Acta Botanica Brasilica**. V.18, n.2, p.351-358. 2004

REID, D. M.; BEALL, E. D.; PHARIS, R. P. Environmental cues in plant growth and development. In: STEWARD, F. C. (Ed). **Plant Physiology**. San Diego: Academic Press, p. 65-181. 1991 (Growth and development, v. 10).

REYES, T.; NELL, T. A.; BARRETT, J. E.; CONOVER, C. A. Testing the light acclimatization potential of *Chrysalidocarpus lutescens* Wendl. **HortScience**, 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.

RIBEIRO, R. V. et al. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**. v28, n1, p.149-161, 2005

RIBEIRO, S. M. R. et al. A formação e o efeito das espécies reativas de oxigênio no meio biológico. **Bioscience Journal**, v. 21, n. 3, p. 133-149, 2005.

RICARDI, S. M. H. **Famílias de Dicotiledôneas Venezolanas I**. 2. ed. Mérida, p.170. 1992.

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

ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POOTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with demand and adult stature. **Functional Ecology**, v.20, p.207-216, 2006.

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, Série Botânica**, Porto Alegre, v. 65, n. 2, p. 171-181, 2010.

SALLEO, S. et al. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in Young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. **New Phytologist**, v. 132, p. 47-56, 1996.

SALLEO, S.; et al. 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.

SANCHES, M.C. et al. Morfologia foliar de indivíduos jovens e adultos de *Caesalpinia echinata* Lam. numa floresta semidecídua do sul da Bahia. **Revista Árvore**, v.33, n.5, p.885-893, 2009.

SANTIAGO, E. J. A. et al. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hipidinerium* C.DC.) sob diferentes condições de luminosidade. **Ciencia e Agrotecnologia**, v.25, n.5, p.1035-1042, 2001.

SANTOS, E. **Nossas madeiras**. Belo Horizonte, Itatiaia, v.7. 1987

SCALON, S. P. Q. et al. Crescimento inicial de mudas de *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns sob condições de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 27, n. 6, p. 753-758, 2003.

SCALON, S.P.Q. et al. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v.26, p.1-5, 2002.

SCALON, S. P. Q. et al. Crescimento inicial de mudas de *Bombacopsis glabra* (pasq.) a. robynns 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.

SHIPLEY, B. Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. **Functional Ecology**, v.20. p.565-574, 2006

SILVA L. A. **Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da Floresta Atlântica**. Tese doutorado. Universidade Federal de Viçosa, 2010

SILVA, A. S. et al. 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.

SILVA, F. DE A.S.E.; AZEVEDO, C. A. V. Principal Components Analysis in the Software Assisat-Statistical Attendance. In: world congress on computers in agriculture, Reno-NV-USA: **American Society of Agricultural and Biological Engineers**, 2009.

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

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.

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.

SOARES. M. G. **Plasticidade de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex DC.) Mattos (Bignoniaceae) em resposta a radiação solar.** Dissertação de mestrado (Biologia Vegetal). Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2012.

SOFO, A. et al. 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. Hubb. (Poaceae). **Brazilian Journal of Biology**.v.64, p.697–706, 2004.

SOUZA, A.; MORAES, M.G.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Gramíneas do cerrado: carboidratos não-estruturais e aspectos ecofisiológicos. **Acta Botanica Brasílica**, v.19,n. 1, p. 81-90, 2005.

SOUZA, B. D. et al. Ecophysiology parameters of four Brazilian Atlantic Forest species under shade and drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, p. 729-737, 2010

SOUZA, C.M. et al. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. **Ecological Complexity** v.6, p. 15-26, 2009

SOUZA, G. S. de. et al. Teores de pigmentos fotossintéticos, taxa de fotossíntese e estrutura de cloroplastos de plantas jovens de *Mikania laevigata* Schultz Bip. ex Baker cultivadas sob malhas coloridas. **Ciências Agrárias**, v. 32, p. 1843-1854, 2011.

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

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

STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAR, F. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradient. In Mulkey, S.S., Chazdon, R. L., Smith, A.P (Eds.), **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman and Hall, New York, p. 162-186,1996.

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

STURION, J.A.; IEDE, E.T. Influência da profundidade de semeadura, cobertura do canteiro e sombreamento, na formação de mudas de *Ocotea porosa* (Ness) Liberato Barroso (Imbuia). **Silvicultura**, São Paulo, n. 28, p. 513-516, 1982.

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

TANAKA, A. **Ecofisiologia do estabelecimento de plântulas em plantios de enriquecimento em novo Aripuanã**, Tese de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 137p., 1998.

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.

TURNER, N. C. Further progress in crop water relations. In: SPARKS, D. L. (Ed.). **Advances in agronomy**. New York: Academic Press, 1997. p. 293-337.

TURNER, N. C.; JONES, M. M. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In: TURNER, N. C.; KRAMER, J. P. (Eds.). **Adaptation on plants to water and high temperature stress**. New York: Wiley Interscience, 1980. p. 87-103.

VALLADARES, F. et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, v. 81, p. 1925-1936, 2000.

VALLADARES, F. et al. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. **Tree Physiology**. v25, p.1041–1052, 2005.

VALLADARES, F.; ARANDA, I.; SÁNCHEZ. D. La luz como factor ecológica y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. In: F. Valladares (ed.). **Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante**. Ministerio de Meio Ambiente, EGRAF. Madrid. p. 335-360, 2004.

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

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.

VAN HUYLENBROECK, J. M., PIQUERAS, A., DEBERGH, P.C. The evolution of photosynthetic capacity and the antioxidant enzymatic system during acclimatization of micropropagated Calathea plants . **Plant Science**, v.155, p. 59–66. 2000.

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

VOGELMANN, T. C.; NISHIO, J. N.; SMITH, W. K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trend in Plant Science**, v.1. p. 65-70, 1996.

VOGELMANN, T.C.; NISHIO, J.N.; SMITH, W.K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in Plant Science**. p.65-70, 1996.

VOLTOLINI, C.H.; SANTOS, M.; Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. **Acta Botanica Brasilica** v.25, p2-10, 2011.

- VULETA, A.; TUCIC, B. Thermal dependence of the antioxidant enzymes superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in foliage of *Iris pumila* L. **Archives of Biological Science**, v. 61, n. 3, p. 441-446, 2009.
- Walter, R. G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. **Journal of Experimental Botany** v.56 p.435-447, 2005.
- WALTERS, M. B.; KRUGER, E. L.; REICH, P. B. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. **Oecologia**, v. 94, p. 7-16, 1993.
- WRIGHT, S.J. et al. Gap-dependent recruitment, realized vital rates and size distributions of tropical trees. **Ecology** v.84, p.3174–3185, 2003
- WÜRTH, M. K. R. et al. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. **Oecologia**, v. 143, p. 11-24, 2005.
- YAMASHITA, N. et al. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. **Oecologia**, v. 125, p. 412-419, 2000
- 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.
- YANG, Y. et al. Effect of drought and low light on growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 30, p. 433-440, 2008.
- ZWIENIECKI, M. A. et al. 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.