

LETÍCIA DOS ANJOS SILVA

PLASTICIDADE E ACLIMATAÇÃO FOLIAR À IRRADIÂNCIA EM ESPÉCIES
DA FLORESTA ATLÂNTICA

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Botânica, para obtenção do título
de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2010

LETÍCIA DOS ANJOS SILVA

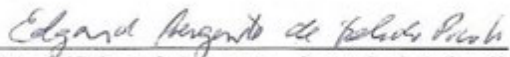
PLASTICIDADE E ACLIMATAÇÃO FOLIAR À IRRADIÂNCIA EM ESPÉCIES
DA FLORESTA ATLÂNTICA

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Botânica, para obtenção do título
de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 22 de outubro de 2010.



Dr^a. Kacilda Naomi Kuki
(Coorientadora)



Prof. Edgard Augusto de Toledo Picoli



Prof. Rogério Ferreira Ribas



Prof. Hélio Garcia Leite



Prof. Marco Antonio Oliva Cano
(Orientador)

Aos meus pais, Norivaldo dos Anjos e Etelvina Valente, pelo exemplo, como pessoas de caráter e modelo profissional, pelo apoio e grande dedicação aos seus filhos...

Com muito amor e admiração,
Dedico.

Aos meus irmãos Fabrício e Vinícius, ao meu namorado Bruno, aos meus amigos e colegas de trabalho, pelo apoio, amizade e compreensão...

Com muito carinho,
Ofereço.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa, a todo o Departamento de Biologia Vegetal e ao Programa de Pós-graduação em Botânica;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES;

À Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais – FAPEMIG;

Ao Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais – IEF-MG;

Às empresas BIOMA e Companhia do Vale do Rio Doce;

Ao professor Marco Antônio Oliva;

À Doutora Kacilda Naomi Kuki;

À professora Marília ContinVentrella;

Ao professor Rogério Ferreira Ribas;

Ao professor Hélio Garcia Leite;

À professora Rosane Aguiar

Ao Rogério Gomide;

E aos demais funcionários João Bosco de Freitas, José do Carmo, Celso Costa, Ângelo Lopes e Francine;

Em especial, aos estagiários Bruno de Vilhena Dias, Mayra Galvão, Rafael Tassinari, Laise Rosado, Daniel Pinheiro e Pitt Wehr;

À todos os amigos da Unidade de Crescimento de Plantas – UCP, especialmente, Clenilso Motta, Thiago Pires, Alice Godoy, Caroline Müller, Patrícia Mendes, Letícia Nalon, Claudinéia Santos, Maione Franco, Adriane Magalhães e Advânio Silva;

Aos amigos do Laboratório de Biologia Molecular Vegetal e do Laboratório de Fisiologia de Café, em especial, Viviane Guzzo de Carli, Alice Pitta, Samuel Martins, Paulo Cezar Cavatte, Leandro, Paulo, Rosilene Mesquita e Agnaldo Chaves;

A todos os colegas, funcionários e professores do Departamento de Biologia Vegetal;

Aos meus pais Norivaldo dos Anjos e Etelvina Valente;

Aos meus irmãos Vinícius e Fabrício,

À minha amiga Eliana

Ao Bruno,

À Deus pela coragem para enfrentar os momentos difíceis, pela serenidade para aceitar os limites de cada momento e pelo aprendizado em distinguir a atitude certa para cada momento desses.

ÍNDICE

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	4

CAPÍTULO 1

PLASTICIDADE FOTOSSINTÉTICA DE ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS DE DIFERENTES GRUPOS SUCESSIONAIS SOB UM GRADIENTE DE LUZ	8
RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	8
1. INTRODUÇÃO.....	9
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1. Área de estudo, material vegetal e delineamento experimental.....	11
2.2. Características avaliadas.....	12
2.2.1. <i>Fluorescência da clorofila a</i>	12
2.2.2. <i>Trocas gasosas</i>	13
2.2.3. <i>Resposta da taxa fotossintética ao aumento da intensidade da radiação luminosa</i>	14
2.2.4. <i>Resposta da taxa fotossintética ao aumento da concentração de CO₂</i>	15
2.2.5. <i>Conteúdo de clorofilas e carotenóides</i>	15
2.2.6. <i>Conteúdo de nitrogênio</i>	15
2.3. Índice de plasticidade.....	15
2.4. Análise estatística.....	16
3. RESULTADOS.....	16
3.1. Caracterização do ambiente.....	16
3.2. Correlação entre a fluorescência da clorofila e a radiação luminosa.....	17
3.3. Correlação entre as trocas gasosas e a radiação luminosa.....	17
3.4. Curvas de resposta à intensidade luminosa.....	18
3.5. Curvas de resposta à concentração de CO ₂	19
3.6. Conteúdo de clorofilas e carotenóides.....	19
3.7. Conteúdo de nitrogênio.....	19
4. DISCUSSÃO.....	20
5. CONCLUSÃO.....	28

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	29
7. ANEXOS.....	36

CAPÍTULO 2

PLASTICIDADE MORFOANATÔMICA FOLIAR DE ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS DE DIFERENTES GRUPOS SUCESSIONAIS SOB UM GRADIENTE DE LUZ.....	43
RESUMO.....	43
ABSTRACT.....	43
1. INTRODUÇÃO.....	44
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	48
2.1. Área de estudo, material vegetal e delineamento experimental.....	48
2.2. Características avaliadas.....	49
2.2.1. Área foliar, massa seca e área foliar específica.....	49
2.2.2. Anatomia quantitativa foliar.....	49
2.3. Índice de plasticidade.....	50
2.4. Análise estatística.....	51
3. RESULTADOS.....	51
3.1. Plasticidade morfológica.....	51
3.1.1. Área foliar, massa seca e área foliar específica.....	51
3.2. Plasticidade anatômica.....	52
3.2.1. Região intervenal.....	52
3.2.2. Nervura principal.....	53
4. DISCUSSÃO.....	54
5. CONCLUSÃO.....	61
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
7. ANEXOS.....	69

CAPÍTULO 3

FOTOINIBIÇÃO E ACLIMATAÇÃO LUMINOSA EM ESPÉCIES ARBÓREAS NATIVAS DA FLORESTA ATLÂNTICA.....	75
RESUMO.....	75
ABSTRACT.....	75
1. INTRODUÇÃO.....	76
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	80
2.1. Área de estudo, material vegetal e delineamento experimental.....	80

2.2. Características avaliadas.....	81
2.2.1. <i>Imagem e parâmetros da fluorescência da clorofila</i>	82
2.2.2. <i>Quantificação do conteúdo de xantofilas</i>	82
2.2.3. <i>Quantificação do malonaldeído acumulado</i>	83
2.3. Análise estatística.....	83
3. RESULTADOS.....	83
3.1. Fluorescência da clorofila.....	83
3.2. Quantificação do conteúdo de xantofilas.....	85
3.3. Acúmulo de MDA.....	85
4. DISCUSSÃO.....	86
5. CONCLUSÃO.....	92
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	93
7. ANEXOS.....	101
CONCLUSÃO FINAL.....	109

RESUMO

SILVA, Leticia dos Anjos, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, outubro, 2010. **Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da Floresta Atlântica.** Orientador: Marco Antonio Oliva Cano. Co-Orientadores: Kacilda Naomi Kuki e Marília Contin Ventrella.

A Floresta Atlântica está entre os cinco ecossistemas terrestres mais ameaçados do mundo e que apresentam maior porcentagem de diversidade e endemismo. Portanto, existe uma prioridade para a conservação e o desenvolvimento de metodologias de recuperação das regiões degradadas deste ecossistema. No entanto, o sucesso de muitos programas de recuperação da cobertura florestal da Floresta Atlântica tem sido comprometido devido ao reduzido conhecimento sobre o comportamento biológico das espécies. A maneira mais pragmática de simular as condições naturais da regeneração na recuperação de áreas degradadas, no caso das florestas tropicais, tem sido o agrupamento das espécies em grupos ecológicos. Estudos ecofisiológicos realizados nas últimas décadas categorizam as espécies arbóreas tropicais em dois principais grupos ecológicos: o grupo das espécies exigentes em luz e o grupo das espécies tolerantes à sombra. Acredita-se que as espécies tolerantes à sombra apresentam metabolismo com menor flexibilidade de resposta às mudanças no ambiente, enquanto as espécies exigentes em luz apresentam maior plasticidade e se aclimatam mais rapidamente às mudanças no regime de luz. Entretanto, evidências crescentes indicam que tanto as espécies exigentes em luz, quanto espécies tolerantes à sombra são capazes de exibir grande plasticidade fotossintética, sugerindo que a flexibilidade de ajustes em resposta a novas condições ambientais não esteja necessariamente relacionada ao grupo sucessional da espécie. Diante deste contexto, este trabalho teve como objetivo avaliar a plasticidade fotossintética e a capacidade de aclimação luminosa de espécies arbóreas tropicais da Floresta Atlântica, pertencentes a grupos sucessionais distintos, em resposta a diferentes condições de luminosidade no ambiente. A plasticidade foi avaliada por meio da amplitude de ajustes fisiológicos no aparato fotossintético e de ajustes morfoanatômicos na folha das espécies, submetidas a um gradiente constante de luz. A aclimação foi avaliada por meio do potencial de aclimação do aparato fotossintético e do grau de susceptibilidade à fotoinibição, após a transferência das espécies de uma condição de sombreamento para uma condição de pleno sol. Os resultados demonstraram que a plasticidade para regular os ajustes fisiológicos e morfoanatômicos na folha e a capacidade de aclimação, em resposta às mudanças no regime de luz do ambiente, não está, necessariamente, relacionada ao grupo sucessional da espécie. Os resultados sugerem a existência de três grupos ecológicos: dois grupos de espécies mais especialistas e um grupo de espécies intermediárias. Os grupos das espécies especialistas são

compostos pelas espécies pioneiras exigentes em luz, representadas por *Schinus terebinthifolia*, e pelas espécies tardias tolerantes à sombra, representadas por *Lecythis pisonis*. As espécies pioneiras exigentes em luz referem-se às espécies que apresentam alta capacidade fotossintética, grande habilidade para regular a área específica da folha e a condutância hidráulica do xilema e que apresentam maior desempenho e capacidade de aclimação nos ambientes de alta irradiância. As espécies tardias tolerantes à sombra referem-se àquelas que apresentam maior eficiência fotossintética nos ambientes com pouca disponibilidade de luz e maior susceptibilidade à fotoinibição nos ambientes com alta irradiância. O grupo de espécies intermediárias, composto pela maioria das espécies e representado, aqui, por *Pseudobombax grandiflorum*, *Joannesia princeps* e *Hymenaea courbaril*, refere-se àquelas espécies que apresentam plasticidade para características variadas, diferentes graus de susceptibilidade e de recuperação da fotoinibição e capacidade de aclimatar a um espectro variado de radiação luminosa e de colonizar tanto ambientes mais expostos quanto ambientes com menor disponibilidade de luz. Esta hipótese corrobora com a hipótese de um *continuum* de respostas ecofisiológicas ao longo dos gradientes de luz existentes nas florestas tropicais. Espera-se que os resultados deste trabalho possam servir de subsídio para o melhor entendimento ecofisiológico sobre o comportamento biológico das espécies estudadas, visando a produção de mudas e o manejo dessas espécies nos projetos de recuperação de áreas degradadas da Floresta Atlântica.

ABSTRACT

SILVA, Leticia dos Anjos, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, October, 2010. **Plasticity and leaf acclimation to light irradiance in Atlantic Forest species.** Advisor: Marco Antonio Oliva Cano. Co-Advisors: Kacilda Naomi Kuki and Marília Contin Ventrella.

The Atlantic Forest is considered one of the five most endangered ecosystems in world. Therefore, there is a priority for conservation and for development of recovery methodologies of this ecosystem. However, the native cover recovery programs success has been compromised due to the lack of knowledge about species biological behavior. The most pragmatic way to simulate natural regeneration conditions in recovery programs of tropical forests has the foundation on local native species clustering into ecological groups. Ecophysiological studies on the past decades rank tropical wood species in two main ecological groups: the light demanding species group, common to initial succession stages, and the shade tolerant species group, common to late successional stages. It is believed that shade tolerant species should demonstrate low metabolic flexibility to respond to environmental changes, whereas light demanding species would show more plasticity to acclimate more rapidly to changes in light regimes. However, increasing evidences show that both light demanding and shade tolerant species are able to exhibit high photosynthetic plasticity, suggesting that the adjustment flexibility to respond to new environmental conditions are not necessarily related to species successional groups. In regard to this context, this work aimed to evaluate the photosynthetic plasticity and the light acclimation capacity of Atlantic Forest native tropical wood species, belonged to distinct ecological groups, in response to different light environmental conditions. The photosynthetic plasticity was evaluated through photosynthetic apparatus physiological adjustment amplitude and through leaf morphoanatomical adjustments of species submitted to a constant light gradient. The light acclimation capacity was evaluated through photosynthetic apparatus light acclimation capacity and photoinhibition susceptibility, after species transference from a shade condition to a sun exposed condition. The results showed that the photosynthetic plasticity to regulate leaf physiological and morphoanatomical adjustments and the light acclimation capacity, in response to environmental light regimes changes, are not necessarily related to species successional group. Alternatively, results suggest the existence of three ecological groups: two groups of more specialist species and a group of intermediate species. The more specialized species groups are made of pioneer light demanding species, represented by *Schinus terebithifolia*, and by late shade tolerant species, represented by *Lecythis pisonis*. The pioneer light demanding species refer to

those species which present high photosynthetic capacity, high ability to regulate leaf area, leaf thickness and xylem hydraulic conductance and which present better performance and acclimation capacity under high irradiance environments. The late shade tolerant species refer to those species which present enough photosynthetic efficiency to tolerate environments with low light availability and which present more energetic conservative strategy use of resources and low plasticity to acclimate to high irradiance environments, where they show high susceptibility to photoinhibition. The group of intermediate species, made of most of species and represented in this work by *Psedobombax grandiflorum*, *Joannesia princeps* e *Hymenaea courbaril*, should refer to those species which present plasticity to a variety of characteristics, different degrees of susceptibility to and recovery from photoinhibition and different acclimation capacities to a wide-ranging light radiation spectrum and to colonize both light exposed and low light environments. This hypothesis corroborates to the *continuum* of ecophysiological responses through light gradient existed in tropical forests. It is expected that the results may help as a support to a better ecophysiological understanding about the biological behavior of the species studied in this work, aiming the management of these species on degraded areas recovery programs of Atlantic Forest ecosystem.

INTRODUÇÃO GERAL

A Floresta Atlântica é considerada como um dos cinco hotspots que apresentam maior prioridade para conservação, ou seja, está entre os cinco ecossistemas terrestres mais ameaçados do mundo e com maior porcentagem de diversidade e endemismo (Mittermeyer *et al.*, 2000). Portanto, existe uma prioridade para medidas de conservação dos fragmentos remanescentes deste ecossistema, assim como também uma necessidade de desenvolver metodologias para a recuperação das regiões degradadas que não possuem grau de resiliência suficiente para auto-regeneração (Mittermeyer *et al.*, 2000; Carpanezzi, 2005).

A recuperação das áreas degradadas pode ser entendida como a reconstrução da função e da estrutura do ecossistema destas áreas, o que significa estabelecer uma biomassa vegetal duradoura e de porte arbóreo, assim como também a reabilitação dos seres vivos associados a essa vegetação em toda a diversidade possível (Toy *et al.*, 1989; Dias & Griffith, 1998). No entanto, tem sido observado que, em muitos programas de recuperação da cobertura florestal nativa, o objetivo principal não tem sido alcançado devido ao reduzido conhecimento sobre o comportamento biológico das espécies nativas e à forma de utilizá-las em plantios heterogêneos em larga escala (Kageyama & Gandara, 2005; Barbosa, 2006).

A maneira mais pragmática de simular as condições naturais da regeneração na recuperação de áreas degradadas, no caso das florestas tropicais, tem sido o agrupamento das espécies nativas, de ocorrência local, em grupos ecológicos (Rodrigues & Gandolfi, 1998; Kageyama & Gandara, 2005; Barbosa, 2006). Os grupos ecológicos, ou grupos sucessionais, referem-se aos grupos de diferentes espécies arbóreas que possuem exigências em comum durante o seu desenvolvimento, principalmente em relação à qualidade e à quantidade de luz (Bazzaz e Pickett, 1980; Swaine & Whitmore, 1988; Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996).

Muitas denominações têm sido utilizadas para classificar e agrupar as espécies arbóreas tropicais em grupos sucessionais, com base em suas exigências de colonização no processo de regeneração natural (Budowski, 1965; Denslow, 1980; Swaine & Whitmore, 1988; Nascimento *et al.*, 1999; Gandolfi, 1991, 2003). Tais denominações têm se baseado principalmente nas características das espécies de germinação e estabelecimento, porte arbóreo, expectativa de vida, síndromes de dispersão e características da madeira (Lima, 2005). Entretanto, muitos destes sistemas de classificação não estão baseados em critérios claros e bem definidos e são apoiados em observações de campo oriundas da percepção empírica de exposição à luz. Além disso, apesar de existir uma unanimidade entre os autores quanto à existência dos grupos sucessionais e

concordância quanto aos estágios serais inicial e final, existem divergências quanto ao número de grupos sucessionais e quanto às características destes grupos (Lima, 2005).

Existe, portanto, uma falta de unificação e pragmatismo no sistema de classificação dos grupos sucessionais e lacunas no conhecimento sobre a biologia das espécies nativas, no que diz respeito à fitossociologia, à dinâmica sucessional e ao comportamento biológico, que promovam o maior sucesso dos projetos de recuperação e conservação da biodiversidade.

Estudos ecofisiológicos realizados nas últimas décadas, com base nas respostas de plasticidade fotossintética e aclimação luminosa, categorizam as espécies arbóreas tropicais em dois principais grupos ecológicos: o grupo das espécies exigentes em luz, comuns de estágios iniciais de sucessão, e o grupo das espécies tolerantes à sombra, comuns de estágios sucessionais mais tardios (Bazzaz e Pickett, 1980; Chazdon *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 do sub-bosque, com fluxo baixo e contínuo de recursos (luz, água, nutrientes), apresentam em geral, metabolismo com baixa flexibilidade de resposta às mudanças no ambiente. Já as espécies exigentes em 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 no regime de luz (Bazzaz e Pickett, 1980; Strauss-Debenedetti and Bazzaz, 1996).

A flexibilidade de resposta, de um determinado genótipo, em expressar diferentes fenótipos, quando submetido a diferentes condições ambientais, é chamada de plasticidade fenotípica (Chazdon, 1996; Krause *et al.*, 2001; Valladares *et al.*, 2006). Neste trabalho a plasticidade fotossintética é considerada como uma forma de expressão particular da plasticidade fenotípica e será tratada como a série de fenótipos que podem ser potencialmente expressados por um dado genótipo, sob determinados regimes de luz constantes e contrastantes. A aclimação é tratada como um processo pelo qual a plasticidade pode ser expressa (Chazdon *et al.*, 1996) e será considerada como o processo de resposta, tanto da folhas pré-existentes quanto de novas folhas, após a alteração no regime luminoso.

O processo da aclimação luminosa envolve um conjunto complexo de ajustes fisiológicos, bioquímicos e estruturais (Murchie and Horton, 1997), com o objetivo de aumentar o aproveitamento da radiação luminosa dentro dos limites de sua constituição genética da espécie (Chazdon, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Valladares *et al.*, 2006). O conjunto de ajustes pode ser considerado em dois níveis, no da folha e no do cloroplasto.

Aclimação no nível do cloroplasto refere-se a mudanças no contexto de proteínas do tilacóide, de pigmentos e de enzimas que são reguladas por sinais estimulados por eventos do ambiente ao redor da folha. Por exemplo, mudanças em parâmetros como na razão clorofila *a/b*, na razão FSII/PSI, ou na fotossíntese máxima por unidade de clorofila, são indicativos de aclimação no nível do cloroplasto (Hikosaka & Terashima, 1996; Yano & Terashima, 2001).

Por outro lado, aclimação no nível da folha refere-se às mudanças na anatômica foliar, como espessura do limbo e número e formato das células do mesófilo. A regulação das mudanças na anatomia foliar ainda não foi completamente esclarecida, mas parece ser controlada, em grande parte, por sinais gerados nas folhas maduras, induzidos por estímulos do ambiente vivenciados por estas folhas, e que são transduzidos para as folhas novas ainda em desenvolvimento. (Sims & Pearcy, 1992; Yano & Terashima, 2001; Oguchi, 2003; Walter, 2005).

A plasticidade fotossintética e a capacidade de aclimação luminosa a diferentes regimes de luz estão intimamente relacionados ao grupo sucessional ao qual a espécie pertence (Björkman, 1981; Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Valladares *et al.*, 2000; Ribeiro *et al.*, 2005). Evidências crescentes, entretanto, indicam que tanto as espécies exigentes em luz, quanto espécies tolerantes à sombra são capazes de exibir grande plasticidade fotossintética, 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).

Diante deste contexto, o objetivo deste trabalho foi o de avaliar a plasticidade fotossintética e a capacidade de aclimação luminosa de espécies arbóreas tropicais, nativas da Floresta Atlântica, pertencentes a grupos sucessionais distintos, em resposta a diferentes condições de luminosidade. Para tal, foram escolhidas cinco espécies comuns do Estado de Minas Gerais e da formação predominante na região, Floresta Estacional Semidecidual Montana e Submontana (Veloso *et al.*, 1991), e que têm apresentado grande sucesso nos projetos de recuperação de áreas degradadas, de acordo com a experiência do Centro de Pesquisa e Conservação do Quadrilátero Ferrífero da Companhia Vale do Rio Doce-Sabará, MG, fornecedor das mudas.

O corpo deste trabalho foi dividido em três capítulos. Nos dois primeiros capítulos encontra-se uma caracterização da plasticidade fotossintética e morfoanatômica das espécies submetidas a um gradiente de luz. No terceiro capítulo, está descrita uma avaliação do potencial de aclimação e do grau de susceptibilidade à fotoinibição, após a transferência das espécies de uma condição de sombreamento para uma condição de alta irradiância.

Espera-se que os resultados deste trabalho possam servir de subsídio para o melhor entendimento ecofisiológico das espécies estudadas, contribuindo para o desenvolvimento do

conhecimento sobre o comportamento biológico das espécies nativas tropicais e de tecnologias visando o manejo dessas espécies nos projetos de recuperação de áreas degradadas da Floresta Atlântica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHRENS, S. 2005. Sobre a legislação aplicável à restauração de florestas de preservação permanente e de reserva legal. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (eds). Restauração Florestal: Fundamentos e Estudos de Caso. Embrapa Florestas. Colombo, PR.
- BARBOSA, L. M. 2006. Recuperação florestal de áreas degradadas no Estado de São Paulo: histórico, situação atual e projetos. In: Barbosa, L. M. (Coord.) Manual para Recuperação de Áreas Degradadas do Estado de São Paulo – Matas Ciliares do Interior Paulista. FAPESP, SMA/SP, GEF, Prefeitura de Guaratinguetá, CATI Guaratinguetá, IBt/SP e Governo de São Paulo.
- BAZZAZ, F.A., PICKET, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:297-310.
- CARPANEZZI, A.A. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 27-46.
- CHAZDON, R.L, PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 5-55.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- DIAS, L.E.; GRIFFITH, J.J. 1998. Conceituação e caracterização de áreas degradadas. In: Dias, L.E., Mello, J.W.V. (Eds), Recuperação de Áreas Degradadas. Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Solos, Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas. Editora Folha de Viçosa Ltda., Viçosa, MG.
- GANDOLFI, S. 2003. Regimes de luz em florestas estacionais semidecíduais e suas possíveis conseqüências. In: Claudino-Sales, V. *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*. Expressão Gráfica e Editora. Fortaleza, Ceará. 392 p.

- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990:87-92.
- GRIFFITH, J.J. 1986. *Recuperação de Áreas Degradadas em Unidades de Conservação*. Dep. de Engenharia Florestal, UFV, Viçosa, 4p.
- HENDRICKSON, L.; FURBANK, R.T.; CHOW, W.S. 2004. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis Research*, 82:73–81.
- IBAMA. 1990. *Manual de recuperação de áreas degradadas pela mineração*. Brasília, IBAMA, 96p.
- KAGEYAMA, P., GANDARA, F.B. 2004. *Restauração e conservação de ecossistemas tropicais*. In: Cullen, L. Jr, Rudron, R., Valladares-Padua, C. *Métodos de Estudos em Biologia da Conservação & Manejo da Vida Silvestre*. Editora UFPR. Curitiba, PR.
- KAGEYAMA, P.Y.; GANDARA, F.B. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), *Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso*. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 47-58.
- KITAO, M.; YONEDA, R.; TOBITA, H.; MATSUMOTO, Y.; MARUYAMA, Y.; ARIFIN, A.; AZANI, A.M.; MUHAMAD, M.N. 2006. Susceptibility to photoinhibition in seedlings of six fruit tree species native to Malaysia following transplantation to a degraded land. *Trees*, 20:601-610.
- KRAMER D. M.; JOHNSON, G.; KIIRATS, O. & EDWARDS G. E. 2004. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research* 79: 209–218.
- KRAUSE G.H. 1994. Photoinhibition induced by low temperatures. In: Baker N.R., Bowyer, J.R. (eds) *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. Bios. Scientific, Oxford, pp 331-348.
- KRAUSE G.H.; VIRGO, A.; WINTER, K. 1995. High susceptibility to Photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. *Planta* 197:583-591.
- KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING J. W. & WINTER, K. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment* 24: 1345–1352.
- LICHTENTHALER, H.K.; LANGSDORF, L.G.S.; BUSCHMANN, C. 2005. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity with the flash-lamp fluorescence imaging system. *Photosynthetica*, 43 (3): 355-369.

- LICHTENTHALER, H. K.; AC A.; MAREK, M. V.; KALINA, J.; URBAN, O. 2007. Plant Physiology and Biochemistry Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees. *45:577-588*.
- LICHTENTHALER, H.K.; BABANI, F.; LANGSDORF, G. 2007. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees. *Photosynthesis Research, 93:235–244*.
- LIMA, R. A. F. 2005. Estrutura e regeneração de clareiras em Florestas Pluviais Tropicais. *Revista Brasil. Bot. 28(4): 651-670*.
- LORENZI, H. 2000. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. Nova Odessa, São Paulo.
- MITTERMEIER, R.A.; MYERS, N.; Gil, P.R.; MITTERMEIER, C.G. 2000. HOTSPOTS – Earth’s biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions.
- MURCHIE, E.H. & HORTON, P. 1998. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to light environment are dependent on the differential expression of responses to altered irradiance and spectral quality. *Plant, Cell and Environment 21:139-148*.
- OXBOROUGH K., BAKER, N.R. 1997. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components: calculation of qP and Fv'/Fm' without measuring Fo' . *Photosynthesis Research 54, 135-142*.
- POPMA, J. & F. BONGERS. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology 7:85-97*.
- RIBAS, R.F. 2006. Plasticidade e aclimação fotossintética de espécies arbóreas tropicais. Viçosa: UFV, 2006. 111p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa.
- RODRIGUES, R.R.; GANDOLFI, S. 1998. Restauração de florestas tropicais: subsídio para uma definição metodológica e indicadores de avaliação e monitoramento. In: Dias, L.E., Mello, J.W.V. (Eds.), *Recuperação de Áreas Degradadas*. Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Solos, Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas. Editora Folha de Viçosa Ltda., Viçosa, MG.
- SANTOS, U.M.; GONÇALVES, F.C.; FELDPAUSCH, T.R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management, 226:299-309*.

- STRAUSS-DEBENEDETTI, S., BAZZAZ, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 162-186.
- SWAINE, M.D., WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K. & PEARCY, R. W. 2000. Plastic Phenotypic Response to Light of 16 Congeneric Shrubs from a Panamanian Rainforest. *Ecology*, 81(7): 1925-1936.
- VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D. & ZAVALA, M. A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94: 1103–1116.
- WALTERS, R.G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*. v. 56 n.411. *Light Stress in Plants: Mechanisms and Interactions* Special Issue. January, 2005. pp. 435-447.
- TOY, T.J.; GRIFFITH, J.J.; RIBEIRO, C.A.A.S. 1989. Planejamento a longo prazo da revegetação para o fechamento de minas a céu aberto no Brasil. *Revista Árvore*, 25(4):487-499.
- OGUSHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. 2003. Does the change in light acclimation need leaf anatomy? *Plant Cell and Environment*. 26(4):505-512.

CAPÍTULO 1

PLASTICIDADE FOTOSSINTÉTICA DE ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS DE DIFERENTES GRUPOS SUCESSIONAIS SOB UM GRADIENTE DE LUZ

RESUMO

Com o intuito de contribuir para o melhor entendimento sobre o comportamento fisiológico das espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica e subsidiar os programas de recuperação da cobertura vegetal nativa, este estudo avaliou a plasticidade fotossintética das espécies exigentes em luz, *Schinus terebinthifolia* Raddi., *Pseudobombax grandiflorum* e *Joannesia princeps* e das espécies tolerantes à sombra, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* e *Lecythis pisonis* CAMB. As espécies foram cultivadas sob três condições de irradiância, I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena). As características fisiológicas avaliadas foram as correlações entre a radiação luminosa (DFFa) e os parâmetros da fluorescência da clorofila, rendimento quântico do FSII (Y(II)) e rendimento quântico da dissipação regulada não-fotoquímica (Y(NPQ)), e as correlações entre a radiação luminosa (DFFa) e os parâmetros de trocas gasosas, taxa de assimilação líquida de CO_2 (A) e razão entre concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a), além de curvas de resposta à intensidade da irradiância e à concentração de CO_2 e o conteúdo de carotenóides e de nitrogênio. Como hipótese inicial, admitiu-se que as espécies tolerantes à sombra comumente exibem menor plasticidade fenotípica, quando cultivadas sob diferentes irradiâncias, em comparação com espécies exigentes em luz. No entanto, os resultados mostraram que a flexibilidade de ajustes fisiológicos no maquinário fotossintético em resposta às alterações no regime de luz do ambiente não está, necessariamente, relacionada ao grupo sucessional da espécie, sugerindo a existência de um terceiro grupo intermediário de espécies e corroborando com a hipótese de um *continuum* de respostas ecofisiológicas ao longo dos gradientes de luz existentes nas florestas tropicais.

ABSTRACT

PHOTOSYNTHETIC PLASTICITY OF TROPICAL WOOD SPECIES FROM DIFFERENT SUCESSIONAL GROUPS UNDER A LIGHT GRADIENT

In regard to the need of knowledge about the biological behavior of native Atlantic Forest wood species to assist the success of native vegetation cover recovery programs, this study

evaluated the photosynthetic plasticity of light demanding species, *Schinus terebinthifolia* Raddi., *Pseudobombax grandiflorum* and *Joannesia princeps*, and of shade tolerant species, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* e *Lecythis pisonis* CAMB. These species were cultivated under three irradiance conditions, I100 (direct sunlight), I50 (50% direct sunlight radiation) e I20 (20% direct sunlight radiation). The leaf physiological characteristics evaluated were the correlation between light (PPFD) and the fluorescence parameters, quantum yield of FSII (Y(II)) and quantum yield of thermal energy dissipation by non-photochemical mechanisms (Y(NPQ)), and between light and the gas exchange parameters, net photosynthetic rate (A) and internal and external CO₂ concentration rate (C_i/C_a), besides of light and internal CO₂ concentration response curves and contents of chlorophyll and nitrogen. The study starting point was the hypothesis that shade tolerant species usually show less phenotypic plasticity when cultivated under different irradiance conditions, comparing to light demanding species. However, the results of this study showed that the physiological adjustment flexibility of the photosynthetic apparatus in response to light regime changes is not necessarily related to species successional group, suggesting the existence of a third intermediary group of species and corroborating to the hypothesis of a physiological response continuum through the light gradients of tropical forests.

1. INTRODUÇÃO

A Floresta Atlântica está entre os cinco ecossistemas terrestres mais ameaçados do mundo e que apresentam maior porcentagem de diversidade e endemismo (Mittermeyer *et al.*, 2000). Portanto, existe a prioridade para a conservação dos fragmentos remanescentes e para a recuperação das regiões degradadas que não possuem grau de resiliência suficiente para auto-regeneração (Mittermeyer *et al.*, 2000; Carpanezzi, 2005). No entanto, o sucesso de muitos programas de recuperação da cobertura florestal nativa da Floresta Atlântica tem sido comprometido devido ao conhecimento deficiente sobre as respostas fisiológicas das espécies vegetais (Toy *et al.*, 1989; Dias & Griffith, 1998; Kageyama & Gandara, 2005; Barbosa, 2006).

Nas florestas tropicais, a heterogeneidade luminosa é um fator ambiental capaz de influenciar o crescimento, a sobrevivência e as interações competitivas na comunidade vegetal (Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Naidu & DeLucia, 1998). Gradientes de luz ocorrem entre as folhagens da copa de um indivíduo e entre as copas de vários indivíduos, de maneira que todas as plantas são expostas a certo grau de sombreamento ao longo de sua vida. Embora a luz seja um recurso essencial para a fotossíntese, tanto a baixa disponibilidade, quanto o excesso de luz, podem limitar o desempenho fotossintético. Portanto, a sobrevivência das espécies

vegetais depende, em parte, da capacidade de aclimação ou de evitar as condições adversas do ambiente (Givnish, 1988; Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996).

A plasticidade fenotípica, ou seja, a flexibilidade de um determinado genótipo em expressar diferentes fenótipos em resposta à diversas condições ambientais é uma estratégia de superar a heterogeneidade luminosa do ambiente, principalmente, por serem as plantas organismos sésseis (Sultan, 1992; Chazdon *et al.*, 1996; Gandolfi, 2003 e Valladares *et al.*, 2006). O processo pelo qual as plantas são capazes de se ajustar a diferentes regimes de luz é chamado de aclimação luminosa. Esse processo envolve ajustes no aparato fotossintético, com o objetivo de aumentar o aproveitamento da radiação luminosa (Chazdon, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Valladares *et al.*, 2006). Os ajustes fisiológicos realizados pelas plantas para sobreviver nos ambientes de alta irradiância são frequentemente incompatíveis com aqueles necessários para superar as dificuldades impostas pelos ambientes com pouca disponibilidade de radiação luminosa. Desta forma, nenhuma planta é capaz de operar em sua melhor performance em todos os gradientes de luz. Como consequência, as espécies se segregam em grupos ecológicos, de acordo com as preferências e a faixa de tolerância aos diferentes regimes de luz.

De acordo com o modelo ecológico proposto por Bazzaz e Picket (1980), as espécies tolerantes à sombra que colonizam permanentemente os ambientes do sub-bosque, com fluxo baixo e contínuo de recursos (luz, água, nutrientes), apresentam em geral, metabolismo com baixa flexibilidade de resposta às mudanças no ambiente. Já as espécies exigentes em luz que colonizam regiões de clareira e bordas da floresta, onde as condições ambientais prevaletentes são mais heterogêneas e instáveis, apresentam comumente, espectro mais amplo de respostas fisiológicas e se aclimatam mais rapidamente às mudanças no regime de luz (Bazzaz e Picket, 1980; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996). Portanto, a flexibilidade de resposta e o potencial de uma dada espécie de se aclimatar a diferentes condições ambientais estão relacionados com o padrão de variabilidade das condições ambientais em seu habitat de ocorrência natural. A plasticidade fotossintética e a capacidade de aclimação a diferentes regimes de luz estão intimamente relacionados ao grupo sucessional ao qual a espécie pertence (Björkman, 1981; Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Valladares *et al.*, 2000; Ribeiro *et al.*, 2005). Evidências crescentes, entretanto, indicam que tanto as espécies exigentes em luz, quanto espécies tolerantes à sombra são capazes de exibir grande plasticidade fotossintética, sugerindo que esta flexibilidade não está necessariamente relacionada ao *status* sucessional da espécie (Popma, 1992; Rozendaal *et al.*, 2006; Souza *et al.* 2009).

Nesse sentido, o objetivo deste trabalho foi o de avaliar a plasticidade fotossintética de espécies arbóreas tropicais, nativas da Floresta Atlântica, pertencentes a grupos sucessionais

distintos, em resposta a um gradiente de luz. Como hipótese inicial, baseada no modelo proposto por Bazzaz & Pickett (1980), esperou-se que as espécies exigentes em luz apresentassem maior plasticidade fotossintética em comparação às espécies tolerantes à sombra.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo, material vegetal e delineamento experimental

O estudo foi conduzido na Unidade de Crescimento de Plantas (UCP), do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Minas Gerais, Brasil, entre o período de janeiro a junho de 2009.

Foram escolhidas cinco espécies arbóreas da Floresta Atlântica, de estágios sucessionais diferentes e comuns no Estado de Minas Gerais e nas formações Florestais Estacionais Semidecíduais Montana e Submontana (Veloso *et al.*, 1991), predominante na região onde foi conduzido o experimento. A escolha das espécies foi determinada entre aquelas mais utilizadas nos programas de recuperação de áreas degradadas e que têm apresentado maior sucesso nos projetos de recuperação do Centro de Pesquisa e Conservação do Quadrilátero Ferrífero da Companhia Vale do Rio Doce, fornecedor das mudas. A classificação ecológica das espécies escolhidas foi feita com base na literatura (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006) e no conhecimento empírico popular.

Dentre as espécies escolhidas, três são espécies exigentes em luz, *Schinus terebinthifolia* Raddi. (Anacardiaceae), *Pseudobombax grandiflorum* (Malvaceae) e *Joannesia princeps* (Euphorbiaceae) e duas são espécies tolerantes à sombra, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Leguminosae Caesalpinoideae) e *Lecythis pisonis* CAMB (Lecythidaceae).

As espécies *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *J. princeps* são comumente encontradas nas vegetações pioneiras e secundárias iniciais de uma variedade de formações, como Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Semidecidual, Cerrado, Restinga e até em Manguezais, como é o caso de *S. terebinthifolia*. As três espécies são comumente recomendadas na recuperação de áreas degradadas, pois apresentam, em geral, crescimento rápido no campo, grande produção de folhas de fácil decomposição, além de possuírem atrativos para a fauna, como flores melíferas e frutos que são muito procurados por pássaros e mamíferos, que comem a polpa dos frutos e dispersam as sementes (Barros & Brandi, 1975; Carneiro *et al.*, 1996; Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006).

As espécies *H. courbaril* e *L. pisonis* são encontradas mais restritamente nas vegetações em estágios sucessionais tardios das formações da Floresta Ombrófila Densa e da Floresta Estacional Semidecidual. Ambas as espécies possuem valor econômico, pois fornecem madeira de ótima qualidade e frutos e sementes comestíveis, muito procurados pela fauna silvestre (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006).

Indivíduos com idade média de dois meses foram transplantados para vasos plásticos contendo cinco litros de solo e estabelecidos nos tratamentos. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com três tratamentos, I₁₀₀ (pleno sol), I₅₀ (50% da radiação plena) e I₂₀ (20% da radiação plena) e com quatro repetições por espécie.

O sombreamento artificial foi proporcionado por cobertura com tela sombrite. Todas as plantas receberam, ao longo de todo o experimento, suprimento nutricional e irrigação até a saturação do solo. As condições microclimáticas, ao longo de todo o experimento, foram monitoradas por sensores de radiação luminosa global e fotossinteticamente ativa, sensores de temperatura do ar e de umidade relativa do ar, nos três tratamentos de luminosidade.

Em todas as unidades experimentais, as avaliações foram iniciadas somente após quatro meses de exposição do material vegetal às condições ambientais dos tratamentos, quando foi observado o aparecimento de, pelo menos, um par de folhas novas e completamente expandidas nas condições de luminosidade experimental.

2.2. Características avaliadas

Para a avaliação da plasticidade fisiológica foi selecionada uma folha completamente expandida, no terço médio da planta, sem sinais de herbivoria, de ataque de patógenos ou sinais de senescência.

Para a avaliação da plasticidade fotossintética foram realizadas curvas de resposta à intensidade luminosa, curvas de resposta à concentração de CO₂ e determinada a concentração de clorofilas e carotenóides das folhas. As curvas de resposta à intensidade luminosa foram obtidas entre 7h e 13h, período de maior condutância estomática, conforme resultados obtidos pelos cursos diários.

2.2.1. Fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila foi acompanhada ao longo de um dia claro e sem nuvens, no período de 8h às 18h e em intervalos de aproximadamente duas horas. Com os dados obtidos foram calculadas as correlações entre a intensidade da radiação luminosa (DFFa, $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}$

s⁻¹) e o rendimento quântico efetivo do fotossistema II ((Y(II)) e o rendimento quântico da dissipação regulada de energia não-fotoquímica no fotossistema II (Y(NPQ)), para uma comparação entre as espécies.

As medidas de fluorescência da clorofila foram obtidas utilizando o fluorômetro portátil modulado MINI-PAM (Walz, Effeltrich, Germany), equipado com uma pinça especial para suporte da folha, modelo 2030-B (Bilger *et al.*, 1995; Rascher *et al.*, 2000). As folhas foram mantidas, inicialmente, em ambiente escuro por 30 minutos para obtenção das variáveis da fase rápida de indução da fluorescência (“variáveis do escuro”). A fluorescência mínima (F₀) foi obtida com a excitação da área amostrada por uma luz vermelha modulada de baixa intensidade (0,03 μmol m⁻² s⁻¹), enquanto a fluorescência máxima (F_m) foi obtida pela aplicação de um pulso de 0,8s de luz actínica saturante (>6000 μmol m⁻² s⁻¹). Os valores de F₀ e F_m foram utilizados no cálculo da fluorescência variável (F_v) (Eq. 1) e do rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m) (Eq. 2), de acordo com Genty *et al.*, (1989).

$$F_v = F_m - F_0 \quad (\text{Eq. 1})$$

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad (\text{Eq. 2})$$

As variáveis da fase lenta de indução da fluorescência (“variáveis do claro”) foram obtidas após a exposição à uma luz actínica de 60 segundos de duração e de intensidade correspondente à radiação luminosa obtida no horário da medição, no tratamento da planta avaliada. Em seguida, foi aplicado um pulso de luz actínica saturante (>6000 μmol m⁻² s⁻¹) de 0,8 segundos, para a determinação do rendimento da fluorescência transiente (F) e da fluorescência máxima durante o pulso de saturação (F_m’). O rendimento quântico efetivo do fotossistema II ((Y(II)) (Eq. 3) e o rendimento quântico da dissipação não-fotoquímica regulada no fotossistema II (Y(NPQ)) (Eq. 4) foram calculados, segundo Hendrickson *et al.*, (2004) e Klughammer e Schreiber (2008).

$$Y(\text{II}) = (F_m' - F)/F_m' \quad (\text{Eq. 3})$$

$$Y(\text{NPQ}) = (F/F_m') - (F/F_m) \quad (\text{Eq. 4})$$

2.2.2. Trocas gasosas

As trocas gasosas também foram acompanhadas ao longo de um dia claro sem nuvens, no período de 8h às 18h e em intervalos de aproximadamente duas horas. Com os dados obtidos

foram calculadas as correlações ente a intensidade da radiação luminosa (DFFF, $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a taxa de assimila\u00e7\u00e3o de CO_2 (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a concentra\u00e7\u00e3o interna e externa de CO_2 da folha (C_i/C_a , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), para uma compara\u00e7\u00e3o entre as esp\u00e9cies.

As taxas de assimila\u00e7\u00e3o l\u00edquida de carbono (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condut\u00e2ncia estom\u00e1tica (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e raz\u00e3o entre a concentra\u00e7\u00e3o interna e externa de CO_2 da folha (C_i/C_a , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$) foram obtidos por meio do sistema port\u00e1til de medi\u00e7\u00e3o de trocas gasosas, modelo LI-6400 (LI-COR Biosciences Inc., Nebraska, USA) equipado com uma fonte de luz azul/vermelho, modelo LI-6400-02B (LI-COR), sob concentra\u00e7\u00e3o de CO_2 , temperatura e vapor de H_2O do ambiente do local de an\u00e1lise.

2.2.3. Resposta da taxa fotossint\u00e9tica ao aumento da intensidade da radia\u00e7\u00e3o luminosa

Curvas de resposta \u00e0 intensidade luminosa foram realizadas em oito n\u00edveis de irradi\u00e2ncia (0, 50, 100, 250, 500, 1000, 1500 e 2000 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), em ordem decrescente, com sessenta segundos de dura\u00e7\u00e3o em cada n\u00edvel.

Foram testados e comparados tr\u00eas modelos diferentes para as curvas da resposta fotossint\u00e9tica \u00e0 intensidade luminosa, de acordo com Gomes et al., 2006: o modelo hiperb\u00f3lico n\u00e3o-retangular, descrito por Marshall and Biscoe (1980); o modelo hiperb\u00f3lico retangular, descrito por Thornley, (1976); e o modelo modelo exponencial, descrito por Iqbal *et al.* (1997). Para as esp\u00e9cies *S. terebinthifolia*, *J. princeps*, *P. grandiflorum* e *H. courbaril*, o modelo que melhor se ajustou entre os tr\u00eas testados foi o emp\u00edrico hiperb\u00f3lico n\u00e3o-retangular (Eq. 5), de Marshall and Biscoe (1980). J\u00e1 para a esp\u00e9cie *L. pisonis*, o \u00fanico modelo que se ajustou aos dados obtidos foi o modelo exponencial (Eq. 6), de Iqbal *et al.* (1997).

$$A = \{ [A_{\max} + (\alpha DFFF) - [(A_{\max}(\alpha DFFF))^2 (4\alpha\theta DFFF A_{\max})]^{0.5}] / (2\theta) \} - R_d \quad (\text{Eq. 5})$$

$$A = \{ A_{\max} [1 - \exp(-\alpha DFFF / A_{\max})] \} - R_d \quad (\text{Eq. 6})$$

Em ambos os modelos, A representa a taxa de fotoss\u00edntese l\u00edquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$), A_{\max} a taxa fotossint\u00e9tica m\u00e1xima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) sob condi\u00e7\u00f5es de luz saturante, DFFF a densidade de fluxo de f\u00f3tons fotossinteticamente ativos ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), α o rendimento qu\u00e2ntico aparente ($\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ f\u00f3tons incidente), θ representa a convexidade da regress\u00e3o e R_d , a taxa de respira\u00e7\u00e3o mitocondrial sob irradi\u00e2ncia zero.

2.2.4. Resposta da taxa fotossintética ao aumento da concentração de CO₂

Curvas de resposta à concentração de CO₂ foram obtidas pela injeção de diferentes concentrações de CO₂ na câmara foliar, controladas automaticamente por um dispositivo injetor do LI-COR 6400 (6400-01 CO₂ injector; LI-COR USA), utilizando-se cartuchos de 12g de CO₂ sob alta pressão. As medições foram realizadas em oito níveis de CO₂ (400, 200, 100, 50, 400, 700, 1000 e 1500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$), sob temperatura controlada (25 °C) e sob um nível de irradiância (DFFF de 1500 fôntos $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A velocidade máxima de carboxilação da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) ($V_{\text{cmáx}}$) e a taxa de transporte de elétrons associada à regeneração da ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) (J) foram calculadas segundo Sharkey *et al.* (2007).

2.2.5. Conteúdo de clorofilas e carotenóides

O conteúdo de clorofilas e carotenóides foi obtido segundo o método proposto por Hiscox e Israelstam (1979). Discos foliares de área conhecida (0,785 cm²) foram coletados, pesados em balança de precisão e imersos imediatamente em 5 mL de dimetilsulfóxido (DMSO). Os tubos foram mantidos no escuro em temperatura ambiente, por um período de aproximadamente 48 horas. A absorvância das amostras foi determinada a 480, 649 e 670 nm em espectrofotômetro de duplo feixe modelo Hitachi U-2000 (Hitachi Instruments Inc., Danbury, CT). O cálculo dos teores de clorofila e carotenóides, expressos em mg por g de matéria fresca, foi realizado de acordo com as equações propostas por Wellburn (1994), para extratos em DMSO.

2.2.6. Conteúdo de nitrogênio

O conteúdo de nitrogênio foi determinado segundo método descrito por Kjeldahl. As amostras foram submetidas à mineralização, por digestão e aquecimento com a utilização das soluções ácido sulfúrico, sulfato de sódio, sulfato de cobre e selenito de sódio. O nitrogênio foi destilado do em meio alcalino com recepção em ácido bórico e o conteúdo definido por titulação em ácido clorídrico 0,05 N.

2.3. Índice de plasticidade

O índice de plasticidade (IP), associado às características morfoanatômicas analisadas, foi calculado de acordo com Valladares *et al.* (2006) (Eq. 7). Este índice, varia de 0 a 1 e é baseado na distância relativa (IR) entre os valores dos tratamentos (RDPI).

$$RDPI = \sum (d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n \quad (\text{Eq. 7})$$

Em que i refere-se aos tratamentos, j às repetições e n ao tamanho da população. $d_{ij \rightarrow i'j'}$ é a distância relativa entre os tratamentos com os valores das repetições tomados aos pares, com i diferentes de i' e valor absoluto obtido pela diferença $x_{i'j'} - x_{ij}$. Portanto, a distância relativa $d_{ij \rightarrow i'j'}$ é definida como $d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})$ para todos os pares de repetições dos tratamentos associados aos diferentes níveis de irradiância.

2.4. Análise estatística

As diferenças entre as equações geradas para as curvas de resposta à intensidade luminosa e à concentração de CO_2 foram avaliadas pela aplicação de testes de identidade de modelos. Os testes foram construídos e aplicados para cada espécie, para avaliar as hipóteses $H_{0(1)}: \Phi_{20} - \Phi_{50} = 0$, $H_{0(2)}: \Phi_{20} - \Phi_{100} = 0$ e $H_{0(3)}: \Phi_{50} - \Phi_{100} = 0$, sendo $\Phi = A_{\max}$, α e R_d . O nível de significância utilizado foi de 5%.

Os dados obtidos na determinação do conteúdo de pigmentos foram submetidos à análise de variância e a comparação das médias foi realizada pelo teste de Tukey (5% de probabilidade para o erro tipo I).

As análises estatísticas foram realizadas empregando os programas Microsoft Office Excel, (Microsoft, 2007), SAS System v9.0 (SAS Institute Inc., licenciado para a Universidade Federal de Viçosa no ano de 2010) e Statistica v8 (Statsoft Inc., 2010).

3. RESULTADOS

3.1. Caracterização do ambiente

O padrão médio de incidência da radiação luminosa, ao longo dos dias claros e ensolarados, em que foram realizadas as medições de fluorescência da clorofila a e de trocas gasosas de todas as espécies está representado na Figura 1. Em todos os tratamentos, o período de maior incidência de radiação luminosa ocorreu entre 10h e 14h. As maiores temperaturas obtidas ocorreram logo após os picos máximos de radiação luminosa, entre 12h e 16h e os maiores valores de temperatura foram obtidos no tratamento I_{100} . A umidade relativa do ar permaneceu com valores altos e semelhantes nos três tratamentos, no início e no final do dia. Entre os horários de 12h e 16h, a

umidade tendeu a ser menor no tratamento de maior irradiância (I_{100}), e maior no tratamento mais sombreado (I_{20}).

O valor médio diário da radiação global, no tratamento I_{100} foi de $919,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 64,48$, o da radiação fotossinteticamente ativa foi de $757,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 88,68$, o da temperatura foi de $25,5^\circ\text{C} \pm 0,40$ e da umidade relativa do ar foi de $72,8\% \pm 1,05$. No tratamento I_{50} o valor médio diário da radiação global foi de $381,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 38,49$, o da radiação fotossinteticamente ativa foi de $320,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 38,08$, o da temperatura foi de $24,8^\circ\text{C} \pm 0,34$ e da umidade relativa do ar foi de $75,8\% \pm 0,73$. No tratamento I_{20} o valor médio diário da radiação global foi de $172,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 16,09$, o da radiação fotossinteticamente ativa foi de $137,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 21,95$, o da temperatura foi de $24,2^\circ\text{C} \pm 0,38$ e da umidade relativa do ar foi de $76,8\% \pm 1,35$.

3.2. Correlação entre a fluorescência da clorofila e a radiação luminosa

O rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), não diferiu entre os tratamentos nas espécies exigentes em luz, *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *J. princeps* (Tabela 1). Contudo, nas espécies tolerantes à sombra, *H. courbaril* e *L. pisonis*, o F_v/F_m obtido nas plantas do tratamento I_{100} foi significativamente menor que o F_v/F_m obtido nos outros dois tratamentos, I_{50} e I_{20} ($p=0,007$ e $p=0,022$, respectivamente).

L. pisonis apresentou, em todos os tratamentos, os maiores valores para o rendimento quântico da dissipação regulada de energia não-fotoquímica no FSII ($Y(\text{NPQ})$) e o melhor desempenho deste parâmetro, este medido pela inclinação da reta da correlação linear (Figura 2).

S. terebinthifolia apresentou, em todos os tratamentos, os valores mais altos do rendimento quântico efetivo do FSII ($Y(\text{II})$). Juntamente com *H. courbaril*, apresentou também o melhor desempenho deste parâmetro, o que significa dizer que os menores decréscimos no $Y(\text{II})$ a cada unidade de luz fornecida. Todas as espécies apresentaram correlação significativa entre o $Y(\text{II})$ e a radiação luminosa, com média de $82,3\% \pm 3,95$ e entre o $Y(\text{NPQ})$, com média de $79,4\% \pm 4,8$.

3.3. Correlação entre as trocas gasosas e a radiação luminosa

A correlação, entre a taxa fotossintética e a radiação luminosa, foi de $37,9\% \pm 7,9$, em todas as espécies, com tendência à redução da correlação com o aumento da irradiância, indicando maior limitação da fotossíntese por outros fatores, como pela temperatura (Figura 3).

Nas três espécies exigentes em luz, *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *J. princeps*, a maior taxa fotossintética foi observada nas plantas do tratamento I₅₀ (12,68; 10,69 e 4,0 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente). Já nas espécies tolerantes à sombra, *H. courbaril* e *L. pisonis*, a maior taxa fotossintética foi observada nas plantas do tratamento I₂₀ (7,23 e 4,17 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente).

J. princeps, *L. pisonis* e *P. grandiflorum* mostraram correlação negativa entre fotossíntese e radiação luminosa no tratamento I₁₀₀.

S. terebinthifolia e *H. courbaril* apresentaram os maiores valores para a taxa fotossintética e os melhores desempenhos da fotossíntese, ou seja. Os maiores aumentos na taxa fotossintética para cada unidade de luz fornecida.

A correlação entre a razão C_i/C_a e a radiação luminosa permaneceu em torno de 44,5% $\pm 7,4$, com tendência à redução da correlação com o aumento da irradiância.

H. courbaril e *P. grandiflorum* apresentaram as maiores reduções na razão C_i/C_a para cada unidade de luz fornecida.

3.4. Curvas de resposta à intensidade luminosa

De acordo com a comparação das curvas de resposta à intensidade de luz entre os ambientes, *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *H. courbaril* apresentaram as maiores taxas fotossintéticas máximas de saturação (A_{max}), quando cultivadas sob alta irradiância (Tabela 2; Figura 4). *J. princeps* e *L. pisonis* não apresentaram diferença significativa para A_{max} entre os diferentes regimes de luz, mostrando pouca plasticidade de A_{max} nessas espécies. *L. pisonis* apresentou, ainda, redução do A_{max} no tratamento I₁₀₀, mostrando menor capacidade de aclimação à alta irradiância e maior susceptibilidade à fotoinibição. Nenhuma das espécies apresentou diferença significativa no rendimento quântico aparente (α) entre os ambientes, como era de se esperar, uma vez que este parâmetro tende a não apresentar grande sensibilidade à variação de luz do ambiente (Björkman, 1981; Portes, *et al.*, 2010).

Em relação à taxa de respiração mitocondrial sob irradiância zero (Rd), a maioria das espécies, com exceção de *L. pisonis*, não apresentou diferença significativa entre os ambientes. *L. pisonis* apresentou as maiores alterações do Rd entre os ambientes luminosos e a menor taxa respiratória no tratamento I₂₀ (Figura 3).

3.5. Curvas de resposta à concentração de CO₂

Os valores de $V_{\text{cmáx}}$ apresentaram aumentos de até 2,5 vezes em *H. courabril*, 1,8 vezes em *P. grandiflorum* e 1,4 vezes em *S. terebinthifolia*, com o aumento da radiação luminosa (Tabela 2). Por outro lado, em *L. pisonis* e *J. princeps*, o aumento da irradiância provocou diminuição nos valores de $V_{\text{cmáx}}$ de até 2,48 e 1,42 vezes, respectivamente. A intensidade da luz de cultivo também parece ter provocado forte influência na taxa de transporte de elétrons associada à regeneração da RuBP (J), de maneira que a maioria das espécies apresentou aumento deste parâmetro com o aumento da radiação luminosa, com exceção de *L. pisonis*.

3.6. Conteúdo de clorofilas e carotenóides

A composição de pigmentos seguiu o padrão típico de folhas de sol e de sombra. Embora, muitas vezes, a diferença entre os tratamentos não tenha sido estatisticamente significativa, houve uma tendência nas folhas das plantas cultivadas nos tratamentos I₅₀ e I₂₀ em apresentar maior conteúdo de clorofilas totais (Chla+Chlb), menor razão Chla/Chlb e alta razão Clorofilas totais/Carotenóides. Por outro lado, nas folhas das plantas adaptadas ao tratamento I₁₀₀, a tendência foi de baixo conteúdo Chla+Chlb, alta razão Chla/Chlb e baixa razão Clorofilas totais/Carotenóides (Tabela 2).

A maioria das espécies apresentou alterações significativas na razão Chla/Chlb, com exceção de *L. pisonis*. As espécies *L. pisonis*, *S. terebinthifolia* e *J. princeps* apresentaram as maiores diferenças no conteúdo de clorofilas totais e maiores índices de plasticidade (*RDPI* 0,37; 0,18 e 0,12, respectivamente) para esta característica, entre os ambientes luminosos.

A maioria das espécies também apresentou diferenças significativas na razão Clorofilas totais/Carotenóides, com exceção de *P. grandiflorum*. O maior índice de plasticidade para ajustes nesta característica, em resposta à alteração no regime de luz, foi *J. princeps* (*RDPI* 0,27).

3.7. Conteúdo de nitrogênio

Diferenças significativas no conteúdo de nitrogênio foliar, entre os ambientes luminosos, foram verificadas somente nas espécies exigentes em luz *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *J. princeps*. Nas espécies *S. terebinthifolia* e *J. princeps* foi observado o aumento no conteúdo de nitrogênio com o aumento do sombreamento. Na espécie *P. grandiflorum*, por outro lado, foi observado aumento no conteúdo de nitrogênio com o aumento da irradiância. O maior ajuste desta

característica, com o aumento do sombreamento, foi observado na espécie *J. princeps*, com o aumento de 0,2 a 1,59 vezes no conteúdo de nitrogênio nas folhas (Tabela 2).

4. DISCUSSÃO

De acordo com o modelo proposto por Bazzaz e Pickett (1980), quando espécies tolerantes à sombra e exigentes em luz são cultivadas, sob a mesma condição de alta radiação luminosa, as espécies tolerantes à sombra raramente atingem a alta capacidade fotossintética exibida pelas espécies exigentes em luz. Por outro lado, muitas espécies exigentes em luz demonstram grande capacidade de modular e reduzir a capacidade fotossintética, quando cultivadas sob baixa disponibilidade de radiação luminosa.

De acordo com as curvas de resposta à intensidade da irradiância obtidas para as espécies estudadas, *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum*, *H. courbaril* e *J. princeps* apresentaram valores para a taxa fotossintética máxima saturante (A_{max}) dentro da faixa estimada para as espécies pioneiras (23,88; 25,64; 15,04 e 10,69 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente) enquanto que *L. pisonis* apresentou A_{max} característico de uma espécie de estágio sucessional tardio (3,51 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Tabela 2). De acordo com Bazzaz e Pickett (1980), sob alta irradiância, espécies tardias apresentam A_{max} entre 1,38 e 9,4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ enquanto que espécies pioneiras apresentam A_{max} em torno de 5,5 e 27,7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Este padrão de resposta fotossintética também foi verificado por outros autores mais recentes, comparando espécies arbóreas tropicais de diferentes grupos sucessionais (Silvestrini, 2000; Feng *et al.*, 2004; Griffin *et al.*, 2004; Portes *et al.*, 2010).

Entretanto, a comparação de dados fornecidos pela literatura não deve ser considerada como parâmetro conclusivo na avaliação dos modelos ecofisiológicos das espécies devido, principalmente, à falta de padronização dos métodos utilizados. Os estudos presentes na literatura variam bastante quanto aos regimes de luz e à idade das plantas utilizadas e quanto ao tempo de duração do experimento, além da variação que pode ocorrer no genótipo de algumas populações de regiões diferentes e que podem gerar padrões de respostas distintos para a mesma espécie.

Uma maior capacidade fotossintética representa crescimento mais rápido e maior produção de biomassa. O potencial para produção de biomassa é uma característica a ser considerada na recuperação de áreas degradadas, pois contribui para a estabilização das propriedades físicas e químicas do solo e para o aumento da matéria orgânica, aumentando a capacidade de retenção de água e nutrientes do solo e facilitando a colonização de outras espécies (Fisher, 1995; Parrota, 1999; Dias & Griffith, 1998; Kageyama & Gandara, 2005; Santos *et al.*, 2006). O aumento da

capacidade fotossintética pode ser alcançado através de alta condutância estomática e elevado ponto de saturação luminoso. Este pode ser o resultado, por exemplo, de aumentos significativos na concentração da enzima Rubisco (ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase) e na atividade da ATPase, acompanhados de aumentos nas taxas de respiração (Bazzaz e Pickett, 1980; Walters, 2005).

Neste estudo, *S. terebinthifolia* apresentou o melhor desempenho da fotossíntese em relação à radiação luminosa (Figura 3). Além disso, apresentou aumento na velocidade de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) e na taxa de transporte de elétrons associada à regeneração da RuBP (J), com o aumento da irradiância (Tabela 2), indicando maior investimento no aparato protéico da fixação de carbono e da cadeia transportadora de elétrons. Por fim, apresentou o maior aumento em A_{max} e na taxa de respiração mitocondrial (Rd), em resposta ao aumento da irradiância, indicando aumento do ponto de compensação luminoso e da capacidade fotossintética. *S. terebinthifolia* é conhecida como uma espécie pioneira de crescimento rápido e de caráter muitas vezes agressivo, capaz de colonizar rapidamente áreas perturbadas. *S. terebinthifolia* também é uma espécie que apresenta ampla dispersão geográfica, sendo encontrada em vários tipos de ambientes, desde florestas pluviais e semidecíduas a restingas e manguezais. Percebe-se, portanto, que trata-se de uma espécie que apresenta alta plasticidade, capaz de ajustar o metabolismo de acordo com uma variedade de ambientes diferentes e de manter uma alta capacidade fotossintética, para investir em rápido crescimento e acúmulo de biomassa.

A espécie *P. grandiflorum* apresentou comportamento semelhante, mostrando aumento da capacidade fotossintética com o aumento da irradiância. *P. grandiflorum* também é uma árvore conhecida como pioneira ou secundária inicial. Do mesmo modo que *S. terebinthifolia*, ela ocorre em uma variedade de formações vegetais, desde florestas ombrófilas densas e estacionais semidecíduas, restingas, cerrados *stricto sensu* e cerrado, a vegetações sobre afloramentos calcários.

L. pisonis, por outro lado, apresentou redução de A_{max} com o aumento da irradiância, ou o aumento da capacidade fotossintética com o aumento do sombreamento. Esta espécie também apresentou as menores taxas fotossintéticas.

A espécie *L. pisonis* é conhecida como uma espécie climácica, tolerante à sombra, comum do interior da mata primária da floresta pluvial atlântica (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006). De acordo com a “hipótese do ganho de carbono” (Givnish, 1988), a tolerância ao sombreamento é definida como a capacidade de maximização da captura de luz e da eficiência no ganho de carbono, juntamente com a minimização dos custos respiratórios de manutenção, sob condições de baixa disponibilidade de luz. O que se observou em *L. pisonis* sob baixa irradiância foi

justamente o aumento da eficiência quântica da fotossíntese e da taxa máxima fotossintética, medidos pelo valor de α e de A_{\max} , em conjunto com a redução da taxa respiratória (Rd). A taxa respiratória mitocondrial tem sido um parâmetro estimador determinante e confiável da tolerância ao sombreamento (Baltzer & Thomas, 2007). A redução da taxa respiratória reduz o ponto de compensação luminoso. Uma vez que altas taxas fotossintéticas e crescimento rápido requerem um maior custo energético para manter alta concentração de enzimas e proteínas, o aumento da eficiência fotossintética e do ganho de carbono nas espécies tolerantes à sombra, sob ambientes de baixa radiação luminosa, tem sido atribuído à capacidade desse grupo de espécies em apresentar baixas taxas respiratórias, que minimizam as perdas de carbono e resultam em menor ponto de compensação luminoso (Murchie & Horton, 1998; Walters, 2005).

Reduções significativas em A_{\max} , entre os ambientes, também foram observadas nas espécies exigentes em luz *S. terebinthifolia* e *P. grandiflorum* e na espécie tolerante à sombra *H. courbaril* (Figura 3 e Tabela 2). Este resultado corrobora com a hipótese de que a manutenção de altas taxas fotossintéticas em ambientes com baixa disponibilidade de luz não representa uma vantagem para a planta, devido aos custos energéticos envolvidos na manutenção do aparato bioquímico. Ainda, estes resultados demonstram a maior amplitude de resposta do aparato fotossintético dessas espécies, para se ajustar aos diferentes regimes de luz.

As espécies exigentes em luz têm sido descritas na literatura como um grupo que comumente apresenta maior plasticidade fotossintética através da regulação de A_{\max} em função do regime luminoso (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Walters, 2005; Valladares & Niinemets, 2008). Entretanto, como evidenciado pelos resultados deste estudo, a habilidade para ajustes do A_{\max} não se trata de uma característica adaptativa exclusiva das plantas pioneiras, embora não se tenha dúvidas da alta flexibilidade fotossintética das espécies deste grupo ecológico.

A maior plasticidade de regular a capacidade fotossintética pode representar uma vantagem para as plantas que crescem em clareiras e bordas da floresta. Conforme ocorre o aumento na densidade da vegetação nesses locais, estas plantas podem vivenciar algum grau de sombreamento e a maior flexibilidade de ajuste do A_{\max} pode definir a habilidade de persistência e competição com outras plantas de crescimento rápido e garantir a sobrevivência do indivíduo (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996).

Por outro lado, para as plantas que colonizam o ambiente do sub-bosque, como *H. courbaril*, a maior plasticidade do A_{\max} pode estar inversamente relacionada à sobrevivência nos ambientes com pouca disponibilidade de luz e de outros recursos (Sánchez-Gomez *et al.*, 2006c). A alta plasticidade na maioria das vezes está relacionada com gastos energéticos e riscos. Desse modo, espécies do sub-bosque que respondem prontamente às mudanças na condição de luz

podem, em longo prazo, ter a sobrevivência comprometida devido à baixa disponibilidade de recursos neste ambiente (Valladares & Niinemets, 2008). No entanto, espécies que apresentam maior plasticidade de desenvolvimento também são capazes de permanecer em ambientes que sofreram mudanças ambientais, como áreas de abertura de clareira. Entre as espécies do sub-bosque, aquelas capazes de ajustar seu aparato fotossintético e produzir folhas adaptadas às novas condições ambientais conseguem vencer a concorrência com outras espécies presentes no local e permanecer na área em regeneração (Kause *et al.*, 2001).

Portanto, a plasticidade é favorável para a espécie quando o ambiente apresenta-se mais variável e confiável para a espécie investir energeticamente em fenótipos mais adequados. No entanto, a plasticidade torna-se desfavorável e desvantajosa perante a especialização, quando o ambiente apresenta-se mais estável e quando as condições não favorecem os custos inerentes à plasticidade (Sultan, 1995; Calaway *et al.*, 2003). Para os programas de recuperação da cobertura vegetal em áreas degradadas, por exemplo, a maior plasticidade para regulação da capacidade fotossintética pode representar uma vantagem para a espécie, garantindo o estabelecimento e crescimento das mudas no campo.

A análise da correlação entre a taxa fotossintética e a radiação luminosa mostrou que *S. terebinthifolia* apresentou o melhor desempenho da fotossíntese em função do aumento da irradiância, além de também apresentar aumento em V_{cmax} , demonstrando alta eficiência de utilização da luz desta espécie. Por outro lado, as espécies *P. grandiflorum* e *J. princeps* apresentaram redução em V_{cmax} , no tratamento sob maior irradiância, demonstrando que, quando cultivadas sob irradiância mais intensas, estas espécies apresentaram menor velocidade de fixação da Rubisco.

A redução na taxa de fixação de carbono dessas duas espécies, sob alta irradiância, pode ser consequência do fechamento estomático, evidenciado pela correlação negativa apresentada por *P. grandiflorum* e *J. princeps* entre A versus DFFF, e pela correlação positiva entre C_i/C_a versus DFFF, no tratamento I_{100} . O fechamento estomático em resposta ao aumento da intensidade da radiação luminosa, e não ao *status* hídrico das plantas, uma vez que todas elas receberam irrigação durante todo o experimento pode ser considerado como um mecanismo vantajoso para aumentar o uso eficiente da água. Entretanto, pode ser desvantajoso, por outro lado, pois reduz a entrada de CO_2 no mesófilo e favorece ainda mais a probabilidade de um estresse luminoso (Souza *et al.*, 2005; 2009). O fechamento dos estômatos e concomitante decréscimo nas taxas de assimilação é um fenômeno que tem sido verificado em outros trabalhos, como no estudo realizado com o ipê-amarelo (*Tabebuia chrysotricha*), em que plantas aclimatadas à sombra foram expostas às

condições de maior densidade luminosa, maior temperatura e maior diferença de pressão de vapor de água entre a folha e o ar (Endres *et al.*, 2010).

A espécie *H. courbaril* apresentou aumento em V_{cmax} com o aumento da radiação luminosa. Esse resultado sugere que esta espécie foi capaz de investir no aparato enzimático para garantir um maior potencial para a fixação de carbono. Contudo, no tratamento sob maior irradiância, *H. courbaril* não foi capaz de manter alta eficiência fotossintética como evidenciado na correlação entre $Y(\text{II})$ versus DFFF. Além disso, esta espécie apresentou comprometimento do aparato fotossintético, evidenciado na redução do valor do F_v/F_m . Este resultado pode ser explicado pela baixa capacidade de proteção contra o excesso de energia luminosa absorvida, evidenciado pelos baixos valores do rendimento quântico da dissipação térmica $Y(\text{NPQ})$ e, possivelmente, pela baixa eficiência do sistema de proteção contra o estresse oxidativo.

Nesse sentido, mesmo que *H. courbaril* tenha apresentado valores altos de A_{max} e V_{cmax} e alta correlação entre A e C_i/C_a versus DFFF, esta espécie não foi capaz de manter a eficiência fotossintética sob altas intensidades luminosas, devido a baixa capacidade intrínseca de dissipação térmica do *quenching* não-fotoquímico, como comprovado pelos baixos valores do $Y(\text{NPQ})$, demonstrando susceptibilidade à fotoinibição, como evidenciada pela redução nos valores de F_v/F_m das plantas no tratamento I_{100} . Silvestrini (2000) também encontrou o mesmo comportamento em *H. courbaril*, com valores de F_v/F_m ainda menores, em torno de 0,3, em plantas jovens cultivadas a pleno sol ($2300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e em torno de 0,8 em plantas sob ambiente de baixa radiação luminosa ($230 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

O F_v/F_m representa o rendimento quântico máximo do FSII e refere-se à eficiência máxima na qual a luz absorvida pelo FSII é utilizada para reduzir o *pool* de Q_A e induzir o processo fotoquímico. Depressões crônicas nos valores deste parâmetro podem ser consideradas como forte indicativo de estresse do ambiente, em particular, de danos fotoinibitórios (Björkman e Demmig, 1987; Krause & Weis, 1991).

A capacidade de dissipação térmica do excesso de radiação luminosa absorvida ($Y(\text{NPQ})$) é um importante parâmetro nos estudos das espécies, principalmente daquelas a serem utilizadas na ocupação de áreas expostas à alta irradiância. A eficiência do $Y(\text{NPQ})$ é uma característica importante para a manutenção do funcionamento do FSII e refere-se à dissipação térmica regulada que ocorre no centro de reação deste fotossistema, através do ciclo das xantofilas. Esse mecanismo de dissipação é regulado pela luz, através do gradiente de prótons na membrana do tilacóide (Demming-Adams *et al.*, 1996; Hendrickson *et al.*, 2004; Klughammer & Schreiber, 2008).

Como esperado, todas as espécies apresentaram aumento no rendimento da dissipação térmica quando cultivadas sob alta irradiância. No entanto, *P. grandiflorum* e, especialmente, *L. pisonis* apresentaram os maiores valores do Y(NPQ) e as melhores correlações entre este parâmetro e a irradiância, sugerindo que estas espécies devam apresentar maior velocidade de de-epoxidação do ciclo das xantofilas e maior eficiência na dissipação térmica como mecanismo de proteção contra o excesso de radiação luminosa absorvida. Segundo Long *et al.* (1994), sob alta irradiância, até 90% da energia luminosa absorvida, com potencial para ser utilizada na fotossíntese, pode ser dissipada pelo *quenching* não-fotoquímico, como mecanismo de proteção contra possíveis danos ao aparato fotossintético.

A espécie *L. pisonis*, entretanto, mesmo apresentando alta capacidade de proteção contra o excesso de radiação luminosa, mostrou susceptibilidade à fotoinibição quando cultivada sob alta irradiância, evidenciada pela redução nos valores do Y(II) e do F_v/F_m nas plantas do tratamento I_{100} . Além disso, a correlação negativa entre A versus DFFF, juntamente com a correlação positiva entre C_i/C_a versus DFFF no tratamento I_{100} , mostra que o fechamento estomático foi acompanhado por aumento na concentração interna de CO_2 . Estes resultados sugerem um comprometimento na fixação do carbono, a qual foi limitada não somente pelo potencial do aparato enzimático, evidenciado pela queda em A_{max} e V_{cmax} , como também pelo comprometimento da cadeia transportadora de elétrons, evidenciado pela redução em J . A baixa capacidade de aclimação a altas irradiâncias e a maior susceptibilidade à fotoinibição observada em *L. pisonis* também foi verificada em outras espécies tolerantes à sombra, como em *Fagus sylvatica*, *Illicium floridanum*, *C. legalis* e *C. sanguinolentum* (Einhorn, 2004; Griffin *et al.*, 2004; Ribeiro *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2006).

O aumento em A_{max} em resposta ao aumento na irradiância está associado ao aumento no conteúdo de clorofilas nas folhas, por unidade de área (Murchie & Horton, 1998; Walters, 2005; Lichtenthaler, 2007). Entretanto, por unidade de matéria seca, o conteúdo de clorofilas nas folhas tende a diminuir com o aumento da irradiância. Em outras palavras, folhas de sombra apresentam maior quantidade de pigmentos, por unidade de massa, que folhas de sol. Essa relação já foi demonstrada em *Hymenaea courbaril* e em outras espécies, como em *Guazuma ulmifolia* e *Minuartia guianensis* (Magalhães *et al.*, 2009; Portes *et al.*, 2010).

Neste estudo, todas as espécies apresentaram maior conteúdo de clorofilas nas folhas mais sombreadas, obtidas a partir das plantas cultivadas no tratamento I_{20} . Entre as espécies, *L. pisonis* apresentou o maior conteúdo de clorofilas totais nos dois tratamentos sombreados (I_{50} e I_{20}). No tratamento a pleno sol, no entanto, o conteúdo de clorofilas diminuiu consideravelmente em

relação às outras espécies, provavelmente, devido à degradação oxidativa de pigmentos ocasionada pela fotoinibição.

A absorção de radiação luminosa acima da capacidade de utilização pela fotossíntese pode levar à formação de espécies reativas de oxigênio, em especial do oxigênio singlete. Esta espécie reativa de oxigênio acomete preferencialmente moléculas com duplas ligações, como ácidos graxos insaturados e clorofilas, danificando o sistema de membranas do cloroplasto e o aparato de pigmentos dos complexos coletores de luz (LHCs) (Moler *et al.*, 2007), originando o sintoma de clorose observado nas folhas de algumas repetições de *L. pisonis*, no tratamento I₁₀₀.

Neste sentido, o maior índice de plasticidade para ajustes no conteúdo de clorofilas totais observado na espécie *L. pisonis*, é outro exemplo de que nem sempre a maior plasticidade fenotípica representa uma vantagem adaptativa para a espécie. Sobretudo em condições ambientais extremas, a variabilidade em certo caractere fenotípico pode ser resultado de uma resposta inevitável do organismo que não necessariamente implica no aumento do *fitness* (Valladares & Niinemets, 2008). O menor conteúdo de clorofilas nas plantas de *L. pisonis* sob alta irradiância, pode ser considerado uma expressão da plasticidade fenotípica e ter ocasionado no aumento do índice de plasticidade. Entretanto, neste caso, a diminuição do conteúdo de clorofila em *L. pisonis*, sob alta irradiância, deve ser interpretada muito mais como um reflexo da falta de adaptação a este tipo de ambiente, do que uma vantagem adaptativa.

Em geral, folhas de sol apresentam maiores valores de A_{max} , em relação às folhas de sombra, através de uma maior organização bioquímica e ultraestrutural dos cloroplastos.

As espécies que apresentaram maior conteúdo de clorofilas e as maiores razões Chl *a/b* no tratamento de maior irradiância foram as mesmas espécies que apresentaram as maiores taxas máximas fotossintéticas de saturação neste ambiente, *S. terebinthifolia* e *P. grandiflorum*, demonstrando alta capacidade de aclimação e grande plasticidade dessas espécies em regular a rede de pigmentos em resposta ao regime luminoso e evidenciando mais uma vez a natureza pioneira destas espécies.

A alta relação Chl *a/b* das folhas de sol representa cloroplastos com baixo conteúdo de pigmentos constituintes das antenas coletoras de luz, principalmente do LHCII, e com maior número de centros de reação (FSII). Por outro lado, a baixa relação Chl *a/b* nas folhas de sombra representa cloroplastos com maior investimento de pigmentos nas antenas coletoras de luz e com maior empilhamento dos tilacóides (Lichtenthaler *et al.*, 1981; Yamashita *et al.*, 2000; Krause *et al.*, 2001; Burrit & Mackenzie, 2003; Lichtenthaler *et al.*, 2007; Gerhardt *et al.*, 2009).

No presente estudo, a maioria das espécies apresentou aumento na razão Chl *a/b* nas folhas de sol, com exceção de *J. princeps*, que apresentou aumento desta razão com o aumento do

sombreamento. Maiores valores na razão Chl *a/b* em folhas de sombra também foram encontradas em *Drypetes standley*, *Quararibea asterolepis* e *Mycelis muralis* (Osbrone *et al.*, 1994; Krause *et al.*, 2001), assim como também não foi encontrado diferença significativa entre folhas de sol e sombra em *Lithraea molleoides* e *Taxus boccata* (Dias *et al.*, 2007; Wika *et al.*, 2008). Além disso, existem resultados que mostram aumentos na razão Chl *a/b* com concomitante redução no empilhamento das membranas dos tilacóides, em folhas sob alta irradiância (Anderson, 1986; Anderson & Osmond, 1987).

Ainda, folhas de sol também apresentam, em geral, redução na razão Chls/Carot (Krause *et al.*, 2001; Burrit & Mackenzie, 2003; Lichtenthaler *et al.*, 2007; Wika *et al.*, 2008; Gerhardt *et al.*, 2009). A redução deste parâmetro é considerada uma consequência do aumento no conteúdo de carotenóides envolvidos no ciclo das xantofilas (Demming-Adams, 1998; Lichtenthaler *et al.*, 2007). Como era de se esperar, todas as espécies apresentaram redução na razão Chls/Carot com o aumento da radiação luminosa, acompanhando o aumento observado do Y(NPQ).

Finalmente, ajustes significativos no conteúdo de nitrogênio das folhas foram verificados somente nas espécies exigentes em luz *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *J. princeps*.

A espécie *P. grandiflorum* apresentou aumento do conteúdo de nitrogênio nas folhas com o aumento da irradiância. Este padrão pode estar relacionado com o aumento na capacidade fotossintética, com base no aumento de $V_{\text{cmáx}}$ observado nesta espécie. Segundo Pooter & Evans (1998), altas taxas fotossintéticas estão relacionadas ao maior investimento em componentes fotossintéticos e à maior atividade da Rubisco. Portanto, no caso da espécie *P. grandiflorum*, o aumento na capacidade fotossintética em resposta ao aumento da irradiância, pode estar diretamente associado à habilidade de realocar mais nitrogênio para as folhas e ao aumento na concentração de enzimas e proteínas envolvidas no processo fotossintético.

As espécies *S. terebinthifolia* e *J. princeps* apresentaram aumento do conteúdo de nitrogênio em resposta ao aumento do sombreamento. Neste caso o aumento no conteúdo de nitrogênio pode estar mais relacionado ao aumento na concentração de clorofilas, uma vez que *S. terebinthifolia* e *J. princeps* apresentaram aumento significativo no conteúdo de clorofilas com o aumento do sombreamento. Aumento do conteúdo do nitrogênio foliar, em resposta ao aumento do sombreamento, também foram verificados em outras espécies, como em *Acer saccharum* e *Fraxinus americana* (Naidu & DeLucia, 1998) e em *Coffea arabica* (Nunes *et al.*,).

A relação do nitrogênio tanto com a concentração de enzimas e proteínas fotossintéticas, quanto com o conteúdo de pigmentos encontra-se bem descrita na literatura (Field & Mooney, 1986; Sage & Pearce, 1987; Evans, 1989; Durand & Goldstein, 2001; Gulías *et al.*, 2003).

Em resumo, os resultados deste estudo revelam diferenças fisiológicas entre as espécies estudadas. As espécies exigentes em luz *S. terebinthifolia* e *P. grandiflorum* demonstraram maior plasticidade para grande parte das características fisiológicas analisadas, como para a regulação da taxa máxima e da eficiência fotossintética, da rede de pigmentos. Além disso, *S. terebinthifolia* apresentou alta correlação entre A e $Y(II)$ versus a irradiância e *P. grandiflorum* apresentou alta correlação entre $Y(NPQ)$ versus a irradiância, caracterizando a natureza pioneira destas espécies.

Por outro lado, a espécie tolerante à sombra *L. pisonis* apresentou baixa plasticidade para a capacidade fotossintética e para a razão $Chl\ a/b$. Apresentou também a maior plasticidade para ajustes na taxa respiratória, além de demonstrar também maior susceptibilidade à fotoinibição sob alta irradiância. Estes resultados caracterizam *L. pisonis* como uma espécie de estágios sucessionais mais tardios, com preferência pelo ambiente do sub-bosque nos primeiros anos de vida.

Os resultados caracterizaram, ainda, um terceiro grupo ecológico intermediário, representado pelas espécies *J. princeps* e *H. courbaril*. Embora *J. princeps* seja frequentemente encontrada em vegetações de estágios sucessionais iniciais, como capoeiras e capeirões, esta espécie exigente em luz apresentou baixa plasticidade fotossintética para a regulação da capacidade fotossintética, contraditoriamente à hipótese inicial. *H. courbaril*, por outro lado, embora tenha mostrado sensibilidade à alta radiação luminosa, uma característica das espécies tolerantes à sombra, contraditoriamente apresentou grande plasticidade do aparato fotossintético e alta capacidade fotossintética em resposta aos diferentes regimes de luz.

Portanto, os resultados sugerem que a flexibilidade de ajustes em resposta às mudanças nas condições ambientais pode não estar necessariamente relacionada ao status sucessional da espécie.

5. CONCLUSÃO

Os resultados deste estudo demonstram a existência de três grupos ecológicos: dois grupos de espécies mais especialistas e um grupo de espécies intermediárias. Os grupos das espécies especialistas são compostos pelas espécies pioneiras exigentes em luz e pelas espécies tardias tolerantes à sombra. As espécies pioneiras exigentes em luz são aquelas que apresentam alta capacidade fotossintética e maior desempenho nos ambientes de alta irradiância. As espécies tardias tolerantes à sombra são aquelas que apresentam eficiência fotossintética suficiente para tolerar os ambientes com pouca disponibilidade de luz e pouca plasticidade para de aclimatarem nos locais de maior radiação luminosa. Já o grupo de espécies intermediárias é composto por aquelas espécies que apresentam plasticidade para características variadas e que as tornam

capazes de se aclimatar a um espectro de radiação luminosa maior e de colonizar tanto ambientes mais expostos quanto ambientes com menor disponibilidade de luz. Esta hipótese corrobora com os modelos defendidos por Gandolfi *et al.* (1995), Whitmore (1996) e Ribeiro *et al.* (2005) que sugerem um *continuum* de respostas ecofisiológicas ao longo dos gradientes de luz existentes nas florestas tropicais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, J.M. 1986. Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Annual Review of Plant Physiology* 37:93-136.
- ANDERSON, J.M. 1999. Insights into the consequences of grana stacking of thylakoid membranes in vascular plants: a personal perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 26:625-639.
- ANDERSON, J.M.; OSMOND, C.B. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. In: Kyle, D.J.; Osmond, C.B.; Arntzen, C.J. (eds) *Photoinhibition. Topics in photosynthesis*, vol.9, Amsterdam: Elsevier, 1-38.
- BALTZER, J.L.; THOMAS, S.C. 2007. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *F. Ecol.* 95:1208-21.
- BARBOSA, L. M. 2006. Recuperação florestal de áreas degradadas no Estado de São Paulo: histórico, situação atual e projetos. In: Barbosa, L. M. (Coord.) *Manual para Recuperação de Áreas Degradadas do Estado de São Paulo – Matas Ciliares do Interior Paulista*. FAPESP, SMA/SP, GEF, Prefeitura de Guaratinguetá, CATI Guaratinguetá, IBt/SP e Governo de São Paulo.
- BARROS, N. F. de; BRANDI, R. M. 1975. Influência de três espécies florestais sobre a fertilidade de solo de pastagem em Viçosa, MG. *Brasil Florestal*, Rio de Janeiro, 6(21):24-29.
- BAZZAZ, F.A., PICKET, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:297-310.
- BILGER, W., SCHREIBER, U., BOCK, M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia* 102:425-432.
- BJÖRKMAN, O. 1981. Response to different quantum flux densities. *Physiological Plant Ecology* In: *Encyclopedia of Plant Physiology*. Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B.; Ziegler, H. Springer-Verlag, New York, pp. 57-107.

- BJÖRKMAN, O. AND DEMING, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:489-504.
- BURRIT, D.J.; MACKENZIE, S. 2003. Antioxidant metabolism during acclimation of *Begonia x erythroylla* to high light levels. *Annals of Botany* 91:783-794.
- CALAWAY, R.M.; PENNINGS, S.C.; RICHARDS, C. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84(5):1115-1128.
- CARNEIRO, M.A.C., SIQUEIRA, J.O.; DAVIDE, A.C.; GOMES, L.J.; CURI, N.; DO VALE, F.R.. 1996. Mycorrhizal fungi and superphosphate and the growth of tropical woody species. *Scientia Forestalis* 50:21-36.
- CARPANEZZI, A.A. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), *Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso*. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 27-46.
- CARVALHO, P.E.R. 2006. ESPÉCIES ARBÓREAS BRASILEIRAS. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas. v 1 e 2.
- CHAMBEL, M.R.; CLIMENT, J.; ALIA, R.; VALLADARES, F. 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Invest Agrar: Sist Recur For* 14(3):334-344.
- CHAZDON, R.L, PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 5-55.
- DEMMING-ADAMS, B. 1998. Survey of thermal energy dissipation and pigment composition in sun and shade leaves. *Plant Cell Physiol.* 39:474-482.
- DEMMING-ADAMS, B.; ADAMS III, W.W.; BAKER, D.H.; LOGAN, B.A., BOWLING, D.R.; VERHOEVEN, A.S. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum* 98:253-264.
- DIAS, J.; PIMENTA, J.A.; MEDRI, M.E.; BOEGER, M.R.T.; FREITAS, C.T. 2007. Physiological aspects of Sun and shade leaves of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50(1):91-99.
- DIAS, L.E.; GRIFFITH, J.J. 1998. Conceituação e caracterização de áreas degradadas. In: Dias, L.E., Mello, J.W.V. (Eds), *Recuperação de Áreas Degradadas*. Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Solos, Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas. Editora Folha de Viçosa Ltda., Viçosa, MG.

- DURAND, L.Z.; GLODSTEIN, G. 2001. Photosynthesis, photoinhibition and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia*, 126:345-354.
- EINHORN, K.S.; ROSENQVIST, E.; LEVERENZ, J.W. 2004. Photoinhibition in seedlings of *Fraxinus* and *Fagus* under natural light conditions: implications for forest regeneration? *Oecologia* 140:241-251.
- ENDRES, L.; CÂMARA, C.A.; FERREIRA, V.M.; SILVA, J.V. 2010. Morphological and photosynthetic alterations in the Yellow-ipe, *Tabebuia chrysotricha* (Mart. Ex DC.) Standl., under nursery shading and gas exchange after being transferred to full sunlight. *Agroforest Syst* 78:287-298.
- EVANS, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78:1-19.
- FENG, Y.L.; CAO, K.F.; ZHANG, J.L. 2004. Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. *Photosynthetica* 42(3):431-437.
- FIELD, C.; MOONEY, H.A. 1983. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia*, 56:348-355.
- FISHER, R.F. 1995. Amelioration of degraded rain forest soils by plantations of native trees. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59:544-549.
- GANDOLFI, S.L.F.; LEITÃO FILHO, H.F.; BEZERRA, C.L.F. 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Masófila Semidecídua no município de Guarulhos. *Brazilian Journal of Biology* 55:753-767.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. & BAKER N. R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990: 87-92.
- GERHARDT, M.; SCHNEIDER, S.; BRÜGGEMANN, W. 2009. Physiological acclimation to light in *Chara intermedia* nodes. *Aquatic Botany* 91:151-156.
- GIVNISH, T.J. 1998. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:63-92.
- GRIFFIN, J.J.; RANNEY, T.G.; PHARR, D.M. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and carbohydrate content of *Illicium* taxa grown under varied irradiance. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 129(1):46-53.
- GULÍAS, J.; FLEXAS, J.; MUS, M.; CIFRE, J.; LEFI, E.; MEDRANO, H. 2003. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in balearic endemic and non-endemic mediterranean species. *Annals of Botany.* 92:215-222.

- HENDRICKSON, L.; FURBANK, R. T. & CHOW, W. S. 2004. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis Research* 82: 73-81.
- HISCOX, J.D., ISRAELSTAM, G.F. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* 57:1332-1334.
- HORTON, P. 1999. Are grana necessary for regulation of light harvesting? *Aust. J. Plant Physiol.* 26:659-669.
- IQBAL, R.M., RAO, AUR-R., RASUL, E., WAHID, A. (1997) Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki, M. (Ed.), *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker Inc., New York, USA, pp. 803-810.
- KAGEYAMA, P.Y.; GANDARA, F.B. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), *Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso*. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 47-58.
- KLUGHAMMER, C. & SCHREIBER, U. 2008. Complementary FSII quantum yield calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes* 1:27-35. <http://www.walz.com/>
- KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING J. W. & WINTER, K. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment* 24: 1345–1352.
- LICHTENTHALER, H.K.; BUSCHMANN, C.; DÖLL, M.; FIETZ, H.J.; BACH, T.; KOZEL, U.; MEIER, D.; RAHMSDORF, U. 1981. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynth. Res.* 2:115-141.
- LICHTENTHALER, H. K.; AC A.; MAREK, M. V.; KALINA, J.; URBAN, O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry* 45:577-588.
- LONG, S.P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P.G. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 45:633-662.
- LORENZI, H. 2000. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. Nova Odessa, São Paulo.
- MAGALHÃES, N.S.; MARENCO, R.A.; MENDES, K.R. 2009. Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiância. *Pesq. Agropec. Bras.* 44(7):687-694.

- MARSHALL, B., BISCOE, P.V. (1980) A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J. Exp. Bot.* 31: 29-39.
- MITTERMEIER, R.A.; MYERS, N.; Gil, P.R.; MITTERMEIER, C.G. 2000. HOTSPOTS – Earth’s biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions.
- MOLLER, I.M.; JENSEN, P.E.; HANSSON, A. 2007. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annu. Rev. Plant. Boil.*, 58:459-481.
- MURCHIE, E.H. & HORTON, P. 1998. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to light environment are dependent on the differential expression of responses to altered irradiance and spectral quality. *Plant, Cell and Environment* 21:139-148.
- NAIDU, S.L.; DELUCIA, E.H. 1998. Physiological and morphological acclimation of shade-grown tree seedlings to late-season canopy Gap formation. *Plant Ecol* 1388:27-40.
- NUNES, M. A.; RAMALHO, J. D. C.; DIAS, M. A. 1993. Effects of light and photosynthetic performance of leaves from coffee plants exposed to bright light. *Journal of Experimental Botany*, 44(262):893-899.
- OSBORNE, B.A.; CLABBY, G.T.; HORSLEY, D.; NOLAN, P.F. 1994. Is acclimation required for success in high light environment? A case study using *Mycelis muralis* (L.) Dumort (Asteraceae).
- PARROTA, J.A.; KNOWLES, O.H. 1999. Restoration of tropical moist forest on bauxite mined lands in Brazilian amazon. *Rest. Ecol.* 7:103-116.
- PERI, P.L.; MOOT, D.J.; McNEIL, D. 2005. Modelling photosynthetic efficiency (α) for the light-response curve of cocksfootleaves grown under temperate field conditions. *Europ. J. Agronomy* 22:277-292.
- POOTER, H.; EVANS, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116:26-37.
- POPMA, J. & F. BONGERS. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology* 7:85-97.
- PORTES, M.T.; DAMINELI, D.S.C.; RIBEIRO, R.V.; MONTEIRO, J.A.F.; SOUZA, G.M. 2010. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. Compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environment. *Braz. J. Biol.* 70(1):75-83.
- RALPH, P.J.; GADEMANN, R. 2005. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany* 82:222-237.

- RASCHER, U., LIEBIG, M., LUTTGE, U. 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment* 23: 1397-1405.
- RIBEIRO, R.V.; SOUZA, G.M.; OLIVEIRA, R.F.; MACHADO, E.C. 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasil. Bot.* 28(1):149-161.
- ROZENDAAL, D.M.A.; HURTADO, V.H.; POOTER, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with demand and adult stature. *Functional Ecology* 20:207-216.
- SANCHÉZ-GOMES, D.; ZAVALA, M.A.; VALLADARES, F. 2006c. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologia* 30:322-32.
- SANCHES, M.C.; VÁLIO, I.F.M. 2008. Photosynthetic response of two tropical ;iana species grown under different irradiances. *Photosynthetica* 46(4):557-566.
- SANTOS, U.M.Jr.; GONÇALVES, J.F.C.; FELDPAUSCH. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management* 226:299-309.
- SHARKEY, T.S.; BERNACCHI, C.J.; FARQUHAR, G.D.; SINGSAAS, E.L. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide curves for C3 leaves. *Plant, Cell and Environment* 30:1035-1040.
- SILVESTRINI, M. 2000. Tese apresentada ao Instituto de Biiologia da Universidade Estadual de Campinas para obtenção do título de Mestre em Ecologia.
- SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V.; OLIVEIRA, R.F.; MACHADO, E.C. 2005. Network connectance autonomy analyses of the photosynthetic apparatus in tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasil. Bot.* 28(1):47-59.
- SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V.; PRADO, C.H.B.A.; DAMINELI, D.S.C.; SATO, A.M.; OLIVEIRA, M.S. 2009. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. *Ecological Complexity* 6:15-26.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S., BAZZAZ, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 162-186.

- SULTAN, S.E. 1992. What has survived of Darwin's theory? Phenotypic plasticity and the neo-darwinism legacy. *Evolutionary Trends in Plants* 6:61-71.
- SULTAN, S.E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44:363-383.
- TOY, T.J.; GRIFFITH, J.J.; RIBEIRO, C.A.A.S. 1989. Planejamento a longo prazo da revegetação para o fechamento de minas a céu aberto no Brasil. *Revista Árvore*, 25(4):487-499.
- VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K. & PEARCY, R. W. 2000. Plastic Phenotypic Response to Light of 16 Congeneric Shrubs from a Panamanian Rainforest. *Ecology*, 81(7): 1925-1936.
- VALLADARES, F.; ARRIETA, S.; ARANDA, I.; LORENZO, D.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; TENA, D.; SUÁREZ, F.; PARDOS, J.A.L. 2005. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology* 25:1041-1052.
- VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D. & ZAVALA, M. A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94: 1103–1116.
- VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 29:237-57.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- WALTERS, R. G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany* 56 (411): 435–447.
- WELLBURN, A.R. 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144:307-313.
- WYKA, T.; ROBAKOWSKI, P. 2008. Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. *Photosynth Res* 95:87-99.
- YAMASHITA N., ISHIDA A., KUSHIMA H. & TANAKA N. 2000. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia* 125: 412–419.

7. ANEXOS

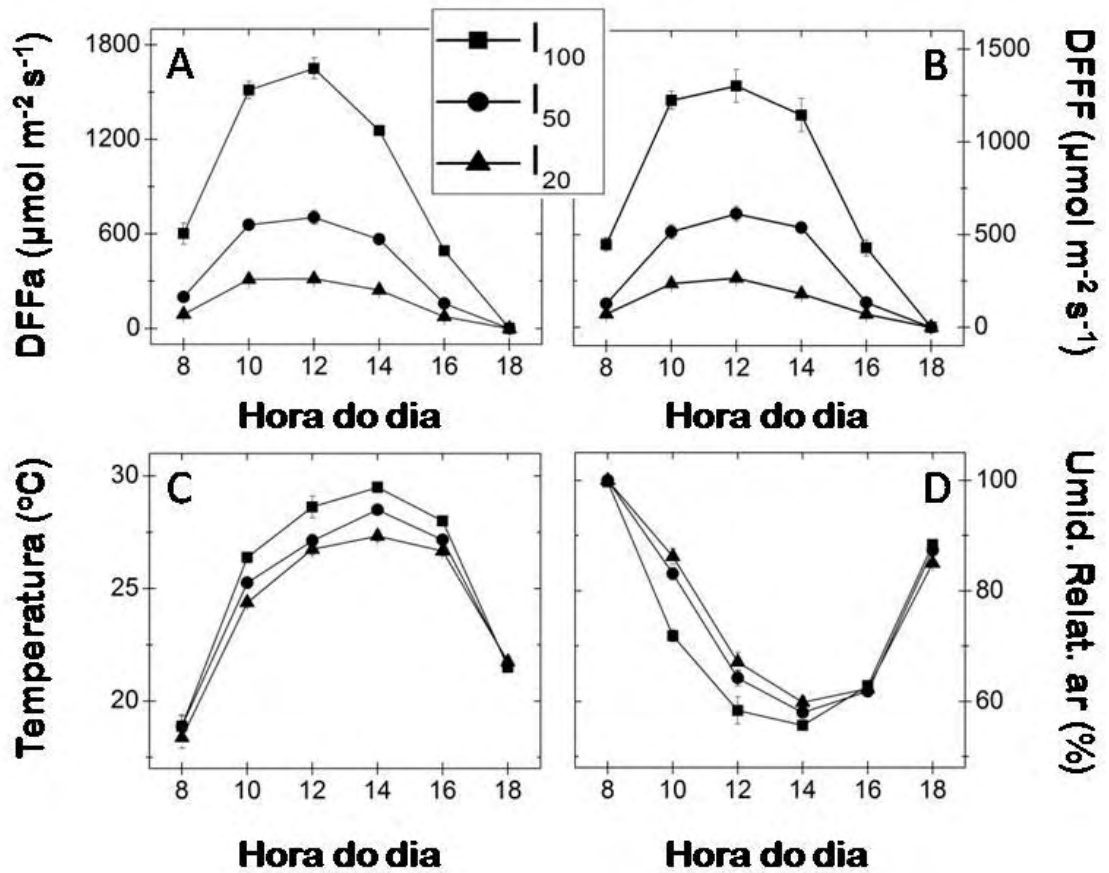


Figura 1 - Curso médio diário da radiação global (A), da radiação fotossinteticamente ativa (B), da temperatura do ar (C) e da umidade relativa do ar (D), nos três tratamentos de regimes de luz I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena).

Tabela 1 - Rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) em cinco espécies arbóreas da Floresta Atlântica, sob três condições de luminosidade, I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena). Valores representam médias ($n=4$, *s.e.*). As médias seguidas das mesmas letras não diferem entre si, entre tratamentos, pelo teste de Tukey ($P>0,05$).

Espécie	F_v/F_m		
	I_{100}	I_{50}	I_{20}
<i>S. terebinthifolia</i>	0.849 ^a	0.842 ^a	0.846 ^a
<i>J. princeps</i>	0.825 ^a	0.820 ^a	0.832 ^a
<i>P. grandiflorum</i>	0.826 ^a	0.819 ^a	0.830 ^a
<i>H. courbaril</i>	0.629 ^b	0.745 ^a	0.817 ^a
<i>L. pisonis</i>	0.761 ^b	0.828 ^a	0.828 ^a

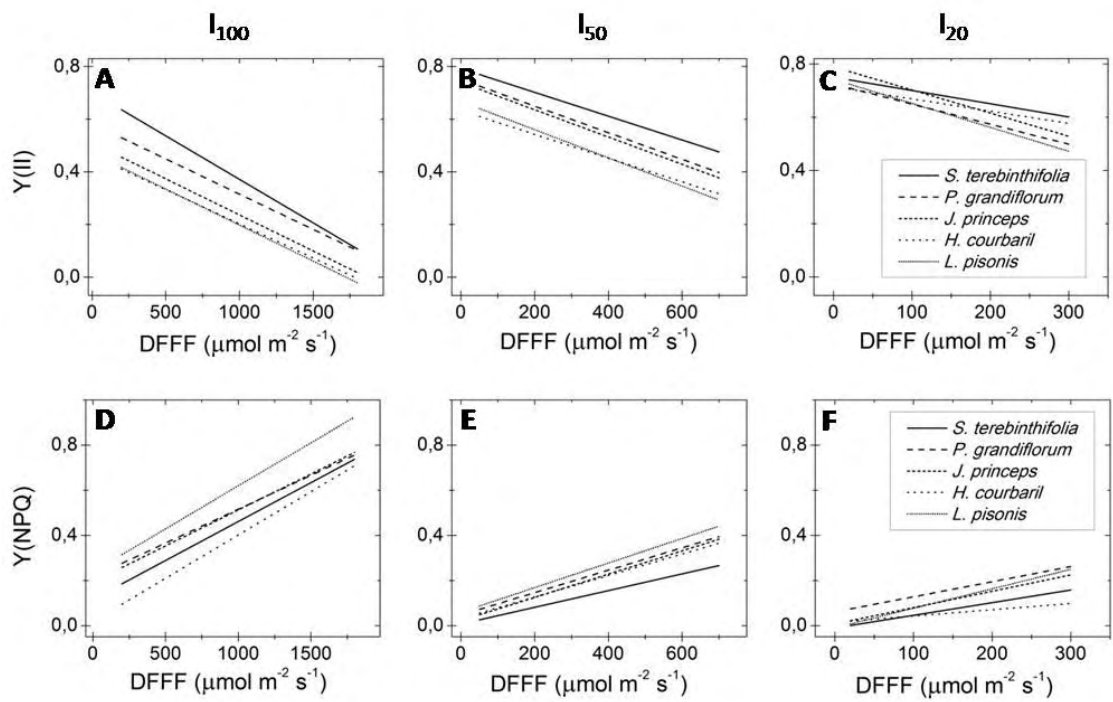


Figura 2 – Correlação linear entre a radiação luminosa, DFFF, e o rendimento quântico efetivo do fluxo linear de elétrons do FSII, Y(II) (A,B,C) e entre a radiação luminosa, DFFF, e o rendimento quântico da dissipação térmica de energia no FSII, Y(NPQ) (D,E,F) em cinco espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, sob três condições de luminosidade, I₁₀₀ (pleno sol), I₅₀ (50% da radiação plena) e I₂₀ (20% da radiação plena).

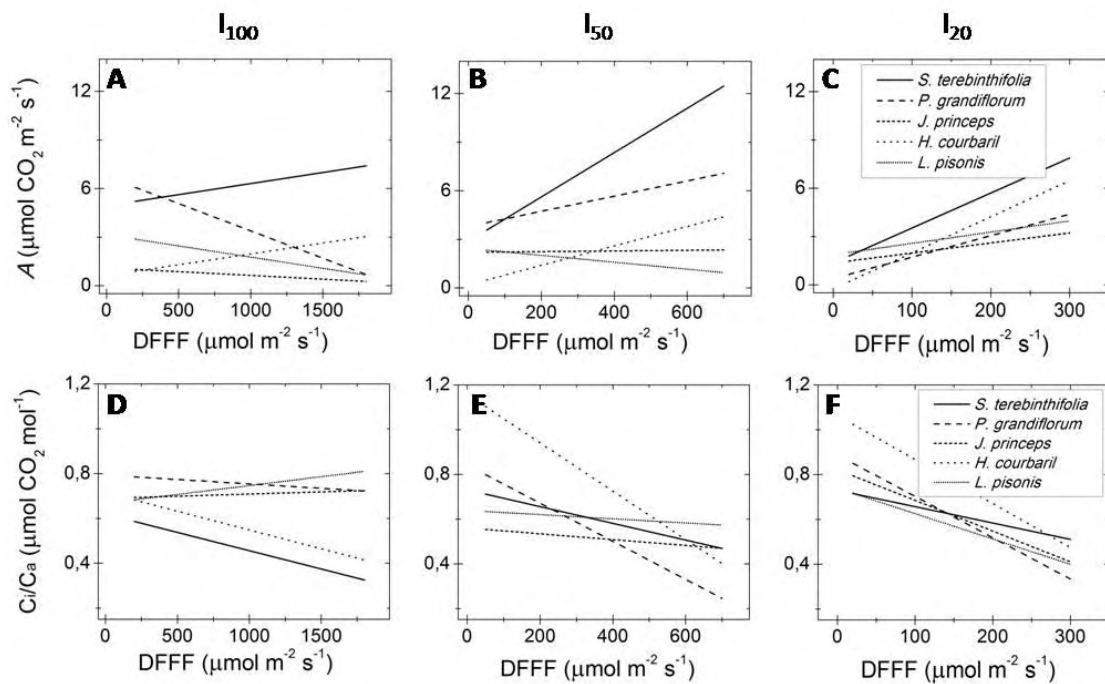


Figura 3 – Correlação linear entre a radiação luminosa, DFFF, e a taxa fotossintética, A (A,B,C) e entre a radiação luminosa, DFFF, e a razão da concentração interna e externa de CO_2 , C_i/C_a (D,E,F) em cinco espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, sob três condições de luminosidade, I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena).

Tabela 2 – Coeficientes de correlação linear entre a radiação luminosa, DFFF, e o rendimento quântico efetivo do fluxo linear de elétrons do FSII, Y(II), o rendimento quântico da dissipação térmica de energia no FSII, Y(NPQ), a taxa fotossintética, A, e a razão da concentração interna e externa de CO₂, Ci/Ca, em cinco espécies arbóreas da Floresta Atlântica, sob três condições de luminosidade, I₁₀₀ (pleno sol), I₅₀ (50% da radiação plena) e I₂₀ (20% da radiação plena).

Espécie	Tratamento	Coeficiente de Correlação			
		Y(II) x DFFF	Y(NPQ) x DFFF	A x PAR	Ci/Ca x DFFF
<i>S. terebinthifolia</i>	I ₂₀	* -0,94	* 0,97	* 0,84	-0,73
<i>P. grandiflorum</i>		-0,72	0,60	0,61	* -0,91
<i>J. princeps</i>		* -0,83	* 0,77	0,50	* -0,85
<i>H. courbaril</i>		* -0,99	* 0,98	* 0,95	-0,79
<i>L. pisonis</i>		* -0,93	* 0,92	0,46	-0,62
<i>S. terebinthifolia</i>	I ₅₀	* -0,98	* 0,94	* 0,88	* -0,89
<i>P. grandiflorum</i>		* -0,89	0,80	0,27	-0,87
<i>J. princeps</i>		-0,91	0,83	0,03	-0,21
<i>H. courbaril</i>		* -0,98	* 0,99	* 0,90	-0,73
<i>L. pisonis</i>		* -0,79	* 0,89	-0,44	* -0,18
<i>S. terebinthifolia</i>	I ₁₀₀	* -0,89	* 0,88	0,15	-0,64
<i>P. grandiflorum</i>		* -0,77	* 0,76	-0,61	-0,24
<i>J. princeps</i>		-0,98	0,98	-0,36	0,11
<i>H. courbaril</i>		* -0,99	* 1,00	0,81	-0,68
<i>L. pisonis</i>		* -0,96	* 0,96	-0,47	0,69

Valores precedidos de “*” indicam correlação significativa (p<0,05)

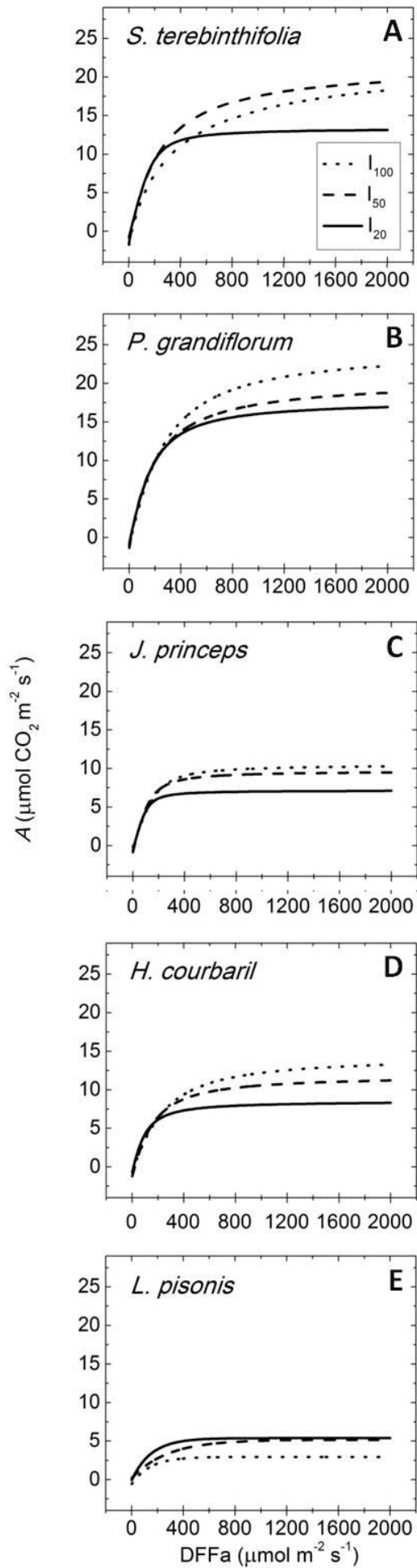


Figura 4 - Curvas da taxa fotossintética líquida, A , em resposta à intensidade da radiação luminosa, DFFa, em cinco espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, sob três condições de luminosidade, I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena).

Tabela 3 – Características fisiológicas e índice de plasticidade (RDPI) da folha de cinco espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, sob três condições de luminosidade, I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena). As médias, na mesma linha, para cada espécie, seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si, entre os ambientes luminosos, pelo teste de identidade de modelos para A_{max} , α , Rd, V_{cmax} e J e pelo teste de Tukey para as demais características ($P>0,05$).

PARÂMETRO	ESPÉCIE																			
	<i>S. terebinthifolia</i>				<i>P. grandiflorum</i>				<i>J. princeps</i>				<i>H. courbaril</i>				<i>L. pisonis</i>			
	I_{100}	I_{50}	I_{20}	RDPI	I_{100}	I_{50}	I_{20}	RDPI	I_{100}	I_{50}	I_{20}	RDPI	I_{100}	I_{50}	I_{20}	RDPI	I_{100}	I_{50}	I_{20}	RDPI
A_{max}	23.9 ^a	23.0 ^a	14.9 ^b	0.17	25.6 ^a	21.8 ^a	18.6 ^b	0.11	10.7 ^a	10.6 ^a	7.8 ^a	0.10	15.0 ^a	13.1 ^a	9.3 ^b	0.16	3.5 ^b	5.1 ^a	6.1 ^a	0.15
α	0.08 ^a	0.09 ^a	0.07 ^a	0.09	0.08 ^a	0.10 ^a	0.08 ^a	0.09	0.05 ^a	0.07 ^a	0.06 ^a	0.11	0.05 ^a	0.07 ^a	0.07 ^a	0.13	0.02 ^a	0.03 ^a	0.05 ^a	0.23
Rd	1.7 ^a	1.5 ^a	0.8 ^a	0.24	1.1 ^a	1.3 ^a	0.8 ^a	0.17	0.2 ^a	0.9 ^a	0.6 ^a	0.44	0.7 ^a	1.2 ^a	0.7 ^a	0.20	0.6 ^a	0.1 ^b	0.2 ^b	0.48
V_{cmax}	104.1 ^a	85.7 ^b	73.1 ^c	0.12	173.5 ^a	225.8 ^b	122.7 ^c	0.20	160.8 ^a	209.8 ^b	228.5 ^c	0.12	338.6 ^a	126.3 ^c	135.6 ^b	0.31	30.7 ^c	28.6 ^b	76.1 ^a	0.31
J	133.8 ^a	101.7 ^b	73.9 ^c	0.19	135.8 ^a	126.7 ^a	107.9 ^b	0.08	139.7 ^a	126.4 ^a	110.4 ^a	0.08	167.6 ^a	124.5 ^a	123.9 ^b	0.10	49.0 ^c	44.9 ^b	79.2 ^a	0.19
Chl (a+b) mg g ⁻¹	2.9 ^b	2.8 ^b	5.0 ^a	0.18	3.0 ^a	3.3 ^a	3.7 ^a	0.06	2.3 ^c	3.0 ^b	3.3 ^a	0.12	1.7 ^a	2.6 ^a	2.7 ^a	0.15	1.6 ^c	4.0 ^b	5.2 ^a	0.37
Chl a/b	3.0 ^a	2.8 ^b	2.6 ^b	0.05	3.0 ^a	2.7 ^b	2.6 ^b	0.05	1.3 ^b	1.5 ^a	1.6 ^a	0.05	1.9 ^a	1.8 ^b	1.8 ^c	0.02	1.6 ^a	1.6 ^a	1.5 ^a	0.01
Chl(a+b)/Carot	18.5 ^a	21.7 ^a	21.5 ^a	0.05	5.4 ^a	7.5 ^a	7.7 ^a	0.12	4.4 ^c	7.0 ^b	10.1 ^a	0.27	10.0 ^c	10.4 ^b	13.2 ^a	0.10	7.6 ^c	11.3 ^b	12.4 ^a	0.16
N (mg g ⁻¹)	23.1 ^b	26.6 ^b	31.5 ^a	0.10	30.1 ^a	27.7 ^b	22.5 ^c	0.10	23.1 ^b	33.6 ^a	36.7 ^a	0.16	24.9 ^a	25.7 ^a	24.5 ^a	0.07	19.5 ^a	20.3 ^a	24.2 ^a	0.26

CAPÍTULO 2

PLASTICIDADE MORFOANATÔMICA FOLIAR DE ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS DE DIFERENTES GRUPOS SUCESSIONAIS SOB UM GRADIENTE DE LUZ

RESUMO

Com o intuito de contribuir para o melhor entendimento sobre o comportamento biológico das espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica e subsidiar os programas de recuperação da cobertura vegetal nativa, este estudo avaliou a plasticidade morfoanatômica das espécies exigentes em luz, *Schinus terebinthifolia* Raddi., *Pseudobombax grandiflorum* e *Joannesia princeps* e das espécies tolerantes à sombra, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* e *Lecythis pisonis* CAMB. As espécies foram cultivadas sob três condições de irradiância, I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena). As características morfoanatômicas foliares avaliadas foram a área e a massa seca da folha, a área foliar específica, a densidade estomática, a espessura total da lâmina foliar e a porcentagem de contribuição dos parênquimas paliçádico e lacunoso para esta espessura, a razão paliçádico/lacunoso, a área da nervura central e a porcentagem dos tecidos de sustentação na nervura e, finalmente, o número e a área dos vasos condutores do xilema. Partiu-se da premissa de que as espécies tolerantes à sombra comumente exibem menor plasticidade fenotípica, quando cultivadas sob diferentes irradiâncias, em comparação com espécies exigentes em luz. No entanto, os resultados mostraram que a flexibilidade de ajustes morfoanatômicos em resposta às mudanças no regime de luz do ambiente não está, necessariamente, relacionada ao grupo sucessional da espécie, sugerindo a existência de um terceiro grupo intermediário de espécies e corroborando com a hipótese de um *continuum* de respostas ecofisiológicas ao longo dos gradientes de luz existentes nas florestas tropicais.

ABSTRACT

MORPHOANATOMICAL LEAF PLASTICITY OF TROPICAL WOOD SPECIES FROM DIFFERENT SUCCESSIONAL GROUPS UNDER A LIGHT GRADIENT

In regard to the need of knowledge about the biological behavior of native Atlantic Forest wood species to assist the success of native vegetation cover recovery

programs, this study evaluated the morphoanatomical plasticity of light demanding species, *Schinus terebinthifolia* Raddi., *Pseudobombax grandiflorum* and *Joannesia princeps*, and of shade tolerant species, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* e *Lecythis pisonis* CAMB. These species were cultivated under three irradiance conditions, I_{100} (direct sunlight), I_{50} (50% direct sunlight radiation) e I_{20} (20% direct sunlight radiation). The leaf morphoanatomical characteristics evaluated were leaf area and leaf dry mass, specific leaf area, stomatal density, leaf thickness and the percentage contribution of palisade and spongy parenchyma to leaf thickness, palisade/spongy ratio, the midrib area and the percentage of collenchyma and sclerenchyma tissues and, finally, mean number and area of xylem vessels. The study starting point was the hypothesis that shade tolerant species usually show less phenotypic plasticity when cultivated under different irradiance conditions, comparing to light demanding species. However, the results of this study showed that the morphoanatomical adjustment flexibility in response to light regime changes is not necessarily related to species successional group, suggesting the existence of a third intermediary group of species and corroborating to the hypothesis of a physiological response *continuum* through the light gradients of tropical forests.

1. INTRODUÇÃO

A Floresta Atlântica está entre os cinco ecossistemas terrestres mais ameaçados do mundo e que apresentam maior porcentagem de diversidade e endemismo (Mittermeyer *et al.*, 2000). Portanto, existe a prioridade para a conservação dos fragmentos remanescentes deste ecossistema, como também para a recuperação das regiões degradadas que não possuem grau de resiliência suficiente para auto-regeneração (Mittermeyer *et al.*, 2000; Carpanezzi, 2005). No entanto, tem sido observado que o sucesso de muitos programas de recuperação da cobertura florestal nativa da Floresta Atlântica tem sido comprometido devido ao reduzido conhecimento sobre o comportamento biológico das espécies vegetais (Toy *et al.*, 1989; Dias & Griffith, 1998; Kageyama & Gandara, 2005; Barbosa, 2006).

Nas florestas tropicais, a luz é um fator ambiental bastante heterogêneo, capaz de influenciar o crescimento, a sobrevivência e as interações competitivas da comunidade vegetal (Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Naidu & DeLucia, 1998). Gradientes contrastantes de luz ocorrem entre as folhagens da copa de um indivíduo e entre as copas de vários indivíduos, de maneira que todas as plantas são expostas a certo grau de sombreamento ao longo de sua vida. Por outro lado, as plantas que crescem no interior de uma floresta tropical

estão sujeitas a freqüentes aumentos na intensidade da radiação luminosa devido aos breves fachos de luz direta que atravessam constantemente as lacunas do dossel e devido a abertura de clareiras causadas eventualmente pela queda de galhos ou de outras plantas (Gandolfi, 2003). Embora a luz seja um recurso essencial para as plantas, tanto a baixa disponibilidade quanto o excesso, podem limitar o desempenho fotossintético (Givnish, 1988; Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Gandolfi, 2003). Em resposta, as espécies arbóreas desenvolvem “folhas de sol” e “folhas de sombra” como uma maneira de se ajustarem às diferentes condições de radiação luminosa.

O processo pelo qual as plantas são capazes de se ajustar às novas condições impostas pelo ambiente é chamado de aclimação (Chazdon, 1996; Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996). A aclimação é um processo que envolve um conjunto complexo de mudanças fisiológicas, bioquímicas e estruturais nas folhas e nos cloroplastos (Murchie & Horton, 1997; Yano & Terashima, 2001). A flexibilidade com que as plantas são capazes de induzir este processo de ajustes e de expressar diferentes fenótipos, de acordo as diferentes condições ambientais, depende do seu genótipo. Esta flexibilidade de resposta é chamada de plasticidade fenotípica (Chazdon, 1996; Krause *et al.*, 2001; Valladares *et al.*, 2006).

Anatomicamente, as folhas de sol apresentam como resposta ao ambiente de maior irradiância maior espessura foliar, com parênquima paliçádico mais desenvolvido e mesofilo com maior área de superfície em contato com o espaço intercelular (Ogushi *et al.*, 2005; 2006). As folhas de sol apresentam, também, aumento da relação massa foliar/área foliar e maior densidade estomática (Esau, 1977; Björkman, 1981; Givnish, 1988). Além disso, folhas de sol apresentam comumente menor empilhamento dos tilacóides, enquanto folhas de sombra possuem cloroplastos quase que completamente preenchidos por membranas com pilhas granais de grandes proporções, com mais de 100 tilacóides por *granum* (Björkman, 1981; Anderson, 1986; Anderson & Osmond, 1987).

A produção de novas folhas com características estruturais diferentes é uma das estratégias primárias que as plantas apresentam em resposta às mudanças nas condições luminosas do ambiente. Variações na estrutura foliar podem afetar a função da planta em pelo menos três maneiras diferentes. Primeiro, a anatomia foliar, particularmente a densidade estomática e o formato e a extensão dos espaços intercelulares do mesofilo, pode afetar a resistência às trocas gasosas, limitando conseqüentemente a assimilação fotossintética. Segundo, o tamanho da folha pode influenciar o conteúdo e a distribuição de pigmentos, por unidade de área, e determinar a eficiência da captura da luz pelas folhas e da fotossíntese. Finalmente, a rigidez das folhas pode reduzir a susceptibilidade da planta ao ataque de herbívoros, aumentando a longevidade e o

balanço de carbono da planta (Lee *et al.*, 2000). Neste sentido, estudos sobre as contribuições da estrutura morfoanatômica das folhas para a fotossíntese e para o crescimento das plantas podem ajudar na compreensão dos diferentes padrões de resposta observados entre as espécies vegetais e no melhor entendimento sobre os grupos ecológicos.

Os ajustes envolvidos no processo de aclimação aos diferentes regimes de luz são desencadeados por mecanismos de sinalização a partir da percepção da planta à variação da radiação luminosa no ambiente. Vários mecanismos sensoriais à luz já foram descritos até hoje, como os fitocromos, o estado redox do *pool* de plastoquinona nas membranas do tilacóide e a concentração de fotoassimilados. Entretanto, os mecanismos responsáveis pela regulação da diferenciação entre folhas de sol e de sombra ainda não foram totalmente esclarecidos (Yano & Terashima, 2001).

Estudos já mostraram que tanto a intensidade da radiação luminosa quanto a concentração de CO₂ ao redor das folhas completamente expandidas e maduras, são capazes de influenciar, da mesma maneira, o desenvolvimento do parênquima paliçádico e a densidade estomática das folhas ainda em desenvolvimento (Thomas & Harvey, 1983; Leadley *et al.*, 1987; Lake *et al.*, 2001). Essas observações suscitam a hipótese de que a concentração de fotoassimilados seja o provável fator desencadeador do sinal para a diferenciação entre folhas de sol e de sombra nas folhas em desenvolvimento.

Yano e Terashima (2001) demonstraram que a anatomia das folhas em desenvolvimento de *Chenopodium album* é regulada por sinais transduzidos das folhas já maduras em resposta ao regime de luz vivenciado por estas, e não, pelo regime luminoso vivenciado pelas folhas em desenvolvimento. Neste estudo foi demonstrado que além do desenvolvimento das folhas novas, a direção da divisão celular também é definida pelo ambiente luminoso vivenciado pelas folhas maduras. Por outro lado, o desenvolvimento dos cloroplastos parece ser independente da diferenciação anatômica e regulado por sinais desencadeados diretamente por fatores do ambiente, como o regime luminoso local ao redor da lâmina foliar, podendo ocorrer tanto nas folhas em desenvolvimento quanto, mais restritamente, nas folhas maduras (Yano & Terashima, 2001; Oguchi, 2003; Walter, 2005).

O sucesso da aclimação aos novos regimes de luz depende da complementação entre os ajustes fisiológicos e anatômicos da folha (Givnish, 1988; Chazdon *et al.*, 1996). No entanto, mudanças anatômicas em resposta às mudanças na irradiância, normalmente, requerem produção de novos tecidos. Portanto, após as folhas terem expandido completamente, as modificações anatômicas são possíveis somente nas próximas folhas novas ou mesmo na próxima estação de crescimento. Em folhas completamente maduras, mudanças são possíveis, somente na alocação de

nitrogênio, no conteúdo de proteínas e pigmentos e na organização interna dos cloroplastos (Wyka *et al.*, 2008). A aclimatação de folhas maduras à mudança no regime de luz se baseia principalmente em ajustes bioquímicos e fisiológicos (Bazzaz, 1996; Naidu & DeLucia, 1998; Guo *et al.* 2006). Entretanto, já é questionável se é possível ocorrer a completa expressão da aclimatação luminosa na ausência de ajustes anatômicos (Ogushi, 2003; Frak *et al.*, 2001).

A amplitude dos ajustes em resposta às mudanças no ambiente é chamada de plasticidade fenotípica (Valladares & Niinemets, 2008). A plasticidade fenotípica depende dos limites genéticos inerentes a cada espécie para alterar o fenótipo e das condições ambientais disponíveis para custear os gastos energéticos envolvidos nesta alteração (Chambel *et al.*, 2005).

As espécies tolerantes à sombra, que colonizam permanentemente os ambientes do sub-bosque, onde o fluxo de recursos costuma ser baixo e constante, apresentam em geral, uma estratégia mais conservativa, com maior investimento na estocagem de energia, baixa plasticidade fenotípica e padrão de crescimento mais lento (Chambel *et al.*, 2005; Valladares & Niinemets, 2008). Já as espécies exigentes em luz, que colonizam regiões de clareira e bordas da floresta, onde as condições ambientais prevalecentes são mais heterogêneas e instáveis, apresentam comumente um espectro de respostas mais amplo e se aclimatam mais rapidamente às mudanças no ambiente (Bazzaz & Picket, 1980; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996). Portanto, espécies tolerantes à sombra comumente exibem menor plasticidade fenotípica, quando cultivadas sob diferentes irradiâncias, em comparação com espécies exigentes em luz (Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Valladares *et al.*, 2005). Segundo Bazzaz & Picket (1980), a plasticidade e o potencial de aclimatação de uma dada espécie, a diferentes ambientes luminosos, estão relacionados com o padrão de variabilidade das condições ambientais em seu habitat natural e intimamente relacionados ao grupo sucessional ao qual a espécie pertence.

Entretanto, evidências crescentes indicam que as espécies exigentes em luz, como espécies tolerantes à sombra, são capazes de exibir grande plasticidade morfoanatômica, 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).

Nesse sentido, o objetivo deste estudo foi o de avaliar a plasticidade morfoanatômica de espécies arbóreas tropicais da Floresta Atlântica, pertencentes a grupos sucessionais distintos, em resposta a um gradiente de luz. Como hipótese inicial, esperou-se que as espécies exigentes em luz apresentassem maior plasticidade fotossintética em comparação às espécies tolerantes à sombra.

MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo, material vegetal e delineamento experimental

O estudo foi conduzido na Unidade de Crescimento de Plantas (UCP), do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Minas Gerais, Brasil, entre o período de janeiro a junho de 2009.

Foram escolhidas cinco espécies arbóreas da Floresta Atlântica, de estágios sucessionais diferentes e comuns no Estado de Minas Gerais e nas formações Florestais Estacionais Semidecíduais Montana e Submontana (Veloso *et al.*, 1991), predominante na região onde foi conduzido o experimento. A escolha das espécies foi determinada entre aquelas mais utilizadas nos programas de recuperação de áreas degradadas e que têm apresentado maior sucesso nos projetos de recuperação do Centro de Pesquisa e Conservação do Quadrilátero Ferrífero da Companhia Vale do Rio Doce, fornecedor das mudas. A classificação ecológica das espécies escolhidas foi feita com base na literatura (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006) e no conhecimento empírico popular.

Dentre as espécies escolhidas, três são espécies exigentes em luz, *Schinus terebinthifolia* Raddi. (Anacardiaceae), *Pseudobombax grandiflorum* (Malvaceae) e *Joannesia princeps* (Euphorbiaceae) e duas são espécies tolerantes à sombra, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Leguminosae Caesalpinoideae) e *Lecythis pisonis* CAMB (Lecythidaceae).

As espécies *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *J. princeps* são comumente encontradas nas vegetações pioneiras e secundárias iniciais de uma variedade de formações, como Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Semidecidual, Cerrado, Restinga e até em Manguezais, como é o caso de *S. terebinthifolia*. As três espécies são comumente recomendadas na recuperação de áreas degradadas, pois apresentam, em geral, crescimento rápido no campo, grande produção de folhas de fácil decomposição, além de possuírem atrativos para a fauna, como flores melíferas e frutos que são muito procurados por pássaros e mamíferos, que comem a polpa dos frutos e dispersam as sementes (Barros & Brandi, 1975; Carneiro *et al.*, 1996; Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006).

As espécies *H. courbaril* e *L. pisonis* são encontradas mais restritamente nas vegetações em estágios sucessionais tardios das formações da Floresta Ombrófila Densa e da Floresta Estacional Semidecidual. Ambas as espécies possuem valor econômico, pois fornecem madeira de ótima qualidade e frutos e sementes comestíveis, muito procurados pela fauna silvestre (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006).

Indivíduos com idade média de dois meses foram transplantados para vasos plásticos contendo cinco litros de solo e estabelecidos nos tratamentos. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com três tratamentos, I₁₀₀ (pleno sol), I₅₀ (50% da radiação plena) e I₂₀ (20% da radiação plena) e com quatro repetições por espécie.

O sombreamento artificial foi proporcionado por cobertura com tela sombrite. Todas as plantas receberam, ao longo de todo o experimento, suprimento nutricional e irrigação até a saturação do solo. As condições microclimáticas, ao longo de todo o experimento, foram monitoradas por sensores de radiação luminosa global e fotossinteticamente ativa, sensores de temperatura do ar e de umidade relativa do ar, nos três tratamentos de luminosidade.

Em todas as unidades experimentais, as avaliações foram iniciadas somente após quatro meses de exposição do material vegetal às condições ambientais dos tratamentos, quando foi observado o aparecimento de, pelo menos, um par de folhas novas e completamente expandidas nas condições de luminosidade experimental.

2.2. Características avaliadas

O material vegetal utilizado na avaliação da plasticidade morfoanatômica foi coletado a partir de folhas completamente expandidas, situadas no terço médio das plantas e que não apresentavam sinais de herbivoria e ataque de patógenos ou sinais de senescência.

2.2.1. Área foliar, massa seca e área foliar específica

A área foliar foi calculada com o auxílio do equipamento “Area Meter MK2” acoplado ao “Delta T” (Durwell, Cambridge, England). A massa seca foi obtida a partir da desidratação das folhas ou folíolos, em estufa à 75°C, por 72 horas e pesagem em balança de precisão após a completa secagem do material vegetal. A área foliar específica (SLA) foi, então, calculada a partir da razão entre a área foliar e a massa seca das mesmas folhas, ou folíolos.

2.2.2. Anatomia quantitativa foliar

As folhas coletadas foram fixadas em FAA₅₀, por 48 horas e, posteriormente, estocadas em etanol 70%, segundo Johansen (1940). De cada folha, foi retirada uma amostra (25 mm²) da região mediana, compreendendo a nervura central, e incluída em metacrilato (Historesin - Leica), de acordo com as recomendações do fabricante. O material incluído foi seccionado transversalmente com 5 µm de espessura em micrótomo rotativo de avanço automático modelo

RM-2155 (Leica Microsystems Inc, Deerfield, USA). As seções transversais foram coradas com azul de toluidina (O'Brien et al., 1964) e montadas sob lamínula com resina sintética (Permount).

Para a análise da superfície foliar, foi utilizada a técnica de impressão da epiderme com adesivo instantâneo (éster de metacrilato/Super-Bonder®).

Os materiais foram fotografados em fotomicroscópio, modelo AX-70 TRF (Olympus Optical, Tokyo, Japan), equipado com sistema U-Photo, e as imagens digitalizadas foram analisadas com o auxílio do software Image Pro-Plus 4.5 (Media Cybernetics, Inc., USA).

Foram medidas as seguintes características:

- a) Em seção transversal da região intervenal foram medidos a espessura total do limbo foliar, a espessura das epidermes adaxial e abaxial, da hipoderme quando presente e a espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso. Com os valores obtidos foram calculados a contribuição, em porcentagem, dos parênquimas paliçádico e lacunoso, para a espessura total da lâmina foliar e a razão entre estes dois parênquimas (Paliçádico/Lacunoso).
- b) Em seção transversal da nervura principal, foram medidas a área total da nervura e a área ocupada pelos tecidos de sustentação, esclerênquima e colênquima. Com os resultados, foi calculada a porcentagem dos tecidos de sustentação, em relação à área total da nervura. Além disso, foi contado o número de vasos condutores do xilema e calculada a área média do lúmen dos vasos condutores.
- c) Em superfície, foi contado o número de estômatos de dez campos de observação e a média foi dividida pela área do campo de observação para o cálculo da densidade estomática.

2.3. Índice de plasticidade

O índice de plasticidade (IP), associado às características morfoanatômicas analisadas, foi calculado de acordo com Valladares *et al.* (2006) (Eq. 7). Este índice, varia de 0 a 1 e é baseado na distância relativa (IR) entre os valores dos tratamentos (RDPI).

$$RDPI = \frac{\sum (d_{ij \rightarrow i'j'})}{(x_{i'j'} + x_{ij})} / n \quad (\text{Eq. 7})$$

Em que *i* refere-se aos tratamentos, *j* às repetições e *n* ao tamanho da população. $d_{ij \rightarrow i'j'}$ é a distância relativa entre os tratamentos com os valores das repetições tomados aos pares, com *i* diferentes de *i'* e valor absoluto obtido pela diferença $x_{i'j'} - x_{ij}$. Portanto, a distância relativa $d_{ij \rightarrow i'j'}$

é definida como $d_{ij} \rightarrow x_{ij} / (x_{i \cdot} + x_{\cdot j})$ para todos os pares de repetições dos tratamentos associados aos diferentes níveis de irradiância.

2.4. Análise estatística

Os dados obtidos na determinação do conteúdo de pigmentos foram submetidos à análise de variância e a comparação das médias foi realizada pelo teste de Tukey (5% de probabilidade para o erro tipo I).

As análises estatísticas foram realizadas empregando os programas Microsoft Office Excel, (Microsoft, 2007) e SAS System v 9.0 (SAS Institute Inc., licenciado para a Universidade Federal de Viçosa no ano de 2010).

2. RESULTADOS

3.1. Plasticidade morfológica

3.1.1. Área foliar, matéria seca e área foliar específica

Ajustes na área foliar foram observados nas espécies *H. courabril* e *L. pisonis*, sendo essa última a espécie que apresentou maior plasticidade para esta característica (RDPI 0,32), com redução de 1,3 a 2,6 vezes na área foliar com o aumento da irradiância (Tabela 2).

As maiores áreas foliares foram obtidas em *P. grandiflorum* e *J. princeps*, em todos os tratamentos. Porém, nestas espécies, não foram observadas diferenças significativas no tamanho das folhas entre os ambientes luminosos.

Na maioria das espécies foi observada redução da área foliar específica (SLA) em resposta ao aumento da irradiância, com exceção da espécie *L. pisonis*, a qual não apresentou diferença significativa para este parâmetro entre os ambientes luminosos.

S. terebinthifolia apresentou a maior plasticidade de ajuste em SLA em resposta à variação no regime de luz (RDPI 0,40), com redução de 1,3 a 3,6 vezes deste parâmetro com o aumento da irradiância. A redução em SLA na espécie *S. terebinthifolia* foi acompanhada pela redução da área foliar (de 1,1 a 1,4 vezes) e, principalmente, pelo incremento na massa seca das folhas (de 2,0 a 2,6 vezes).

3.2. Plasticidade anatômica

3.2.1. Região intervenal

Todas as espécies apresentaram estômatos somente na face abaxial da folha. Além disso, na maioria delas, com exceção da espécie *J. princeps*, foi observado o aumento da densidade estomática, em resposta ao aumento da irradiância. A espécie *L. pisonis* que apresentou a maior plasticidade para a área foliar, também apresentou a maior plasticidade para a densidade estomática (*RDPI* 0,21), com redução de 1,6 a 1,9 vezes.

A superfície foliar das cinco espécies arbóreas nativas, sob as três condições de luminosidade (I_{100} , I_{50} e I_{20}), estão representadas na Figura 1.

As secções transversais da folha das cinco espécies arbóreas nativas, sob as três condições de luminosidade (I_{100} , I_{50} e I_{20}) estão representadas na Figura 2.

As camadas epidérmicas adaxial e abaxial, das cinco espécies estudadas, apresentaram-se unisseriadas e não apresentaram diferença significativa quanto à espessura em relação aos diferentes ambientes luminosos. Na espécie *S. terebinthifolia*, foi observada uma camada de células hipodérmicas logo abaixo da epiderme adaxial, mas esta também não apresentou diferença em espessura em relação aos tratamentos de intensidade de luz. A presença de hipoderme também já foi observada em outros gêneros na família Anacardiaceae, como em *Mangifera*, *Melanorrhoea* e em *Protorhus* (Metcalf & Chalk, 1979).

Nas folhas de sol das espécies *S. terebinthifolia* e *H. courbaril*, obtidas a partir das plantas cultivadas sob maior irradiância (I_{100}), a lâmina foliar apresentou maior espessura e maior razão paliçádico/lacunoso que nas folhas de sombra, obtidas das plantas dos dois tratamentos sombreados (I_{50} e I_{20}) (Tabela 2). Os aumentos na espessura da lâmina foliar e a maior razão paliçádico/lacunoso, observados com o aumento da irradiância, foram acompanhados do aumento na espessura do parênquima paliçádico e da redução na espessura do parênquima lacunoso. A espécie *S. terebinthifolia* apresentou os maiores acréscimos na espessura da lâmina foliar (de 1,5 a 2,9 vezes) e na razão paliçádico/lacunoso (de 1,25 a 3,77 vezes), em decorrência do maior aumento do parênquima paliçádico (de 40,1% a 71,3%) e da marcante redução do parênquima lacunoso (de 2,42% a 120,4%).

O parênquima paliçádico na maioria das espécies apresentou-se como dorsiventral, exceto em *S. terebinthifolia*, o qual se apresentou como dorsiventral e com 1 a 2 camadas de células nos tratamentos I_{50} e I_{20} e como isobilateral no tratamento I_{100} , com 2 a 3 camadas de células na face abaxial e com 1 a 2 camadas na face adaxial. O aumento do número de camadas de células paliçádicas também foi observado em *J. princeps*, no tratamento I_{100} .

S. terebinthifolia também apresentou o maior índice de plasticidade para ajustes na espessura da folha (*RDPI* 0,13) e do mesofilo (*RDPI* 0,40), este, medido pela razão paliç/lacun. A espécie *L. pisonis*, por outro lado, apresentou o menor índice de plasticidade anatômica para estas mesmas características (*RDPI* de 0,06 e 0,13, respectivamente).

3.2.2. *Nervura principal*

O padrão de ajustes no tamanho da nervura principal, em resposta aos ambientes luminosos, apresentou variação entre as espécies. As fotografias de microscopia óptica das seções transversais da nervura principal de folhas das cinco espécies arbóreas nativas, sob as três condições de luminosidade (I_{100} , I_{50} e I_{20}), estão representadas na Figura 3.

Na espécie *L. pisonis*, as folhas submetidas ao nível intermediário de intensidade luminosa (I_{50}) apresentaram as maiores nervuras principais, em termos de área ($P=0,03$). Já na espécie *J. princeps* as maiores nervuras principais foram observadas nas folhas mais sombreadas, no tratamento I_{20} ($P=0,02$). Nas espécies *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *H. courbaril* não foram observadas alterações significativas na área total das nervuras principais entre os ambientes (Tabela 2).

Em todos os casos, o aumento no tamanho da nervura principal foi acompanhado pelo aumento da área média dos vasos condutores do xilema. Em alguns casos, como no das espécies *P. grandiflorum*, *H. courbaril* e *L. pisonis*, o aumento do calibre dos vasos também foi acompanhado pelo aumento do número de vasos condutores. Por outro lado, nas espécies *S. terebinthifolia* e *J. princeps*, o número e a área dos vasos condutores apresentaram uma relação inversa. As folhas mais sombreadas apresentaram um número menor de vasos condutores, porém com calibre maior, enquanto que as folhas submetidas à maior irradiância apresentaram maior número de vasos com calibre médio menor.

Nas espécies *P. grandiflorum*, *J. princeps* e *L. pisonis*, o aumento da nervura principal ocorreu devido principalmente ao aumento na área dos vasos condutores, enquanto que nas espécies *S. terebinthifolia* e *H. courbaril* o aumento ocorreu devido principalmente ao aumento do número de vasos condutores.

Nas espécies *P. grandiflorum* e *H. courbaril* o aumento da nervura principal também pode ser explicada, em parte, pelo aumento dos tecidos de sustentação. Em *P. grandiflorum* o aumento da nervura central foi acompanhado pelo aumento na porcentagem de colênquima (1,2 vezes) e na porcentagem de fibras ao redor do floema (1,1 vezes). Em *H. courbaril* o aumento na nervura principal foi acompanhado somente pelo aumento na porcentagem de colênquima (1,1 vezes). As

espécies *S. terebinthifolia* e *J. princeps* não apresentaram fibras ao redor do floema na nervura principal.

As espécies *J. princeps*, *H. courbaril* e *L. pisonis* apresentaram os maiores índices de plasticidade para ajustes na área da nervura principal (RDPI 0,25; 0,22 e 0,20, respectivamente).

Na nervura principal da maioria das espécies também foi observado a presença de compostos secundários. Em *S. terebinthifolia* foi observado canais resiníferos no floema, uma característica aparentemente comum entre as espécies da família Anacardiaceae. Na espécie *P. grandiflorum* foram observados células secretoras de mucilagem no parênquima de preenchimento e no parênquima clorofiliano, próximo às epidermes, outra característica também muito comum da família Malvaceae, a qual esta espécie pertence. A espécie *J. princeps* apresentou células laticíferas no córtex da nervura principal, assim como também foi observado o acúmulo de látex preenchendo o lúmen dos vasos condutores. Células laticíferas também já foram identificadas em uma variedade de gêneros da família Euphorbiaceae. Em *H. courbaril* foram observadas cavidades secretoras delimitadas por um epitélio distinto. Essas cavidades geralmente contêm material resinífero de coloração amarelada, responsável pelos pontos transparentes observados nas folhas, e já foram descritos para o gênero *Hymenaea*, assim como para outros gêneros da família Leguminosae Caesalpiniaceae, como *Copaifera*, *Eperua*, *Peltogyne*, *Prioria* e *Trachylobium* (Metcalf & Chalk, 1979).

4. DISCUSSÃO

A área foliar específica representa a relação entre a área e a massa seca da folha e é inversamente proporcional à espessura da lâmina foliar. Esta adaptação morfológica é de grande importância, pois permite que a planta seja capaz de regular a penetração da luz no mesófilo (Endres *et al.*, 2010). O aumento da área foliar específica (SLA) em ambientes com pouca disponibilidade de luz, por exemplo, pode maximizar a interceptação da luz, promovendo maior área de superfície para absorção da radiação luminosa ao custo da espessura da folha. O aumento em SLA com ao aumento do sombreamento, ou a redução deste parâmetro com o aumento da irradiância, foi observado na maioria das espécies estudadas, com exceção de *L. pisonis* que, embora tenha apresentado o maior índice de plasticidade para ajustes da área foliar, não apresentou diferença significativa em SLA, entre os ambientes de luz (Tabela 2).

A espécie *S. terebinthifolia* apresentou a maior diferença nos valores de SLA entre os ambientes luminosos e o maior índice de plasticidade para este parâmetro, evidenciando o comportamento pioneiro desta espécie dependente de luz. A maior plasticidade para regular a área

foliar específica, em resposta às mudanças no regime de luz, é uma característica atribuída tipicamente às espécies heliófitas, e geralmente, associada à rápida taxa de crescimento e de renovação das folhas, característica apresentada pelo grupo das espécies comuns de estágios iniciais de sucessão (Reich *et al.*, 1998; Hanba *et al.*, 2002; Endres *et al.*, 2010). Alterações em SLA em resposta a mudanças no regime de luz também foi observado em outras espécies nativas da Floresta Atlântica, de diferentes estágios sucessionais, como em *Cecropia glaziovii*, *Cedrela fissilis*, *Bathysa australis*, *Tabebuia chrysotricha* e *Trema micrantha* (Fonseca *et al.*, 2002; Duz *et al.* 2004; Endres *et al.*, 2010). O mesmo comportamento também foi observado em outras espécies amazônicas, como em *Swietenia macrophylla*, *Dipterix odorata* (Gonçalves *et al.*, 2005), e em espécie de outros biomas, como em *Fraxinus americana*, *Liriodendron tulipifera*, *Ilex aquifolium* e *Dactylis glomerata* (Naidu & Delucia, 1998; Valladares *et al.*, 2005; Peri *et al.*, 2007).

Como já documentado em alguns estudos (Naidu & DeLucia, 1998; Avramov & Ticic, 2006; Oguchi *et al.*, 2006; Peri *et al.*, 2007), a redução em SLA, em resposta ao aumento da irradiância, pode estar associada ao aumento na espessura da folha. No entanto, em *P. grandiflorum* e em *J. princeps*, a redução em SLA nas folhas submetidas a alta irradiância não foi acompanhada do aumento na espessura total da lâmina foliar, a qual permaneceu significativamente constante entre os ambientes luminosos. Neste caso, a redução em SLA poderia estar mais fortemente associada ao aumento da matéria seca devido ao maior acúmulo de fotoassimilados e de proteínas nas folhas, como resultado da maior taxa fotossintética sob alta irradiância, como foi observado nas folhas novas de *Acer saccharum* e *Quercus rubra* após a transferência das plantas de um ambiente sombreado para a clareira (Naidu & Delucia, 1998).

As plantas que crescem sob alta irradiância também estão sujeitas a uma condição de temperaturas mais altas. Como consequência, as espécies tendem a aumentar a capacidade fotossintética, a restringir a taxa transpiratória e a apresentar maior investimento de biomassa para as raízes, em busca de água no solo. Os dois primeiros mecanismos podem ser regulados através do aumento da concentração de proteínas envolvidas no processo fotossintético e da redução da área foliar, o que resulta em folhas mais espessas e menores e na redução da área foliar específica (Lee *et al.*, 1996; Pooter, 1999). A redução em SLA nas folhas de sol pode contribuir para o decréscimo na demanda de água, pois a redução do tamanho da folha diminui a camada adjacente entre a atmosfera e a folha, permitindo maior perda de calor por convecção para o ambiente, sendo necessária, desta maneira, menor transpiração para resfriar a folha (Pooter, 1999; Sack *et al.*, 2003).

Por outro lado, as plantas que colonizam ambientes com baixa disponibilidade de luz tendem a aumentar a eficiência na fixação de carbono e na absorção de luz, alocando mais biomassa para as folhas, do que para as raízes e aumentando a área foliar, o que resulta em folhas mais finas e maiores (Pooter, 1999). A maior redução em SLA sob baixa irradiância é geralmente associada a uma característica das espécies tolerantes à sombra que apresentam estratégia mais conservadora de uso dos recursos. Menores valores em SLA representam menor custo de construção e manutenção da folha, por unidade de área, o que requer menores taxas respiratórias e promove maior eficiência fotossintética no ganho de carbono, sob baixa disponibilidade de luz (Givnish, 1988; Lusk *et al.*, 2008). No entanto, esta diferença entre as espécies não foi observada no presente estudo, pois as espécies tolerantes à sombra apresentaram valores em SLA semelhantes aos apresentados pelas espécies exigentes em luz, com destaque apenas para *S. terebinthifolia* que apresentou maior decréscimo deste parâmetro sob alta irradiância, como já mencionado anteriormente.

Segundo Grubb (1998), muitas espécies arbóreas apresentam maior flexibilidade em SLA em resposta ao regime luminoso somente no estágio adulto e pouca plasticidade para este parâmetro no estágio juvenil.

A densidade estomática e o funcionamento dos estômatos também podem ser fortemente influenciados pelas condições ambientais durante o desenvolvimento da folha (Lee *et al.*, 1997). Maiores densidades estomáticas e estômatos com tamanhos menores têm sido associados à aclimatação em ambientes xéricos e com alta irradiância (Pearce *et al.*, 2005). A maioria das espécies estudadas apresentou habilidade para aumentar a densidade estomática com o aumento da irradiância, com exceção de *J. princeps* que não apresentou diferença significativa na densidade estomática entre os diferentes ambientes de luz. O aumento da densidade estomática com o aumento da irradiância, provavelmente possui uma relação com o menor tamanho das folhas de sol. Mudanças semelhantes na densidade estomática foram observadas em diversas espécies, como nas espécies nativas da Floresta Atlântica *Cecropia glaziovii*, *Cedrela fissilis*, *Bathysa australis*, *Alchornea triplinervia* (Rôças *et al.*, 1997; Duz *et al.*, 2004) e nas espécies exóticas *Lindera melissifolia*, *Populus deltoides* e *Populus agustifolia* (Aleric & Kirkman, 2005; Pearce *et al.*, 2005).

A maior densidade estomática e o menor tamanho dos estômatos nas folhas de sol, desenvolvidas em ambientes de alta irradiância, podem ser considerados como características adaptativas, pois podem resultar tanto em um aumento na absorção de CO₂, quanto em uma diminuição na transpiração, maximizando a fotossíntese líquida (Abrams *et al.*, 1992). A redução da transpiração ocorre devido à sobreposição da área de difusão do vapor d'água em virtude da

maior proximidade dos estômatos e ao maior controle da abertura e fechamento de poros estomáticos mais estreitos (Pearce *et al.*, 2005; Lichtenthaler *et al.*, 2007).

Segundo Vogelmann & Martin (1993), as folhas de sol expostas à condição de alta irradiância, em geral, desenvolvem parênquima paliçádico mais espesso e bem definido, enquanto que as folhas de sombra, que se desenvolvem sob condições de baixa irradiância são mais finas e apresentam camadas paliçádicas menos definidas. Essa relação direta entre a radiação luminosa e a espessura do mesofilo é observada em vários estudos (Ashton & Berlyn, 1992; Rôças *et al.*, 1997; Klich, 2000; Lee *et al.*, 2000; Paiva *et al.*, 2003; Oguchi *et al.*, 2003, 2005; Osborne *et al.*, 2005; Pereira *et al.*, 2009).

No presente estudo, as espécies *S. terebinthifolia*, *J. princeps* e *H. courbaril* apresentaram aumentos significativos na espessura do parênquima paliçádico, com o aumento da irradiância. A espécie *S. terebinthifolia*, que já apresentou um parênquima paliçádico espesso com duas camadas de células no tratamento mais sombreado (I₂₀), passou a apresentar parênquima com duas a três camadas de células, além de células paliçádicas mais alongadas logo a partir do tratamento I₅₀. Ainda, esta espécie apresentou mais uma camada de células paliçádicas na face abaxial, nas folhas do tratamento I₁₀₀, indicando alta plasticidade para regulação no parênquima paliçádico. Um parênquima paliçádico mais espesso remete a uma maior capacidade fotossintética, devido à maior quantidade de células fotossintetizantes por unidade de área foliar (Bazzaz, 1996).

J. princeps, no entanto, apresentou somente uma camada de células paliçádicas na maioria das folhas dos dois tratamentos sombreado (I₂₀) e (I₅₀). Contudo, nas folhas de sol do tratamento sob alta irradiância (I₁₀₀) passou a apresentar parênquima paliçádico com duas camadas celulares, além de células também mais alongadas.

Já a espécie *H. courbaril* não apresentou a mesma habilidade para aumentar o número de camadas de células do parênquima paliçádico e, neste caso, o aumento observado na espessura do parênquima paliçádico, em resposta ao aumento da irradiância, foi resultado da mudança no formato das células, as quais se tornaram mais alongadas. O mesmo comportamento foi observado em *L. pisonis*, que embora não tenha apresentado diferença significativa na espessura do parênquima paliçádico entre os ambientes, apresentou células paliçádicas mais alongadas nas folhas do tratamento I₁₀₀.

Células paliçádicas com formato mais alongado, além da contribuição na troca de CO₂, pode ter um papel óptico importante. Segundo Vogelmann & Martin (1993), o formato colunar das células do parênquima paliçádico parece facilitar a penetração da luz direta no mesofilo, mas não da luz difusa. Esta é uma característica adaptativa importante para as folhas expostas a luz solar direta, cuja radiação luminosa é bastante colimada.

As espécies *S. terebinthifolia* e *J. princeps* também apresentaram diferenças significativas na espessura do parênquima lacunoso, sendo esta diferença muito mais pronunciada em *S. terebinthifolia*. A maior plasticidade para ajustes na espessura do parênquima lacunoso observada nesta espécie resultou, provavelmente, do aparecimento da nova camada de células paliçádicas na face adaxial da lâmina foliar, no tratamento I₁₀₀. A maior plasticidade para a regulação da espessura do mesófilo, tanto para ajuste no parênquima paliçádico quanto no lacunoso, é uma característica atribuída às espécies consideradas mais generalistas, o que condiz com a natureza ecológica da espécie *S. terebinthifolia*, a qual é encontrada em várias formações vegetacionais, desde florestas pluviais e semidecíduas a restingas e manguezais (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006).

Na espécie *J. princeps*, a diferença observada na espessura do parênquima lacunoso, entre os ambientes pode estar relacionada ao aumento do espaço intercelular, observado com o aumento do sombreamento. Embora este parâmetro não tenha sido quantificado, foi possível visualizar maior espaço entre as células do parênquima lacunoso nas folhas mais sombreadas (Figura 3). O mesmo comportamento foi observado na espécie *P. grandiflorum*. A maior quantidade de espaços intercelulares, assim como também o formato irregular das células do parênquima lacunoso, pode causar maior reflexão e refração da luz, redirecionando e espalhando os raios luminosos dentro do mesófilo e aumentando o aproveitamento da luz, um fenômeno importante para as plantas sob baixa irradiância (Paiva *et al.*, 2003).

A seção transversal da nervura principal das folhas mostrou feixes colaterais em todas as espécies, com fibras perivasculares nas folhas das espécies *P. grandiflorum*, *H. courbaril* e *L. pisonis*, em todos os ambientes luminosos. As espécies *H. courbaril* e *L. pisonis* são comumente encontradas em vegetações secundárias tardias e são restritas às formações das Florestas Ombrófila Densa e Estacional Semidecidual, onde passam grande parte da vida no ambiente sombrio do sub-bosque até, eventualmente, ocuparem o estrato dominante do dossel (Rizzini, 1971; Lorenzi, 2000). As espécies tolerantes à sombra apresentam, em geral, crescimento mais lento e folhas de longa duração, em comparação com as espécies exigentes em luz (Willians *et al.*, 1989; Pooter & Bongers, 2006; Lusk *et al.*, 2008). Folhas com vida de longa duração requerem maior resistência contra danos causados por estresses físicos e ataque de herbívoros, fato associado à presença de maior quantidade de componentes estruturais, como tecido esclerenquimático, freqüentemente encontrado nas folhas deste grupo de espécies. Além disso, o maior investimento em componentes estruturais representa menor custo energético de manutenção, o que significa uma vantagem para as espécies que habitam ambientes com pouca disponibilidade de luz (Givnish, 1988; Lusk *et al.*, 2008).

A proporção de componentes estruturais (parede celular) e componentes simplásticos (conteúdo celular, como proteínas, eletrólitos e carboidratos não estruturais) presentes nas folhas variam entre as espécies. Um mesófilo mais espesso significa relativamente grande quantidade de componentes simplásticos, uma vez que as células do parênquima mesófilico apresentam parede celular mais delgada em relação ao seu volume. Por outro lado, uma abundância de fibras aumenta a fração estrutural da folha, uma vez que essas células possuem parede celular espessa e se encontram normalmente mortas. Portanto, a produção de folhas de longa duração, com menor conteúdo de componentes simplásticos e maior investimento em componentes estruturais, reflete a estratégia conservadora de uso dos recursos apresentado pelas espécies tolerantes, pois reduz os custos respiratórios de manutenção, além de garantir maior proteção contra danos provocados por estresses físicos e ataque de herbívoros (Givnish, 1988; Lusk *et al.*, 2008).

Ademais, a presença de compostos secundários, como resina, mucilagem e látex, foram observados com mais frequência nas folhas mais sombreadas, embora métodos quantitativos não tenham sido desempenhados. Esta observação está em consenso com a teoria de que maiores quantidades de esclerênquima e compostos secundários oferecem maior suporte mecânico e proteção contra herbívoros, respectivamente (Esau, 1977, Rôças *et al.*, 1997; Mantuano *et al.*, 2006).

Nas folhas da espécie *P. grandiflorum*, também foi observada presença de fibras perivasculares. No entanto, esta é uma espécie dependente de luz, encontrada comumente nas vegetações pioneira a secundária inicial, de uma variedade de formações, como florestas ombrófilas, restingas e cerrado *stricto sensu* (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006). Além disso, *P. grandiflorum*, assim como *S. terebinthifolia* e *J. princeps*, apresentaram grande rotatividade das folhas de curta duração, além de estiolamento do caule no tratamento mais sombreado (I₂₀), uma estratégia de busca da luz frequentemente observada nas espécies exigentes em luz, ou intolerantes à sombra, quando em ambientes com pouca disponibilidade luminosa Aleric & Kirkman, 2005). Portanto, a presença de fibras nas folhas desta espécie pode estar muito mais associada a uma função de sustentação da folha, uma vez que *P. grandiflorum* foi a espécie que aprestou a maior área foliar, em todos os tratamentos.

A seção da nervura central também mostrou a ocorrência de colênquima angular em ambas as faces, abaxial e adaxial, em todas as espécies estudadas, nos três ambientes de intensidade luminosa. A porcentagem de colênquima na nervura principal tendeu a aumentar em resposta ao aumento da irradiância. Este fenômeno também foi observado nas folhas das espécies nativas *Andira legalis* e *Alchornea triplinervia*, coletadas em diferentes ambientes luminosos no campo

(Rôças *et al.*, 1997; Pereira *et al.*, 2009) e em folhas de diferentes estratos da mesma árvore da espécie *Elaeagnus angustifolia* (Klich, 2000).

Grande proporção de colênquima está correlacionada com forte desenvolvimento de proteção mecânica em habitats áridos e com alta irradiância (Pyykkö, 1996). No presente estudo, as espécies que apresentaram maior plasticidade para mudanças na porcentagem de colênquima foram *S. terebinthifolia* e *J. princeps*, ambas consideradas espécies comuns de vegetação pioneira (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006), onde as condições ambientais prevalentes são umidade mais baixa e temperatura e radiação luminosa mais intensas.

As características hidráulicas do xilema também são fortemente influenciadas pelas condições ambientais e podem atuar como elementos-chave na relação água-planta e no desempenho final da planta (Tyree & Ewers, 1991). Na espécie *S. terebinthifolia*, o aumento da radiação luminosa provocou o aumento no número dos vasos condutores do xilema, assim como a redução do calibre desses vasos, como observado nos feixes vasculares da nervura principal das folhas submetidas às três intensidades de radiação luminosa (I_{100} , I_{50} e I_{20}). O aumento da irradiância também provocou alterações nas características do xilema das espécies *J. princeps* e *H. courbaril*, influenciando na redução da área dos vasos condutores e no aumento do número dos vasos, respectivamente. Já as espécies *P. grandiflorum* e *L. pisonis*, embora as folhas do tratamento I_{50} tenham apresentado aumento na área dos vasos em relação às folhas do tratamento I_{20} , houve uma redução significativa deste parâmetro nas folhas do tratamento I_{100} , submetidas à maior intensidade de irradiância.

Além disso, as espécies *S. terebinthifolia*, *H. courbaril* e *L. pisonis* apresentam redução da área foliar com o aumento da irradiância, auxiliando na regulação da transpiração e na manutenção da condutância hidráulica. Por outro lado, *P. grandiflorum* e *J. princeps* parecem ter regulado o uso da água somente no nível de ajustes do xilema.

Estudos de populações naturais fornecem evidências de que condições mais áridas podem influenciar a estrutura do xilema de uma espécie, causando redução do diâmetro e aumento da densidade dos vasos condutores (Sperry, 1994; Villar-Salvador *et al.*, 1997; Nardini *et al.*, 2005). Nestes estudos, foi verificado que o menor consumo de água geralmente está associado ao aumento na segurança hidráulica do xilema (Villar-Salvador *et al.*, 1997) e nesse contexto, a vulnerabilidade dos vasos condutores e a resistência do fluxo da água estão diretamente ligados à anatomia do xilema. Vasos condutores largos são capazes de transportar grande quantidade de água, em comparação a vasos condutores de menor calibre. Porém, em ambientes com alta irradiância, temperatura mais alta e umidade mais baixa, as plantas tendem a reduzir a taxa transpiratória, diminuindo a condutância hidráulica e o consumo de água. Nesse sentido, vasos

condutores mais estreitos poderiam reduzir o consumo de água e a propensão a disfunções no xilema induzidas pela ocorrência de embolismo (Sperry *et al.*, 1994; Tyree *et al.*, 1994). Ainda, o aumento na densidade dos vasos poderia ajudar a reduzir o impacto do embolismo, gerando caminhos alternativos para o transporte da água no xilema e provocando menor perda na condutância hidráulica, na ocorrência de cavitação de alguns vasos (Sperry *et al.*, 1994).

Em resumo, todas as espécies apresentaram alterações nas características morfoanatômicas em resposta à variação no regime luminoso. Por exemplo, a espécie *S. terebinthifolia* apresentou mudanças em todas as características morfoanatômicas avaliadas, além de mostrar-se como a espécie mais plástica para a maioria dessas características, o que condiz a estratégia ecológica desta espécie. A característica invasiva de *S. terebinthifolia* baseia-se, pelo menos em parte, na sua plasticidade foliar para superar os gradientes ambientais e a competição com outras espécies em uma heterogeneidade de ambientes nos quais esta espécie ocorre. As espécies *J. princeps* e *H. courbaril* também apresentaram alterações em várias características morfoanatômicas avaliadas, como na regulação da espessura do mesófilo e das características hidráulicas do xilema e na quantidade de tecidos de sustentação e proteção na nervura principal. Estas espécies são consideradas como exigentes em luz e tolerantes à sombra, respectivamente, mas os resultados demonstram que estas espécies possuem plasticidade morfoanatômica foliar suficiente para se aclimatar e colonizar uma variedade de ambientes. As espécies *P. grandiflorum* e *L. pisonis* apresentaram menor número de alterações nas características avaliadas, sugerindo uma estratégia mais especialista. No entanto, a espécie *P. grandiflorum* apresentou maior plasticidade para características como área específica foliar e regulação na espessura do mesófilo, confirmando sua natureza mais pioneira, enquanto que *L. pisonis* foi a espécie que apresentou menor plasticidade para as características avaliadas, mostrando uma estratégia energética mais conservadora, confirmando sua natureza de espécie climática, tolerante à sombra.

5. CONCLUSÃO

Os resultados deste estudo demonstram que a flexibilidade de ajustes morfoanatômicos em resposta às mudanças no regime de luz do ambiente não está, necessariamente, relacionada ao *status* sucessional da espécie. Embora a espécie exigente em luz *S. terebinthifolia* tenha apresentado a maior plasticidade para as características morfoanatômicas avaliadas e a espécie tolerante à sombra *L. pisonis* tenha apresentado a menor plasticidade, os resultados mostraram que esta mesma regra não se aplicou para as outras espécies estudadas. Os resultados deste estudo sugerem, portanto, a existência de um terceiro grupo intermediário, o qual seria composto por

aquelas espécies que apresentam plasticidade para características variadas e que as tornam capazes de se aclimatar a um espectro variado de radiação luminosa e de colonizar tanto ambientes mais expostos quanto ambientes com menor disponibilidade de luz. Esta hipótese corrobora com os modelos defendidos por Gandolfi *et al.* (1995), Whitmore (1996) e Ribeiro *et al.* (2005) que sugerem um *continuum* de respostas ecofisiológicas ao longo dos gradientes de luz existentes nas florestas tropicais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRANS, M.C.; KLOEPEL, B.D.; KUBISKE, M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. *Tree Physiology* 10:343-355.
- ALERIC, K.M.; KIRKMAN, L.K. 2005. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany* 92(4):682-689.
- ANDERSON, J.M. 1986. Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Annual Review of Plant Physiology* 37:93-136.
- ANDERSON, J.M.; OSMOND, C.B. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. In: Kyle, D.J.; Osmond, C.B.; Arntzen, C.J. (eds) *Photoinhibition. Topics in photosynthesis*, vol.9, Amsterdam: Elsevier, 1-38.
- ASHTON, P.M.S.; BERLYN, G.P. 1992. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. *New Phytol.* 121:587-596.
- AVRAMOV, S.; TUCIC, B. 2006. Plasticity to an irradiance gradient in foliage attributes of a perennial monocot *Iris pumila* (L.): comparison of populations from habitats of contrasting light conditions. *Polish Journal of Ecology* 54(3):403-416.
- BARBOSA, L. M. 2006. Recuperação florestal de áreas degradadas no Estado de São Paulo: histórico, situação atual e projetos. In: Barbosa, L. M. (Coord.) *Manual para Recuperação de Áreas Degradadas do Estado de São Paulo – Matas Ciliares do Interior Paulista*. FAPESP, SMA/SP, GEF, Prefeitura de Guaratinguetá, CATI Guaratinguetá, IBt/SP e Governo de São Paulo.
- BARROS, N. F. de; BRANDI, R. M. 1975. Influência de três espécies florestais sobre a fertilidade de solo de pastagem em Viçosa, MG. *Brasil Florestal*, Rio de Janeiro, 6(21):24-29.

- BAZZAZ, F.A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- BJÖRKMAN, O. 1981. Response to different quantum flux densities. *Physiological Plant Ecology* In: Encyclopedia of Plant Physiology. Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B.; Ziegler, H. Springer-Verlag, New York, pp. 57-107.
- CARNEIRO, M.A.C., SIQUEIRA, J.O.; DAVIDE, A.C.; GOMES, L.J.; CURTI, N.; DO VALE, F.R.. 1996. Mycorrhizal fungi and superphosphate and the growth of tropical woody species. *Scientia Forestalis* 50:21-36.
- CARPANEZZI, A.A. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), *Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso*. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 27-46.
- CARVALHO, P.E.R. 2006. ESPÉCIES ARBÓREAS BRASILEIRAS. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas. v 1 e 2.
- CHAMBEL, M.R.; CLIMENT, J.; ALIA, R.; VALLADARES, F. 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Invest Agrar: Sist Recur For* 14(3):334-344.
- CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W.; LEE, D.W.; FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 5-55.
- DIAS, L.E.; GRIFFITH, J.J. 1998. Conceituação e caracterização de áreas degradadas. In: Dias, L.E., Mello, J.W.V. (Eds.), *Recuperação de Áreas Degradadas*. Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Solos, Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas. Editora Folha de Viçosa Ltda., Viçosa, MG.
- DUZ, R.S.; SIMINSKI, A.; SANTOS, M.; PAULILO, M.T.S. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. *Revista Brasil. Bot.* 27(3):587-596.
- ENDRES, L.; CÂMARA, C.A.; FERREIRA, V.M.; SILVA, J.V. 2010. Morphological and photosynthetic alterations in the Yellow-ipe, *Tabebuia chrysotricha* (Mart. Ex DC.) Standl., under nursery shading and gas exchange after being transferred to full sunlight. *Agroforest Syst* 78:287-298.
- ESAU, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. 2nd ed. New York, John Wiley.

- FONSECA, E.P.; VALÉRI, S.V.; MIGLIORANZA, E.; FONSECA, N.A.N; COUTO, L. 2002. Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L.) Blume, produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. *Revista Árvore* 26(4):515-523.
- FRAK, E.; Le ROUX, X.; MILLARD, P.; DREYER, E.; JAOUEN, G.; SAINT-JOANIS, B.; WENDLER, R. 2001. Changes in total leaf nitrogen and partitioning, of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. *Plant, Cell and Environment* 24:1279-1288.
- GANDOLFI, S. 2003. Regimes de luz em florestas estacionais semidecíduais e suas possíveis conseqüências. In: Claudino-Sales, V. *Ecosistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*. Expressão Gráfica e Editora. Fortaleza, Ceará. 392 p.
- GIVNISH, T.J. 1998. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:63-92.
- GONÇALVES, J.F.C.; VIEIRA, G.; MARENCO, R.A.; FERRAZ, J.B.S.; JUNIOR, U.M.S.; BARROS, F.C.F. 2005. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environment. *Acta Amazonica* 35(1):23-27.
- GUO, X.R.; CAO, K.F.; XU, Z.F. 2006. Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest *Garcinia* species after simulated gap formation. *Photosynthetica* 44(2):193-201.
- GRUBB, P. J. 1998. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspect Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1):3-31.
- HANBA, Y.T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment* 25:1021-1030.
- KAGEYAMA, P.Y.; GANDARA, F.B. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), *Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso*. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 47-58.
- KLICH, M.G. 2000. Leaf variation in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany* 44:171-183.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc., 423p.
- LAKE, J.A.; QUICK, W.P.; BEERLING, D.J.; WOODWARD, F.I. 2001. Signals from mature to new leaves. *Nature* 411:154.
- LEADLEY, P.W.; REYNOLDS, J.A.; THOMAS, J.F.; REYNOLDS, J.F. 1987. Effects of CO₂ enrichment on internal leaf surface area in soybeans. *Bot. Gaz.* 148:137-140.

- LEE, D. W.; Oberbauer, S. F.; Krishnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H.; Yap S. K. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian Hopea species. *Oecologia* 110:1-9.
- LEE, D.W.; BASKARAN, K.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.K. 1996. Light intensity and spectral quality effects on Asian tropical rainforest tree seedling growth and morphology. *Ecology* 77:568-580.
- LEE, D.W.; OBERBAUER, F.S.; JOHNSON, P.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.K. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian Hopea (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* 87(4):447-455.
- LICHTENTHALER, H. K.; AC A.; MAREK, M. V.; KALINA, J.; URBAN, O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry* 45:577-588.
- LORENZI, H. 2000. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. Nova Odessa, São Paulo.
- LUSK, C.H.; REICH, P.B.; MONTGOMERY, R.A.; ACKERLY, D.D.; CAVENDER-BARES, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution* 23(6).
- MANTUANO, D.G.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. 2006. Leaf anatomy variation within and between three “resting” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. *Revista Brasil. Bot.* 29(2):209-215.
- METCALFE, C. F.; CHALK, L. 1979. Anatomy of the dicotyledons. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. 2.ed. Oxford: Clarendon Press, v.1, 294 p.
- MURCHIE, E.H.; HORTON, P. 1998. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to light environment are dependent on the differential expression of responses to altered irradiance and spectral quality. *Plant, Cell and Environment* 21:139-148.
- NAIDU, S.L.; DELUCIA, E.H. 1998. Physiological and morphological acclimation of shade-grown tree seedlings to late-season canopy Gap formation. *Plant Ecol.*, 1388:27-40.
- NARDINI, A.; GORTAN, E.; SALLEO, S. 2005. Hydraulic efficiency of the leaf venation system in sun- and shade-adapted species. *Functional Plant Biology*, 32:953-961.
- O'BRIEN, T.P.; FEDER, N.; McCULLY, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. *Protoplasm*, v.59, n.2, p.368-373.

- OGUSHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant Cell and Environment*, 26:505-512.
- OGUSHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. 2005. 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*, 28:916-927.
- OGUSHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIURA, T.; HIROSE, T. 2006. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia*, 149:571-582.
- OSBORNE, B.A.; CLABBY, G.T.; HORSLEY, D.; NOLAN, P.F. 1994. Is acclimation required for success in high light environment? A case study using *Mycelis muralis* (L.) Dumort (Asteraceae).
- PAIVA, E.A.S.; ISAIAS, R.M.S.; VALE, F.H.A.; QUEIROZ, C.G.S. 2003. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46(4):617-624.
- PEARCE, D.W.; MILLARD, S.; BRAY, D.F.; ROOD, S.B. 2005. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology* 26:211-218.
- PEREIRA, D.C.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. 2009. In situ variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta bot. bras.* 23(1):267-273.
- PERI, P.L.; MOOT, J.D.; JARVIS, P.; McNEIL, L.D.; LUCAS, J.R. 2007. Morphological, anatomical and physiologicam changes of orchardgrass leaves grown under fluctuating light regimes. *Agronomy Journal* vol 99, nov-dec.
- POOTER, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* 13:396-410.
- POORTER, L.; BONGERS, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733-1743.
- POPMA, J. & F. BONGERS. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology* 7:85-97.
- PYYKKÖ, M. 1996. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3:453-622.
- REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups.

- RIZZINI, C.T. 1971. Árvores e madeiras úteis do Brasil. São Paulo: E. Blücher,
- RÔÇAS, G.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervea* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes Iná Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees* 11:469-473.
- ROZENDAAL, D.M.A.; HURTADO, V.H.; POOTER, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with demand and adult stature. *Functional Ecology* 20:207-216.
- SACK, L.; GRUBB, P.J.; MARAÑÓN, T. 2003. The function morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shade forest understories in southern Spain. *Plant Ecol.* 168:139-163.
- SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V.; PRADO, C.H.B.A.; DAMINELI, D.S.C.; SATO, A.M.; OLIVEIRA, M.S. 2009. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. *Ecological Complexity* 6:15-26.
- SPERRY, J.S.; NICHOLS, K.L.; SILLIVAN, J.E.M.; EASTLACK, S.E. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75:1736-1752.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S., BAZZAZ, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 162-186.
- THOMAS, J.F.; HARVEY, C.N. 1983. Leaf anatomy of four species grown under continuous CO₂ enrichment. *Bot. Gaz.* 144:303-309.
- TOY, T.J.; GRIFFITH, J.J.; RIBEIRO, C.A.A.S. 1989. Planejamento a longo prazo da revegetação para o fechamento de minas a céu aberto no Brasil. *Revista Árvore*, 25(4):487-499.
- TYREE, M.T.; EWERS, F.W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* 119:345-360.
- VALLADARES, F.; ARRIETA, S.; ARANDA, I.; LORENZO, D.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; TENA, D.; SUÁREZ, F.; PARDOS, J.A.L. 2005. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology* 25:1041-1052.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. & LIMA, J. C. A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.

- VILLAR-SALVADOR, P.; CASTRO-DÍEZ, P.; PÉREZ-RONTOMÉ, C.; MONTSERRAT-MARTÍ, G. 1997. Steam xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees* 12:90-96.
- VOLGELMAN, T.C.; MARTIN, G. 1993. The function significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant, Cell and Environment* 16:65-71.
- WALTERS, R. G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany* 56 (411): 435–447.
- WILLIAMS, K.; Fields, C.B.; Mooney, H.A. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity and light environments rain-forest plants of the genus *Piper*. *Am. Nat.* 133:199-211.
- WYKA, T.; ROBAKOWSKI, P. 2008. Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. *Photosynth Res* 95:87-99.
- YANO, S.; TERASHIMA, I. 2001. Separate localization of light signal perception for sun or shade type chloroplast and palisade tissue differentiation in *Chenopodium album*. *Plant Cell Physiol.* 42(12):1303-1310.

7. ANEXOS

Tabela 1 – Média diária da radiação luminosa global (DFF, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da radiação luminosa fotossinteticamente ativa (DFFF, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$) e da umidade relativa do ar (%), três condições de luminosidade, I₁₀₀ (pleno sol), I₅₀ (50% da radiação plena) e I₂₀ (20% da radiação plena).

Tratamento	DFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	DFFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Temp ($^{\circ}\text{C}$)	Umid %
I ₁₀₀	919,7 \pm 64,48	757,8 \pm 88,68	25,5 \pm 0,40	72,8 \pm 1,05
I ₅₀	381,7 \pm 38,49	320,9 \pm 38,08	24,8 \pm 0,34	75,8 \pm 0,73
I ₂₀	172,8 \pm 16,09	137,3 \pm 21,95	24,2 \pm 0,38	76,8 \pm 1,35

Tabela 2 – Características morfoanatômicas e índice de plasticidade da folha de cinco espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, sob três condições de luminosidade, I₁₀₀ (pleno sol), I₅₀ (50% da radiação plena) e I₂₀ (20% da radiação plena). As médias, na mesma linha, para cada espécie, seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si, entre os ambientes luminosos, pelo teste de Tukey (P>0,05).

PARÂMETRO	ESPÉCIE																			
	<i>S. terebinthifolia</i>				<i>P. grandiflorum</i>				<i>J. princeps</i>				<i>H. courbaril</i>				<i>L. pisonis</i>			
	I ₁₀₀	I ₅₀	I ₂₀	RDPI	I ₁₀₀	I ₅₀	I ₂₀	RDPI	I ₁₀₀	I ₅₀	I ₂₀	RDPI	I ₁₀₀	I ₅₀	I ₂₀	RDPI	I ₁₀₀	I ₅₀	I ₂₀	RDPI
Área Foliar (cm ²)	48.5 ^b	62.9 ^a	68.9 ^a	0.12	690.7 ^a	890.2 ^a	927.3 ^a	0.19	629.8 ^a	639.4 ^a	852.9 ^a	0.18	73.8 ^b	109.6 ^a	99.2 ^a	0.13	24.6 ^b	49.6 ^a	62.8 ^a	0.32
Massa seca (g)	0.8 ^a	0.4 ^b	0.3 ^b	0.32	4.8 ^a	5.8 ^a	4.2 ^a	0.18	4.6 ^a	3.3 ^a	3.8 ^a	0.14	0.7 ^b	1.0 ^a	0.6 ^b	0.18	0.2 ^a	0.3 ^a	0.3 ^a	0.34
Área Foliar Específica (cm ² g ⁻¹)	62.6 ^b	172.4 ^a	225.8 ^a	0.40	142.4 ^b	165.9 ^b	222.8 ^a	0.21	135.9 ^c	192.0 ^b	225.0 ^a	0.16	105.0 ^b	106.9 ^b	166.3 ^a	0.16	206.2 ^a	180.5 ^a	227.1 ^a	0.18
Densidade Estomática (n ^o mm ⁻²)	472.3 ^b	367.3 ^b	360.2 ^a	0.10	332.2 ^a	323.9 ^a	228.6 ^b	0.14	388.4 ^a	382.2 ^a	328.9 ^a	0.09	490.3 ^a	328.6 ^b	282.1 ^b	0.18	479.3 ^a	306.7 ^b	253.1 ^b	0.21
Espessura Lâmina (µm)	246.3 ^b	265.7 ^a	182.5 ^c	0.13	195.1 ^a	188.3 ^a	204.9 ^a	0.06	168.3 ^a	164.3 ^a	161.9 ^a	0.03	185.7 ^a	174.7 ^b	149.8 ^c	0.09	137.8 ^a	128.0 ^a	138.0 ^a	0.06
% Parênquima Paliçádico	68.0 ^a	48.5 ^b	39.7 ^c	0.18	39.3 ^a	34.0 ^a	30.0 ^a	0.12	38.3 ^a	30.2 ^b	27.8 ^b	0.11	41.1 ^a	39.0 ^b	28.7 ^c	0.13	47.7 ^a	45.4 ^a	44.4 ^a	0.07
% Parênquima Lacunoso	16.3 ^b	35.0 ^a	35.9 ^a	0.26	35.0 ^a	40.1 ^a	40.3 ^a	0.10	39.4 ^b	45.7 ^a	46.4 ^a	0.06	45.0 ^a	46.2 ^a	54.4 ^a	0.08	34.8 ^a	37.7 ^a	39.2 ^a	0.07
Razão Paliçádico/Lacunoso	4.1 ^a	1.4 ^b	1.1 ^b	0.40	1.1 ^a	0.9 ^a	0.7 ^a	0.21	1.0 ^a	0.7 ^b	0.6 ^b	0.16	0.9 ^a	0.9 ^a	0.5 ^a	0.20	1.4 ^a	1.2 ^a	1.3 ^a	0.13
Área da Nervura Central (mm ²)	0.5 ^a	0.5 ^a	0.5 ^a	0.13	0.2 ^a	0.4 ^a	0.3 ^a	0.17	0.3 ^c	0.4 ^b	0.6 ^a	0.25	0.7 ^a	0.5 ^a	0.4 ^a	0.22	0.2 ^c	0.4 ^a	0.3 ^b	0.20
N ^o de vasos condutores	235.8 ^a	170.2 ^b	138.8 ^c	0.22	273.5 ^a	383.3 ^a	382.5 ^a	0.13	183.8 ^a	147.3 ^a	159.5 ^a	0.13	292.3 ^a	190.5 ^b	183.3 ^b	0.20	173.0 ^a	212.5 ^a	189.5 ^a	0.09
Área dos vasos condutores (µm ²)	68.7 ^c	92.3 ^b	104.6 ^a	0.09	198.1 ^c	311.8 ^a	287.0 ^b	0.17	276.8 ^c	358.7 ^b	433.4 ^a	0.16	146.4 ^a	143.1 ^a	110.4 ^a	0.14	92.3 ^c	203.3 ^a	122.5 ^b	0.27
% Colênquima	0.6 ^b	2.0 ^a	3.0 ^a	0.45	2.6 ^a	2.9 ^a	2.3 ^a	0.13	6.2 ^a	4.5 ^b	2.8 ^c	0.27	0.8 ^a	0.7 ^a	0.7 ^a	0.17	4.8 ^a	3.5 ^a	3.3 ^a	0.19
% Esclerênquima	-	-	-	-	6.3 ^a	6.9 ^a	6.4 ^a	0.17	-	-	-	-	6.3 ^b	6.1 ^b	13.1 ^a	0.29	2.9 ^a	2.1 ^a	2.7 ^a	0.22

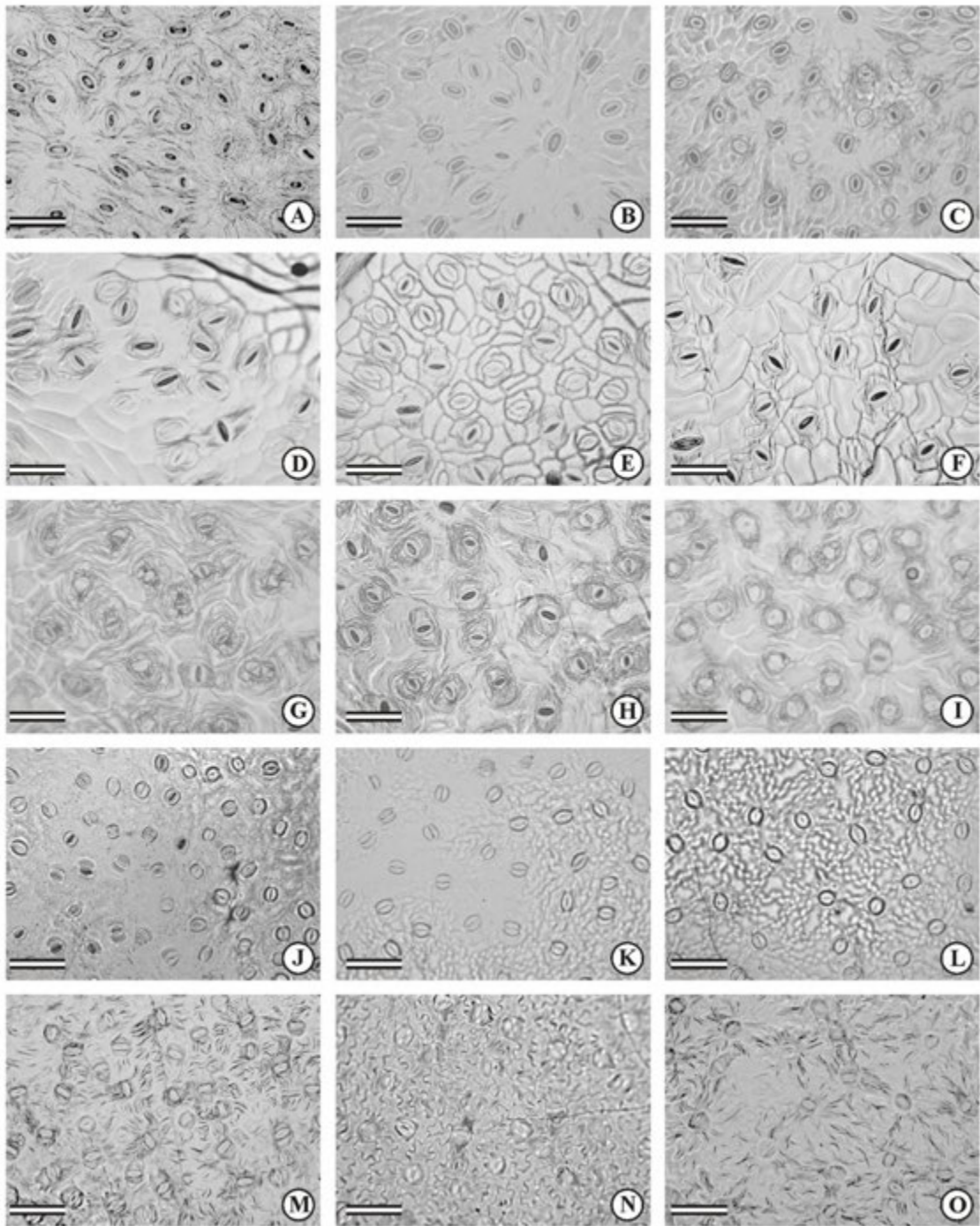


Figura 1 – Superfície foliar de espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, de diferentes grupos sucessionais, sob três condições de luminosidade, I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena). A-C: *Schinus terebinthifolia*. D-F: *Pseudobombax grandiflorum*. G-I: *Joannesia princeps*. J-L: *Hymenaea courbaril*. M-O: *Lecythis pisonis*. A, D, G, J, M: I_{100} . B, E, H, K, N: I_{50} . C, F, I, L, O: I_{20} . Barra = 100 μm .

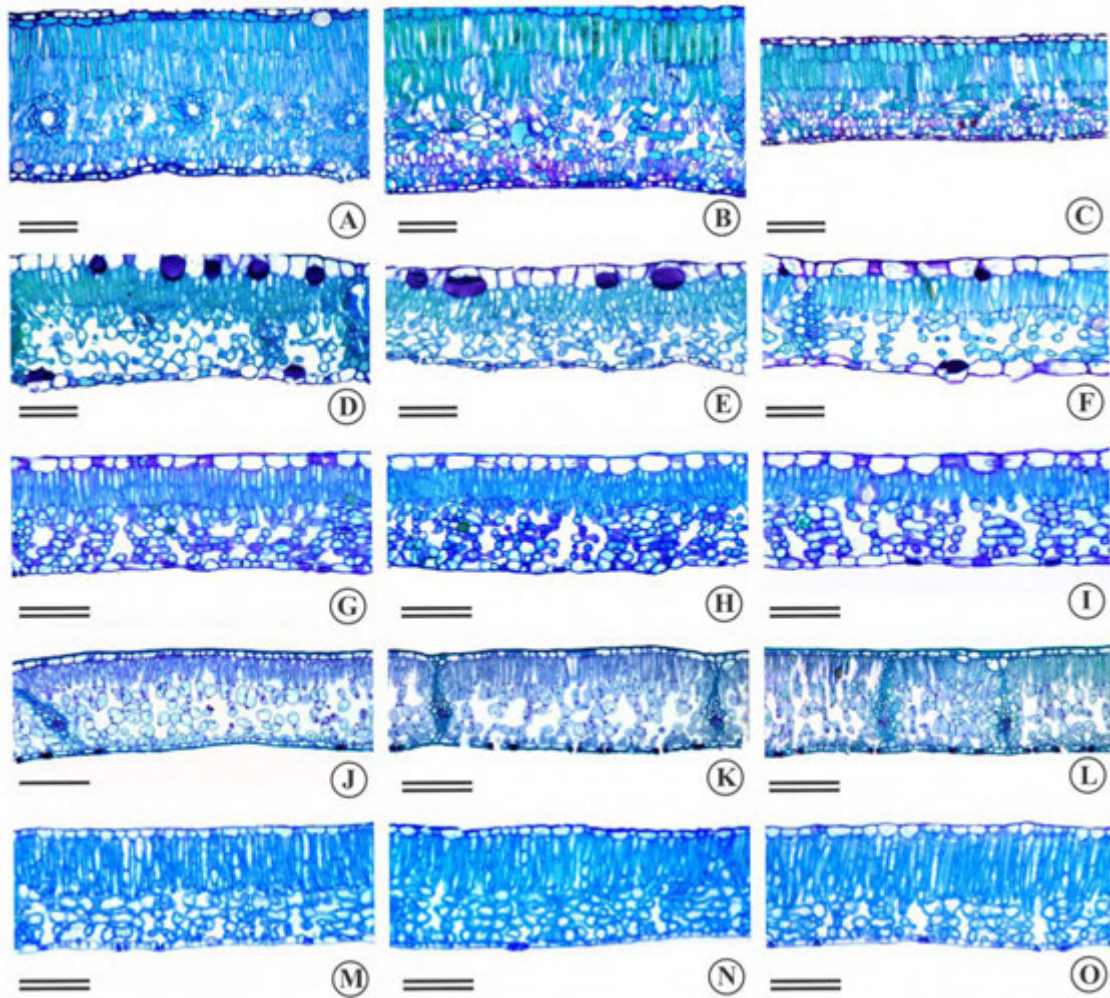


Figura 2 – Seção transversal da folha de espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, de diferentes grupos sucessionais, sob três condições de luminosidade, I₁₀₀ (pleno sol), I₅₀ (50% da radiação plena) e I₂₀ (20% da radiação plena). A-C: *Schinus terebenthifolia*. D-F: *Pseudobombax grandiflorum*. G-I: *Joannesia princeps*. J-L: *Hymenaea courbaril*. M-O: *Lecythis pisonis*. A, D, G, J, M: I₁₀₀. B, E, H, K, N: I₅₀. C, F, I, L, O: I₂₀. Barra = 150 µm.

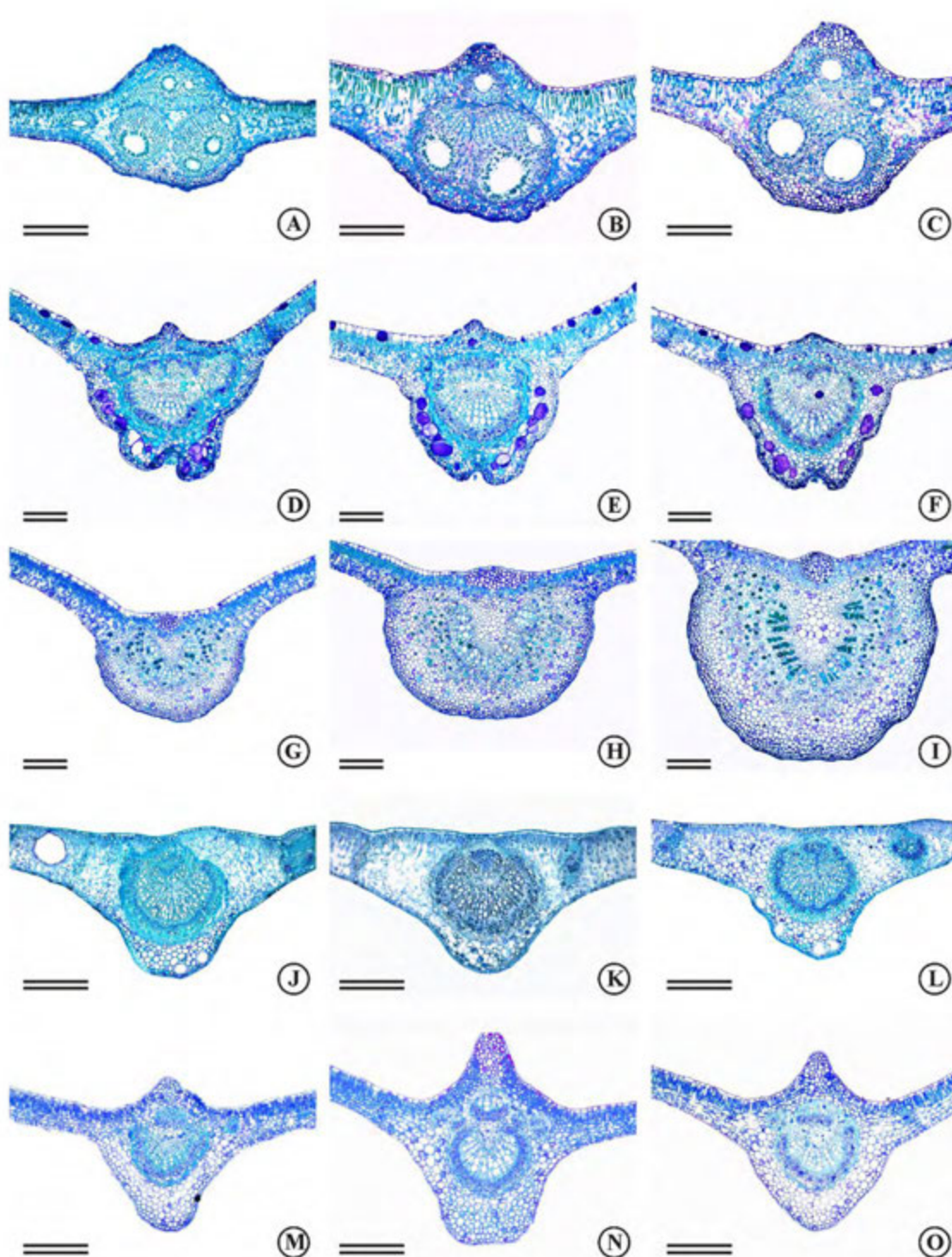


Figura 3 – Seção transversal da nervura principal da folha de espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, de diferentes grupos sucessionais, sob três condições de luminosidade, I₁₀₀ (pleno sol), I₅₀ (50% da radiação plena) e I₂₀ (20% da radiação plena). A-C: *Schinus terebenthifolia*. D-F: *Pseudobombax grandiflorum*. G-I: *Joannesia princeps*. J-L: *Hymenaea courbaril*. M-O: *Lecythis pisonis*. A, D, G, J, M: I₁₀₀. B, E, H, K, N: I₅₀. C, F, I, L, O: I₂₀. Barra = 400 μm.

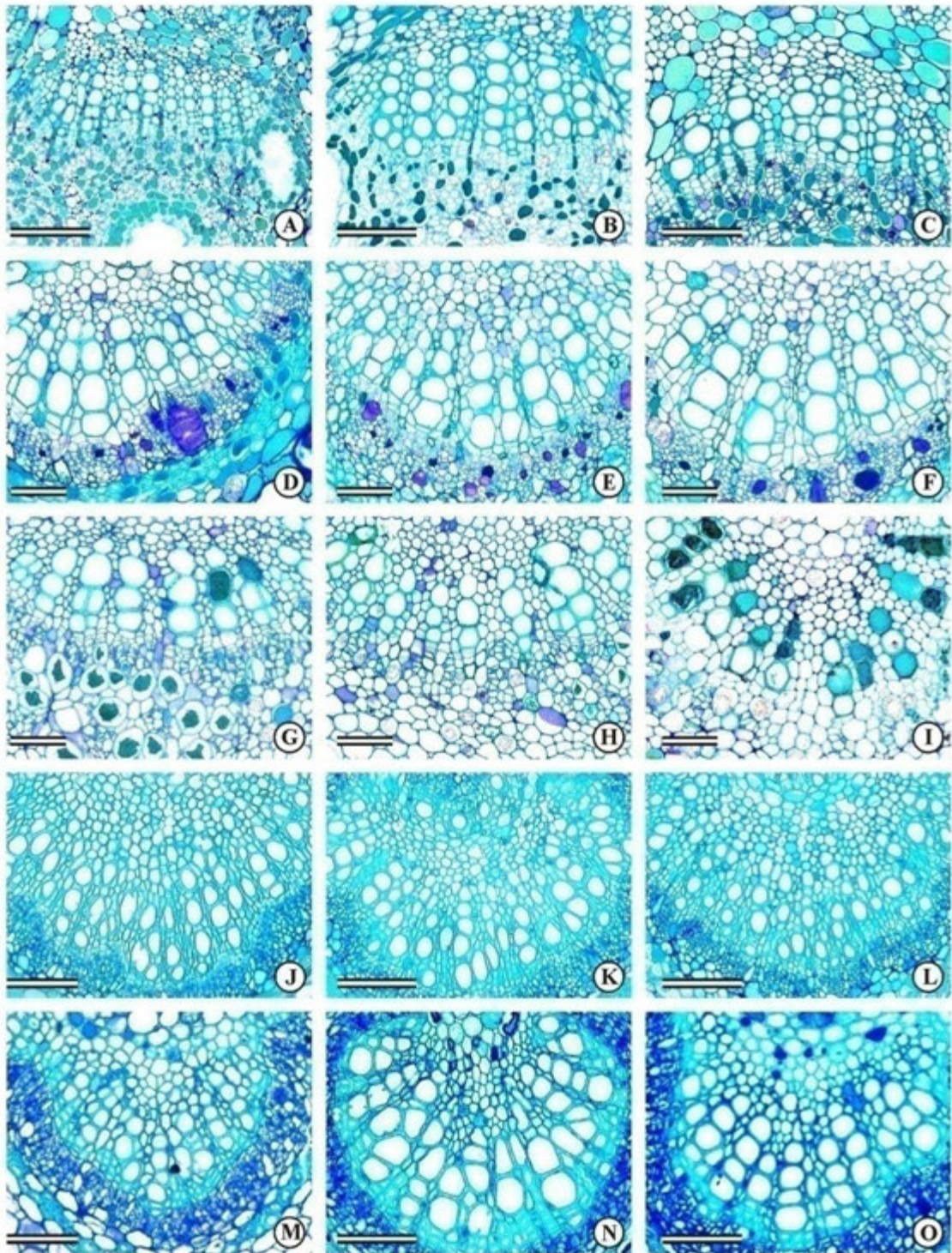


Figura 4 – Detalhes do feixe vascular em seção transversal da nervura principal da folha de espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, de diferentes grupos sucessionais, sob três condições de luminosidade, I_{100} (pleno sol), I_{50} (50% da radiação plena) e I_{20} (20% da radiação plena). A-C: *Schinus terebinthifolia*. D-F: *Pseudobombax grandiflorum*. G-I: *Joannesia princeps*. J-L: *Hymenaea courbaril*. M-O: *Lecythis pisonis*. A, D, G, J, M: 20% de irradiância. A, D, G, J, M: I_{100} . B, E, H, K, N: I_{50} . C, F, I, L, O: I_{20} . Barra = 100 μm .

CAPÍTULO 3

FOTOINIBIÇÃO E ACLIMATAÇÃO LUMINOSA EM ESPÉCIES ARBÓREAS NATIVAS DA FLORESTA ATLÂNTICA

RESUMO

Com o intuito de contribuir para o melhor entendimento sobre o comportamento biológico das espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica e subsidiar os programas de recuperação da cobertura vegetal nativa, este estudo teve por objetivo avaliar a capacidade de aclimação e a susceptibilidade à fotoinibição das espécies exigentes em luz, *Schinus terebinthifolia* Raddi., *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns e *Joannesia princeps* Vell. e das espécies tolerantes à sombra, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* e *Lecythis pisonis* CAMB. As espécies foram cultivadas inicialmente sob duas condições de irradiância, I₂₀ (20% da radiação plena) e I₁₀₀ (pleno sol). Posteriormente, as plantas foram transferidas do tratamento I₂₀ para I₁₀₀ e os efeitos ocasionados pelo incremento súbito de radiação luminosa sobre a atividade fotossintética foram acompanhados por meio da análise das imagens da fluorescência da clorofila *a* e do conteúdo de xantofilas e de MDA acumulado. Os resultados mostraram que as espécies exigentes em luz apresentaram maior capacidade de aclimação à alta irradiância em relação às espécies tolerantes à sombra e que o *pool* de xantofilas e o estado de de-epoxidação do ciclo das xantofilas apresentam papel fundamental na proteção do maquinário fotossintético contra o excesso de radiação luminosa e na susceptibilidade ao estresse oxidativo causado pela fotoinibição.

ABSTRACT

PHOTOINHIBITION AND LIGHT ACCLIMATION IN NATIVE ATLANTIC FOREST WOOD SPECIES

In regard to the need of knowledge about the biological behavior of native Atlantic Forest wood species to assist the success of native vegetation cover recovery programs, this study evaluated the susceptibility to photoinhibition and the acclimation capacity of light demanding species, *Schinus terebinthifolia* Raddi., *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns and *Joannesia princeps* Vell. and of shade tolerant species, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* e *Lecythis pisonis* CAMB. These species were cultivated, initially, under two irradiance conditions,

I_{20} (20% direct sunlight radiation) and I_{100} (direct sunlight). Lately, the plants were transferred from I_{20} to I_{100} and the effects caused by the increase in light intensity over photosynthetic activity were evaluated through chlorophyll fluorescence imaging and xanthophylls and MDA measurements. The results showed that light demanding species presented higher acclimation capacity than shade tolerant species and that the xanthophylls *pool* and the de-epoxidation state of xanthophylls cycle have fundamental role on the protection of photosynthetic apparatus against excess of excitation energy and susceptibility to oxidative stress caused by photoinhibition.

1. INTRODUÇÃO

A Floresta Atlântica está entre os cinco ecossistemas terrestres mais ameaçados do mundo e que apresentam maior porcentagem de diversidade e endemismo (Mittermeyer *et al.*, 2000). Nesse sentido, é eminente a prioridade para a conservação dos fragmentos remanescentes deste ecossistema, assim como para a recuperação das regiões degradadas que não possuem grau de resiliência suficiente para auto-regeneração (Mittermeyer *et al.*, 2000; Carpanezzi, 2005). No entanto, tem sido observado que o sucesso de muitos programas de recuperação da cobertura florestal nativa da Floresta Atlântica tem sido comprometido devido ao reduzido conhecimento sobre o comportamento biológico das espécies vegetais (Toy *et al.*, 1989; Dias & Griffith, 1998; Kageyama & Gandara, 2005; Barbosa, 2006).

Nas florestas tropicais, a luz é um fator ambiental heterogêneo capaz de influenciar o crescimento, a sobrevivência e as interações competitivas na comunidade vegetal (Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Naidu & DeLucia, 1998). A abertura de clareiras no dossel, causada pela queda de galhos ou de outras plantas, é um evento freqüente nas florestas tropicais e ocasiona mudanças nas condições físicas do ambiente, como o súbito incremento da radiação solar direta sobre o estrato inferior da floresta (Brokaw, 1987). Esta nova condição pode criar oportunidade para a germinação e o estabelecimento de uma nova geração de espécies arbóreas (Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Gandolfi, 2003). Entretanto, o aumento da radiação luminosa, acima da capacidade de aproveitamento pelo aparato fotossintético da planta, pode resultar em uma condição de estresse para a vegetação do sub-bosque, aclimatada a baixos níveis de luminosidade (Mulkey & Pearce, 1992; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Walters, 2005). Essa condição de estresse luminoso é conhecida como fotoinibição.

A fotoinibição pode causar efeitos prejudiciais às plantas do sub-bosque, como danos no maquinário fotossintético e redução da eficiência e da capacidade fotoquímica (Givnish, 1988; Nyogi, 1999; Walters, 2005). Estes danos levam à redução da produtividade e, conseqüentemente,

à menor capacidade competitiva do indivíduo com as plantas adjacentes (Gandolfi, 2003). Como resposta à mudança no regime luminoso, as plantas apresentam uma série de alterações fisiológicas, bioquímicas e estruturais no aparato fotossintético, com o objetivo de aumentar o aproveitamento da radiação luminosa. Este processo de mudanças é conhecido como aclimação (Chazdon, 1996; Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Valladares *et al.*, 2005). Assim, o grau de susceptibilidade e a capacidade de aclimação às mudanças no regime de luz pode se tornar o principal fator determinante na competição por espaço entre as espécies, influenciando na composição, na estrutura e na dinâmica das populações (Walters, 2005).

De maneira semelhante, nos plantios em áreas degradadas, o grau de susceptibilidade e a capacidade de aclimação das espécies também podem apresentar um impacto significativo no desempenho das mudas no campo e no sucesso do plantio (Kitao *et al.*, 2006).

Acredita-se que o grau de susceptibilidade à fotoinibição e a capacidade de aclimação às mudanças no regime luminoso estejam diretamente relacionados com o grupo ecológico da espécie (Lovelock *et al.*, 1994; Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Naidu & DeLucia, 1997). Desta maneira, as espécies exigentes em luz são capazes de aclimatar mais rapidamente e de forma mais eficiente ao aumento súbito da radiação luminosa, em comparação com as espécies tolerantes à sombra (Valladares, 2000; Ribeiro *et al.*, 2005). Entretanto, evidências crescentes indicam que tanto espécies exigentes em luz quanto espécies tolerantes à sombra são capazes de aclimatar de maneira semelhante ao aumento da radiação luminosa, sugerindo que o grau de ajustes em resposta a novas condições do ambiente não está necessariamente relacionado ao grupo sucessional da espécie (Popma, 1991; Rozendaal *et al.*, 2006; Souza *et al.*, 2009).

A capacidade de aclimatar ao aumento da radiação luminosa e de minimizar os danos causados ao aparato fotossintético pela fotoinibição depende da aptidão da planta em maximizar a eficiência da fotossíntese e dos mecanismos de proteção contra os danos causados pelo excesso de energia de excitação (Demming-Adams & Adams, 1996; Horton & Ruban, 2004; Walters, 2005; Ivanov *et al.*, 2008).

As plantas apresentam diversos mecanismos de proteção para evitar os danos causados pelo excesso de radiação luminosa, como modificações anatômicas da folha que diminuem a absorção de luz (Björkman, 1981; Givnish, 1988; Murchie & Horton, 1998; Yano & Terashima, 2001), degradação de espécies reativas de oxigênio que resultam da super-excitação do aparato fotossintético (Foyer *et al.*, 1994; Asada, 1999; Niyogi, 1999; Arora *et al.*, 2002; Edreva, 2005; Moler *et al.*, 2007) e dissipação térmica do excesso de energia luminosa absorvida (Demming-Adams & Adams, 1996; Niyogi, 1999; Horton & Ruban, 2004).

Os mecanismos envolvidos no processo de dissipação térmica do excesso de energia luminosa absorvida, ainda não foram completamente esclarecidos, mas sabe-se que em grande parte, eles são modulados pelo ciclo das xantofilas (Demming-Adams & Adams, 1996; Esteban *et al.*, 2008). A dissipação térmica pelo ciclo das xantofilas é um mecanismo de proteção de rápida ativação e que pode corresponder a 80% da dissipação térmica do *quenching* não-fotoquímico e ser responsável pela dissipação de até 90% da energia de excitação que seria direcionada para o processo fotoquímico (Alves *et al.*, 2002). Neste ciclo, a de-epoxidação da violaxantina em zeaxantina, via o intermediário anteraxantina, é regulada pelo gradiente de prótons na membrana do tilacóide. O papel protetor deste mecanismo ocorre através da transferência da energia de excitação das moléculas de clorofilas para a molécula de zeaxantina, a qual possui a capacidade de dissipar a energia na forma de calor (Demming-Adams & Adams, 1996). Essa transferência de energia pode ocorrer por via direta (Holt *et al.*, 2004) ou, em maior quantidade, por via indireta, através da modificação alostérica de proteínas nos complexos coletores de luz (LHCs), que convertem a conformação dimensional da posição de coletores eficientes de luz para centros de dissipação de energia (Anderson & Osmond, 1987; Horton *et al.*, 2005). Além disso, o ciclo das xantofilas, em especial a zeaxantina, também pode proteger os cloroplastos através de outros mecanismos, como pela estabilização de membranas e pela atividade antioxidativa (Havaux, 1998; Havaux & Niyogi, 1999; Horton *et al.*, 2005).

Caso o mecanismo de rápida ativação da dissipação térmica do *quenching* não-fotoquímico seja insuficiente, as plantas podem, ainda, apresentar outros mecanismos de ação mais prolongada, como a retenção de zeaxantina nas antenas (Demming-Adams & Adams, 2006), a substituição de proteínas D1, dos fotossistema II (FSII), danificadas (Niyogi, 1999; Walters, 2005) ou a retenção de FSII não-funcionais que podem agir como dissipadores de energia (Öquist *et al.*, 1992b). A permanência destes mecanismos de longa duração por vários dias é chamada de fotoinibição crônica (Walters, 2005; Demming-Adams & Adams, 2006).

A fluorescência da clorofila é um método não-invasivo, prático e que tem sido amplamente utilizado para investigar as respostas do FSII às mudanças do ambiente e para a detecção inicial de estresses em plantas (Oxborough & Baker, 1997; Nedbal *et al.*, 2001; Lichtenthaler *et al.*, 2005b). Os parâmetros da fluorescência podem auxiliar na inferência, por exemplo, do processo de aclimação das plantas à variação na intensidade de luz em seus ambientes de crescimento (Einhorn *et al.*, 2004).

No entanto, a maior parte dos estudos que utilizam esta técnica são baseados em metodologias que restringem a área de análise a uma porção limitada da folha. Isto significa que, em cada medida realizada, a fluorescência de apenas um pequeno ponto da folha é captada. Esta

pequena área de análise fornece informações limitadas, uma vez que um pequeno ponto da folha, em geral, não é representativo da atividade fotossintética da folha inteira (Lichtenthaler *et al.*, 2005a). Além disso, a técnica da fluorescência pontual não permite conhecer o padrão do estresse, se este se distribui por igual ou de forma heterogênea, de modo aleatório ou de maneira específica, ao longo da área foliar. Este tipo de informação acaba contribuindo para uma série de generalizações e comprometendo a compreensão sobre as respostas fisiológicas das espécies (Lichtenthaler *et al.*, 2007a).

Por esta razão, recentemente foi desenvolvida a técnica não-invasiva de obtenção da imagem multicolor de alta resolução da fluorescência da clorofila *a*. Esta técnica permite capturar a imagem da fluorescência da folha, ou de uma grande porção da folha, e tem sido sugerida como um método promissor na detecção inicial de estresses em plantas. O potencial deste método está no poder de capturar a heterogeneidade da atividade fotossintética ao longo da folha, além do fato de a imagem sempre fornecer informações úteis e auxiliarem na interpretação e na compreensão dos dados (Govindjee, 2000; Oxborough, 2004; Calatayud *et al.*, 2006).

Alguns estudos têm sido realizados utilizando esta técnica, como na detecção de infecção por vírus (Balachandran *et al.*, 1994; Scholes & Rolfe, 2009), no estudo do estresse hídrico (Calatayud *et al.*, 2006; Massacci *et al.*, 2008; Woo *et al.*, 2008) e da aclimação ao frio (Gray *et al.*, 2003; Ehlerlert & Hinch, 2008). Entretanto, pouco se tem visto no sentido da utilização desta técnica no estudo do estresse luminoso. Alguns trabalhos foram feitos com o intuito de comparar folhas de sol e de sombra de espécies de clima temperado (Lichtenthaler *et al.*, 2007a; 2007b). Mas, até a presente data, nenhuma publicação foi encontrada na literatura, em que fosse utilizado o método da imagem da fluorescência, aliada a outras técnicas, com o objetivo de estudar o estresse luminoso e o processo de aclimação à alta irradiância, em espécies arbóreas tropicais, de diferentes grupos sucessionais.

Neste sentido, o objetivo deste estudo foi o de avaliar os efeitos do incremento súbito de radiação luminosa sobre a atividade fotossintética e a capacidade de aclimação de espécies arbóreas nativas, pertencentes a diferentes grupos sucessionais. Procurou-se responder as seguintes questões: (1) A capacidade de aclimação e a susceptibilidade à fotoinibição diferem entre as espécies exigentes em luz e as espécies tolerantes à sombra? (2) Caso afirmativo, essas diferenças implicam na menor eficiência da dissipação térmica do *quenching* não-fotoquímico e na maior susceptibilidade aos danos oxidativos no aparato fotossintético, nas plantas mais susceptíveis à fotoinibição?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo, material vegetal e delineamento experimental

O estudo foi conduzido na Unidade de Crescimento de Plantas (UCP), do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Minas Gerais, Brasil, entre o período de abril de 2009 a junho de 2010.

As plantas foram fornecidas pelo viveiro do Centro de Pesquisa e Conservação do Quadrilátero Ferrífero da Companhia Vale do Rio Doce - Sabará, MG.

A escolha das espécies foi feita entre aquelas mais utilizadas e que apresentavam maior sucesso nos programas de recuperação de áreas degradadas deste Centro de Pesquisa. A classificação das espécies escolhidas foi realizada com base na literatura (Lorenzini, 2000; Carvalho, 2006) e na experiência empírica de campo.

Foram escolhidas cinco espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica, de grupos sucessionais diferentes, dentre as quais três são espécies exigentes em luz, *Schinus terebinthifolia* Raddi. (Anacardiaceae), *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns (Malvaceae) e *Joannesia princeps* Vell. (Euphorbiaceae) e duas são espécies tolerantes à sombra, *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Y. T. Lee et Langenh (Leguminosae Caesalpinoideae) e *Lecythis pisonis* CAMB (Lecythidaceae).

As espécies *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *J. princeps* são comumente encontradas nas vegetações pioneiras e secundárias iniciais de uma variedade de formações, como Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Semidecidual, Cerrado, Restinga e até Manguezais, como no caso de *S. terebinthifolia*. As três espécies são frequentemente recomendadas na recuperação de áreas degradadas, apresentando, em geral, crescimento rápido no campo, grande produção de folhas de fácil decomposição, além de possuírem atrativos para a fauna, como flores melíferas e frutos que são muito procurados por pássaros e mamíferos, que comem a polpa dos frutos e ajudam na dispersão das sementes. (Barros & Brandi, 1975; Carneiro *et al.*, 1996; Lorenzini, 2000; Carvalho, 2006).

As espécies *H. courbaril* e *L. pisonis* são comumente encontradas nas vegetações em estágios sucessionais mais avançados e são restritas às formações da Floresta Ombrófila Densa e da Floresta Estacional Semidecidual. Ambas as espécies possuem valor econômico, pois fornecem madeira de ótima qualidade e frutos e sementes comestíveis, muito procurados pela fauna silvestre (Lorenzini, 2000; Carvalho, 2006).

Indivíduos com idade média de dois meses, de cada espécie, foram transplantados para vasos plásticos contendo cinco litros de substrato. O substrato foi preparado a partir da mistura de solo, areia e húmus, na proporção 1:1:1 e com correção da acidez e da fertilidade, segundo a quinta aproximação (Ribeiro *et al.*, 1999).

Os vasos foram estabelecidos, inicialmente, em dois tratamentos de luminosidade. O primeiro deles consistiu de um tratamento a pleno sol, sob 100% da radiação solar incidente (I_{100}), onde o valor médio diário da radiação global foi de $919,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 64,48$, o da radiação fotossinteticamente ativa foi de $757,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 88,68$, o da temperatura foi de $25,5^{\circ}\text{C} \pm 0,40$ e da umidade relativa do ar de $72,8\% \pm 1,05$.

O segundo consistiu de um tratamento de sombreamento artificial, proporcionado por cobertura com tela sombrite, com 20% da radiação solar incidente (I_{20}), onde o valor médio diário da radiação global foi de $172,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 16,09$, o da radiação fotossinteticamente ativa foi de $137,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 21,95$, o da temperatura foi de $24,2^{\circ}\text{C} \pm 0,38$ e da umidade relativa do ar de $76,8\% \pm 1,35$.

Todas as plantas receberam, ao longo de todo o experimento, irrigação até a saturação do solo e adubação de manutenção de nitrogênio e potássio, segundo a quinta aproximação (Ribeiro *et al.*, 1999).

Após um período de seis meses de cultivo, cinco indivíduos de cada espécie foram transferidos do tratamento I_{20} para o tratamento I_{100} .

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, com três tratamentos, I_{20} (20% da radiação plena), I_{100} (pleno sol) e $I_{20} \rightarrow I_{100}$ (transferência da condição de sombreamento para o pleno sol) e com quatro repetições por espécie.

2.2. Características avaliadas

O processo de aclimação e os efeitos ocasionados pelo incremento súbito de radiação luminosa sobre a atividade fotossintética das “plantas transferidas”, das cinco espécies estudadas, foram acompanhados ao longo de 30 dias, por meio da obtenção das imagens da fluorescência da clorofila. A contribuição da dissipação térmica do *quenching* não-fotoquímico e dos danos causados no aparato fotossintético pelo estresse oxidativo, foram avaliados através da quantificação do conteúdo de xantofilas e do MDA acumulado, em duas das cinco espécies estudadas.

As avaliações das “plantas transferidas” foram realizadas nos dias 0, antes da transferência, e nos dias 1, 3, 7, 14 e 30, após a transferência. As avaliações das “plantas controle da sombra” e

das “plantas controle do sol” foram realizadas no dia 0 e no dia 30. Em todas as plantas, as avaliações foram realizadas sempre nas mesmas folhas, completamente expandidas, situadas no terço médio das plantas e que não apresentavam sinais de herbivoria e ataque de patógenos.

2.2.1. Imagem e parâmetros da fluorescência da clorofila

As imagens da fluorescência foram obtidas por intermédio do fluorômetro modulado Imaging-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Germany) versão Standard, equipado com uma pinça especial para suporte da folha modelo IMAG-USH (Universal Sample Holder) e uma câmera de captura de imagens CCD (Charge Coupled Device) com resolução de 640×480 pixels.

As mensurações foram realizadas em sala climatizada, onde folhas não-destacadas foram previamente mantidas no escuro, por 30 minutos, e dispostas a uma distância fixa da câmera. Inicialmente, foram aplicados sobre as folhas pulsos de luz modulada, com comprimento de onda entre 650 nm (vermelho) e 780 nm (próximo ao infravermelho) para determinação da absorbância. Logo após, foi aplicada uma luz de baixa intensidade para determinação da imagem da fluorescência mínima (F_0), seguido de um pulso de saturação ($2400 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para obtenção da imagem da fluorescência máxima após adaptação ao escuro (F_m). Uma luz act\u00ednica com comprimento de onda de 470 nm e intensidade de $600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, foi mantida por 90 segundos e, logo após, aplicado novo pulso de saturação para obtenção das imagens da fluorescência máxima e da fluorescência transiente, após adaptação à luz (F_m' e F). Para análise dos valores de fluorescência na imagem, foi delimitado a porção direita do limbo, excluindo-se a nervura central, com o auxílio do software ImaginWin. A partir dos valores de F_0 , F_m , F e F_m' , foram calculados os valores do rendimento qu\u00e2ntico potencial do FSII, $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, de acordo com Kitajima & Butler (1975), do rendimento qu\u00e2ntico efetivo do FSII, $Y(\text{II}) = (F_m' - F)/F_m'$, do rendimento qu\u00e2ntico da dissipação regulada de energia não-fotoqu\u00edmica no FSII, $Y(\text{NPQ}) = (F/F_m') - (F/F_m)$, e do rendimento qu\u00e2ntico da dissipação não-regulada de energia não-fotoqu\u00edmica no FSII, $Y(\text{NO}) = F/F_m$, de acordo com Hendrickson *et al.* (2004) e Klughammer & Schreiber (2008).

2.2.2. Quantificação do conte\u00fado de xantofilas

A quantificação do conte\u00fado de xantofilas foi realizada de acordo com os procedimentos descritos por Ramalho *et al.* (1997) e Johnson *et al.* (1993). Os compostos foram identificados mediante seus espectros de absorção e tempos de retenção. A quantificação individual das xantofilas foi estimada pela proporcionalidade entre a \u00e1rea integrada dos cromatogramas, obtidos a 440 nm, e a \u00e1rea dos cromatogramas dos respectivos padr\u00f5es, obtidos no mesmo comprimento

de onda. O conteúdo das xantofilas foi expresso em mmol de xantofila por mol de clorofilas totais. A concentração de cada xantofila, violaxantina (V), anteraxantina (A) e zeaxantina (Z), foi expressa em porcentagem, em relação à concentração total de xantofilas. O estado de de-epoxidação (DEPS), envolvendo os compostos do ciclo das xantofilas (V, A e Z), foi calculado conforme Ramalho *et al.* (1997) em que $DEPS=(Z+A)/(Z+A+V)$.

2.2.3. Quantificação do malonaldeído acumulado

A concentração de malonaldeído (MDA) acumulado foi determinada através, inicialmente, da maceração do tecido foliar em ácido tricloroacético (TCA) 0,1% p/v. Em seguida, o material macerado foi centrifugado e, ao sobrenadante, adicionado uma solução de ácido tiobarbitúrico em TCA. A mistura foi então incubada à 95°C e após 30 minutos, a reação foi interrompida transferindo-se a mistura para banho de gelo. Finalmente, a absorbância foi medida, por espectrofotometria, a 532 e 600 nm. A absorbância de 600 nm foi subtraída da absorbância de 532 nm e a concentração de MDA foi calculada usando o coeficiente de extinção de $155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$, segundo Heath e Packer (1968).

2.3. Análise estatística

O experimento foi montado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) e em esquema de parcelas subdivididas. Para comparações entre fatores foi aplicado o teste de Tukey à 5% de probabilidade para o erro tipo I, com o auxílio do programa Statistica 7.0 (StartSoft Inc., 2004)

3. RESULTADOS

3.1. Fluorescência da clorofila

As imagens da fluorescência da clorofila demonstraram que o sinal captado apresentou-se distribuído de maneira desigual ao longo do limbo da folha, sem padrão específico de distribuição, como exemplificado pelas imagens dos parâmetros F_v/F_m , Y(II), Y(NPQ) e Y(NO) nas Figuras

Nas espécies *H. courbaril* e *L. pisonis*, as imagens das folhas das “plantas controle do sol”, mantidas no tratamento I_{100} , mostraram um rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) mais

baixo que as imagens das “plantas controle da sombra”, mantidas no tratamento I₂₀, (0,604 ±0,042 e 0,646 ±0,066).

Antes da transferência, as imagens das folhas das “plantas transferidas”, obtidas no dia 0, apresentaram imagens do F_v/F_m semelhantes às imagens obtidas nas “plantas controle da sombra”, com valores numéricos altos em torno de 0,790 ±0,027 e 0,784 ±0,014, respectivamente.

Após a transferência, a imagem do F_v/F_m das “plantas transferidas” mostra diminuição significativa deste parâmetro, em todas as espécies. Na maioria delas, o maior declínio foi observado no dia 7 após a transferência. Em *J. princeps*, o maior declínio foi registrado no dia 14. A ordem crescente da amplitude do declínio em F_v/F_m, causado pelo aumento súbito da radiação luminosa, foi: *S. terebinthifolia* < *P. grandiflorum* < *J. princeps* < *H. courbaril* < *L. pisonis* (Figura 4).

As “plantas transferidas” de todas as espécies mostraram recuperação gradual do F_v/F_m até o trigésimo dia de aclimatação, com imagens semelhantes às obtidas no dia 0, antes da transferência. As maiores recuperações foram observadas nas espécies *J. princeps*, *S. terebinthifolia* e *P. grandiflorum* (98,44%; 95,17% e 94,04%), enquanto que nas espécies *H. courbaril* e *L. pisonis* esta recuperação foi menos pronunciada (78,20% e 81,20%).

O rendimento quântico efetivo do FSII (Y(II)) das “plantas controle do sol” apresentaram valores menores que os observados nas “plantas controle da sombra”, em todas as espécies. As espécies que apresentaram menores diferenças foram *S. terebinthifolia* e *H. courbaril*.

Nas “plantas transferidas”, as imagens mostraram redução acentuada do Y(II) logo no primeiro dia após a transferência e no dia 30 após a transferência, as imagens de todas as “plantas transferidas” apresentaram-se semelhantes às obtidas nas “plantas controle do sol”.

As espécies *P. grandiflorum*, *J. princeps* e *L. pisonis* apresentaram os maiores decréscimos do Y(II) após a transferência (88,7%; 76,9% e 73,7%, respectivamente), enquanto *H. courbaril* e *S. terebinthifolia* apresentaram reduções menos pronunciadas (38,9% e 53,0%, respectivamente). A maior recuperação deste parâmetro foi observada na espécie *S. terebinthifolia* (30,0%).

A redução dos valores do Y(II) foi acompanhada pelo aumento do rendimento quântico da dissipação regulada do *quenching* não-fotoquímico (Y(NPQ)). A maioria das espécies apresentou incremento entre 98,5% e 137,5% nos valores do Y(NPQ), após a transferência, com exceção da espécie *H. courbaril* que apresentou aumento de apenas 12,0% neste parâmetro.

A maioria das espécies não apresentou diferença significativa do rendimento quântico da dissipação não-regulada de energia no FSII (Y(NO)), com exceção de *L. pisonis*, que apresentou redução significativa deste parâmetro no dia 7 após a transferência, seguida de novo aumento deste parâmetro.

3.2. Quantificação do conteúdo de xantofilas

O aumento no estado de de-epoxidação (DEPS), envolvendo os compostos do ciclo das xantofilas, violaxantina (V), anteraxantina (A) e zeaxantina (Z), foi observado logo no primeiro dia após a transferência, em ambas as espécies analisadas (Figura 6). Na espécie *L. pisonis*, os valores do DEPS apresentaram aumento de 203,47% no dia 3, enquanto que nas plantas da espécie *P. grandiflorum* este aumento chegou a 132,54%, no dia 7 após a transferência.

A porcentagem de Z acumulada logo após a exposição à alta irradiância apresentou-se quase totalmente reconvertida em A e V, no final dos 30 dias de aclimação. Porcentagens de V semelhantes aos observados nas plantas antes do início da transferência foram obtidas no dia 30, em *P. grandiflorum* e nos dias 14 e 30, em *L. pisonis*.

Nos períodos de maior DEPS, a concentração de Z+A chegou a corresponder 94,48% e 87,64% do conteúdo total de xantofilas nas espécies *L. pisonis* e *P. grandiflorum*, respectivamente. A acumulação máxima do produto final da de-epoxidação (Z) foi observada no dia 7, com aumento de 10,6 vezes nas plantas da espécie *L. pisonis* e de 5,9 vezes nas plantas da espécie *P. grandiflorum*, em relação à porcentagem de Z obtida nas folhas das mesmas plantas no dia 0, antes da transferência. A porcentagem do produto intermediário (A) permaneceu praticamente constante ao longo do período observado, em ambas as espécies analisadas. Ainda, o aumento do DEPS e da porcentagem de Z foi acompanhado pelo aumento da concentração de xantofilas totais (V+A+Z).

3.3. Acúmulo de MDA

A exposição das “plantas transferidas” à alta irradiância levou ao aumento significativo da concentração de MDA, em ambas as espécies (Figura 7). As maiores concentrações foram observadas no dia 7 após a transferência, com aumento de 13,1% na espécie *P. grandiflorum* e 29,19% na espécie *L. pisonis*. Embora o maior incremento na concentração de MDA, após a transferência, tenha sido observado nas plantas de *L. pisonis*, a espécie *P. grandiflorum* apresentou, comparativamente, maiores acúmulos deste subproduto da peroxidação lipídica durante todo o experimento.

Após o dia 7, os níveis de MDA retornaram a níveis semelhantes às concentrações obtidas nas mesmas plantas antes da transferência.

4. DISCUSSÃO

Em primeiro lugar, as imagens da fluorescência mostraram em todas as plantas sob todos os tratamentos, um sinal mais baixo da fluorescência ao redor da nervura principal e das nervuras secundárias, uma característica que parece se inerente às folhas, uma vez que foi verificada em outras espécies sob estudos de diversas naturezas, como de assimilação de CO₂, de fonte-dreno e de deficiência hídrica (Bros *et al.*, 1996; Meng *et al.*, 2001; Calatayud *et al.*, 2006). Segundo, como conseqüência do súbito aumento da radiação luminosa, foi observado em todas as plantas analisadas, decréscimo no sinal da fluorescência ao longo da superfície da folha, de maneira heterogênea e sem padrão específico. Este declínio heterogêneo no sinal da fluorescência e na atividade fotoquímica pode ser atribuído às diferenças na composição e na concentração de pigmentos e na função estomática, existentes ao longo da folha (Terashima, 1992; Poole *et al.*, 1996). Estas diferenças tornam algumas partes da folha mais susceptíveis ao estresse luminoso, justificando o padrão observado. Diferenças espaciais no sinal da fluorescência como conseqüência do aumento da intensidade da radiação luminosa também foram observadas em folhas de sol e de sombra de *Acer pseudoplatanus*, *Tilia cordata* e *Abies alba*, o que sugere que o estresse luminoso deva ser, de fato, caracterizado por uma resposta heterogênea e aleatória ao longo do limbo foliar (Lichtenthaler *et al.*, 2007).

No primeiro dia após a transferência, as imagens das “plantas transferidas” da condição sombreada (I₂₀) para a condição de alta irradiância (I₁₀₀), das cinco espécies estudadas, mostrou decréscimo no rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m) de 24,13%, como na espécie *S. terebinthifolia*, a até 56,13%, como na espécie *L. pisonis* (Figuras 1 e 4). O decréscimo do F_v/F_m, na maioria das espécies estudadas, persistiu progressivamente por até 7 dias, antes de serem observados sinais de recuperação. Na espécie *J. princeps*, as “plantas transferidas” apresentaram decréscimo persistente no F_v/F_m por até 14 dias (Figura 4).

O F_v/F_m é um parâmetro que permite inferências sobre a eficiência máxima na qual a luz absorvida pelo FSII é utilizada para reduzir o *pool* de Q_A, sendo um indicador sensível do desempenho fotossintético. Neste sentido, o decréscimo persistente do F_v/F_m observado nas “plantas transferidas” sugere uma perda irreversível na função do FSII e a ocorrência de fotoinibição crônica (Demming-Admas & Adams, 1996).

A fotoinibição crônica pode ser o resultado de detrimientos no centro de reação do fotossistema II (FSII), associados a danos na proteína D1 (Osmond, 1993), ou da retenção persistente de zeaxantina e anteraxantina nas antenas coletoras de luz (LHCs) (Demming-Adams *et al.*, 2006). Segundo Björkman e Demmig (1987), para plantas vasculares sadias, o parâmetro

F_v/F_m deve se situar em torno de 0,83. Mudanças nesse valor são atribuídas a alterações na eficiência do *quenching* não-fotoquímico e valores abaixo da faixa 0,83 são bons indicativos de estresse, especialmente de fotoinibição. Decréscimos do F_v/F_m após a exposição à alta irradiância de plantas aclimatadas à condição de sombreamento também foram observados em diversas espécies arbóreas (Mulkey & Pearcy, 1992; Lovelock *et al.*, 1994; Burritt & Mackenzie, 2003; Kitao *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2006; Tobita *et al.*, 2010).

Os maiores decréscimos do F_v/F_m foram observados nas espécies *H. courbaril* e *L. pisonis*, indicando que estas espécies apresentaram fotoinibição mais severa, como evidenciado pelo aspecto amarelado observado nas folhas de algumas repetições dessas espécies. O menor decréscimo no F_v/F_m foi observado na espécie *S. terebinthifolia*, indicando menor susceptibilidade à fotoinibição e melhor desempenho desta espécie em ambientes que tenham sofrido aumento da irradiância.

De fato, *S. terebinthifolia* é conhecida como uma espécie exigente em luz, de comportamento pioneiro e, muitas vezes agressivo, capaz de colonizar rapidamente áreas perturbadas. Ainda, é uma espécie que apresenta ampla dispersão geográfica, sendo encontrada em vários tipos de ambientes, desde restingas e manguezais a florestas pluviais e semidecíduas, sendo, portanto, uma espécie com grande capacidade de ajustes metabólicos e de se aclimatar a uma variedade de ambientes (Lorenzi, 2000; Carvalho, 2006).

Após trinta dias, as “plantas transferidas” das espécies exigentes em luz *S. terebinthifolia*, *P. grandiflorum* e *J. princeps*, apresentaram imagens do F_v/F_m próximos aos obtidos nas mesmas plantas antes da transferência, demonstrando que houve aclimatação do aparato fotossintético à nova condição de luminosidade. A recuperação do F_v/F_m pode ser atribuída ao aumento do número de centros de reação operantes, devido provavelmente à síntese *de novo* de proteínas D1 (Tobita *et al.*, 2010). Além disso, a gradual recuperação do F_v/F_m pode ser atribuída também à participação dos mecanismos de fotoproteção no processo de recuperação da fotoinibição, verificada pelo aumento no rendimento da dissipação regulada do *quenching* não-fotoquímico (Y(NPQ)). A relação entre a dissipação térmica regulada e a recuperação do F_v/F_m também foi verificada em espécies do gênero *Garcinia* (Guo *et al.*, 2006), nas espécies *Anacardium excelsum* e *Castilla elástica* (Thiele *et al.*, 1996) e na espécie *Spinacia oleracea* (Leitsch *et al.*, 1994).

Nas “plantas transferidas” das espécies tolerantes à sombra, *H. courbaril* e *L. pisonis*, o F_v/F_m , no trigésimo dia após da transferência, permaneceu baixo em relação aos obtidos nas mesmas plantas no dia anterior à transferência. Muitas vezes, as alterações fisiológicas necessárias para a manutenção da eficiência fotossintética sob as novas condições ambientais não ocorrem nas folhas totalmente expandidas e com o maquinário fotossintético completamente

formado, podendo ocorrer, mais tarde, nas folhas novas ainda em desenvolvimento (Naidu & Delucia, 1997; Walters, 2005). Entretanto, no caso das espécies *H. courbaril* e *L. pisonis*, mesmo as “plantas do sol”, que permaneceram sete meses sob a condição de alta irradiância, apresentaram F_v/F_m baixos, comprovando menor capacidade de aclimação destas espécies à alta irradiância.

As espécies *H. courbaril* e *L. pisonis* são consideradas espécies tolerantes à sombra, encontradas frequentemente em vegetações de estágios sucessionais tardios, onde permanecem durante todo o período juvenil no ambiente do sub-bosque. Em geral, as plantas tolerantes à sombra, tendem a apresentar reduzida capacidade de aclimação à alta irradiância e a serem mais susceptíveis à fotoinibição, quando comparadas com espécies exigentes em luz.

As “plantas transferidas” de todas as espécies apresentaram redução do rendimento efetivo do FSII (Y(II)), após a transferência. O Y(II) é um dos parâmetros da fluorescência mais utilizados e fornece uma estimativa da eficiência quântica do FSII, ou seja, fornece uma estimativa da proporção de energia absorvida pela clorofila associada ao FSII que está sendo, de fato, direcionada para a redução do primeiro aceptor estável de elétrons, Q_A , e para a indução do processo fotoquímico (Genty *et al.*, 1989).

A redução deste parâmetro demonstra que grande porcentagem dos *quanta* absorvidos não foi convertida em energia química pela separação fotoquímica de cargas nos centros de reação do FSII (Calatayud *et al.*, 2006). Neste caso, os *quanta* remanescentes foram dissipados através do *quenching* não-fotoquímico, como evidenciado no aumento do Y(NPQ) e do Y(NO), proporcionalmente à redução do Y(II). As “plantas controle do sol” de todas as espécies também apresentaram baixo Y(II) e aumento no Y(NPQ) e no Y(NO). Em geral, as plantas desenvolvidas sob uma alta densidade de fluxo de fótons apresentam a capacidade de absorção de energia luminosa reduzida e a habilidade de dissipação do excesso de energia de excitação aumentada (Walter, 2005). No entanto, as plantas ainda mantiveram grande parte dos centros de reação aberta, como evidenciado nos valores do Y(II). Segundo Rosenqvist (2001), as plantas ajustam a capacidade fotossintética mantendo, normalmente, mais da metade dos centros de reação abertos, ou em estado oxidado.

O *quenching* não-fotoquímico envolve dois processos de dissipação. O primeiro deles refere-se ao rendimento quântico da dissipação térmica regulada do *quenching* não-fotoquímico, representado por Y(NPQ), o qual indica a dissipação térmica que ocorre no centro de reação do FSII, envolvendo as xantofilas zeaxantina e anteraxantina (Klughammer & Schreiber, 2008). A dissipação térmica regulada do *quenching* não-fotoquímico é induzida pela luz e regulada pelo

gradiente de prótons na membrana do tilacóide, (Demming-Adams *et al.*, 1996; Hendrickson *et al.*, 2004).

O segundo processo refere-se ao rendimento quântico da dissipação não-regulada do *quenching* não-fotoquímico, representado pelo Y(NO) (Klughammer & Schreiber, 2008). O Y(NO) indica a soma da energia perdida por meio de mecanismos passivos e intrínsecos, de curta duração, como a energia perdida na transferência por ressonância entre as moléculas de clorofila nos LHCs; a energia dissipada termicamente de maneira não-regulada pelos carotenos constitutivos da antena do FSII (luteínas, β -carotenos) e a energia perdida na forma de fluorescência pela clorofila do centro de reação (Genty *et al.*, 1996; Hendrickson *et al.*, 2004; Klughammer & Schreiber, 2008). Ainda, no Y(NO) também estão incluídos mecanismos dissipativos de longa duração, envolvendo 3 carotenóides e $^3\text{Chl}^*$ (Kramer *et al.*, 2004). As perdas de energia por mecanismos intrínsecos e inevitáveis correspondem, em geral, a menos de 20% da energia absorvida. Uma vez que os mecanismos da dissipação térmica regulada (NPQ) não sejam afetados, o Y(NPQ) pode corresponder a 90% da energia luminosa absorvida, com potencial para ser utilizada na fotossíntese. Valores altos no Y(NPQ) são indicativos de alta capacidade fotoprotetora da planta. Grandes aumentos no Y(NPQ) podem até levar a uma redução no Y(NO) (Klughammer & Schreiber, 2008), como observado nas plantas da espécie *S. terebinthifolia*, após a transferência. Por outro lado, sob alta irradiância, valores altos no Y(NO) são indicativos de danos fotoinibitórios e refletem ineficiência de dissipação pelo Y(II) e pelo Y(NPQ) e incapacidade da planta de se proteger contra danos causados pelo excesso de radiação luminosa (Klughammer & Schreiber, 2008). Este foi o caso da espécie *L. pisonis*, onde se observou o maior aumento no Y(NO), após a exposição das plantas à alta irradiância. A ocorrência de fotoinibição foi confirmada pela redução acentuada no F_v/F_m e no baixos valores do Y(II).

Redução nos valores do F_v/F_m também foram observados nas “plantas transferidas” da espécie *H. courbaril*, a qual apresentou a menor recuperação do F_v/F_m . Esta espécie, por sua vez, também apresentou baixos valores no Y(II) e altos valores no Y(NPQ) e no Y(NO), além de baixa amplitude nos valores desses rendimentos, tanto nas “plantas transferidas” quanto nas “plantas-controlé”. Estes resultados indicam baixa capacidade de regulação dos mecanismos fotoquímicos e não-fotoquímicos para a dissipação da energia luminosa absorvida, evidenciando alta susceptibilidade à fotoinibição também na espécie *H. courbaril*.

A fotoinibição verificada em *H. courbaril* e *L. pisonis*, no entanto, pode ser interpretada não somente como danos no aparato fotossintético, mas como uma estratégia adaptativa dessas espécies para consumir o excesso de energia absorvida e superar o estresse luminoso causado pela exposição prolongada à alta irradiância. Em alguns casos, a fotoinibição pode ser considerada

como uma característica adaptativa de proteção da planta contra o aumento da radiação luminosa, quando o mecanismo de dissipação térmica pelo ciclo das xantofilas, regulado pelo ΔpH transtilacoidal, é insuficiente (Öquist *et al.*, 1992b; Einhorn *et al.*, 2004). Algumas espécies, por exemplo, tendem a reter FSII não-funcionais danificados pelo excesso de luminosidade, ao invés de substituí-los por novos centros de reação funcionais (Öquist *et al.*, 1992a). Este tipo de comportamento é geralmente verificado nas espécies tolerantes à sombra, como reflexo de uma estratégia mais conservativa de uso dos recursos. A rápida substituição dos centros de reação danificados envolve a síntese de novas proteínas e maior gasto energético, o que para as plantas exigentes em luz pode não representar um problema, mas para as espécies tolerantes à sombra, que apresentam taxas fotossintéticas mais baixas, a retenção de FSII não-funcionais representa uma adaptação para a conservação de energia (Öquist *et al.*, 1992a).

A fotoinibição do FSII como mencionado anteriormente pode ser causada por danos oxidativos no aparato fotossintético, como danos à proteína D1, e pela retenção persistente de zeaxantina nas antenas (Demming-Adams *et al.*, 2006). No entanto, estudos têm demonstrado que a contribuição da inativação oxidativa da proteína D1 é pequena, principalmente para as plantas que possuem um *pool* grande de carotenóides e alta atividade de de-epoxidação das xantofilas (Thiele *et al.*, 1996). Estes estudos sugerem que a fotoinibição do FSII é causada, em larga escala, pela ligação persistente de zeaxantina no complexo coletor de luz e, ainda, que este mecanismo de fotoproteção do FSII facilita e complementa a dissipação térmica regulada, dependente do ΔpH da membrana do tilacóide.

A análise do conteúdo de xantofilas das espécies *L. pisonis* e *P. grandiflorum* mostraram que o aumento do Y(NPQ), após a exposição à alta irradiância, foi acompanhado da síntese de novas xantofilas e da indução no aumento da porcentagem de zeaxantina (Z) e anteraxantina (A), a partir da de-epoxidação do *pool* de violaxantina (V). Este resultado indica que a presença de zeaxantina teve um papel importante na dissipação térmica do *quenching* não-fotoquímico. Ainda, o fato de a acumulação máxima de zeaxantina ter ocorrido no mesmo período da maior depressão do F_v/F_m e do Y(II) sugere a presença persistente desta xantofila nos LHCs e contribuição deste mecanismo para o decréscimo crônico da capacidade fotossintética.

A correlação entre níveis de Z ou Z+A e do Y(NPQ) já foi demonstrada em alguns estudos (Demming-Admas & Adams, 1996; Cheng, 2003; Franco, 2007), assim como também foi demonstrada a relação da depressão do F_v/F_m e a presença persistente de zeaxantina nas antenas (Cheng, 2003; Demming-Adams *et al.*, 2006). Os mecanismos envolvidos na presença permanente de zeaxantina ainda não são bem esclarecidos, mas acredita-se que estejam

envolvidos com a sustentação de um gradiente de prótons na membrana do tilacóide dependente de ATP, via ATPase (Gilmore & Yamamoto, 1992).

Durante a taxa máxima de de-epoxidação, a concentração de Z+A chegou a corresponder a 94,48% e 87,64% nas espécies *L. pisonis* e *P. grandiflorum*, respectivamente, indicando que o ciclo das xantofilas operou em sua capacidade máxima para dissipar o excesso de energia de excitação, durante o período de aclimação das “plantas transferidas”. Dessa concentração de Z+A observada nas plantas durante esse período de maior estado de de-epoxidação, apenas 6,14% a 8,9% correspondeu à concentração de A. Segundo Gilmore & Yamamoto (1992), a anteraxantina também é capaz de dissipar energia de excitação na forma de calor tanto quanto a zeaxantina. Baixos valores de A durante o período de aclimação à alta irradiância também foram observados nas espécies *Schefflera macrocarpa* e *Ouratea hexasperma* (Franco *et al.*, 2007).

Os valores obtidos para a concentração total de xantofilas para *P. grandiflorum* e *L. pisonis* condizerem com os resultados obtidos em outras espécies arbóreas, como em *Schefflera macrocarpa* e *Ouratea hexasperma* (Franco *et al.*, 2007), em *Ficus insipida*, *Cecropia obtusifolia*, *Ochroma pyramidale*, *Drypetes standleyi*, *Quararibea asterolepis* e *Faramea accidentalres* (Krause *et al.*, 2001) e até mesmo na planta aquática *Zostera marina* (Ralph *et al.*, 2002).

Apesar do aumento no *pool* de xantofilas e no estado de de-epoxidação do ciclo das xantofilas, a ocorrência do estresse oxidativo e da peroxidação de lipídeos ainda foram inevitáveis, como evidenciado nos resultados do acúmulo de MDA.

O aumento na concentração de MDA está associado ao aumento na peroxidação de lipídeos, indicando danos às membranas e produção de espécies reativas de oxigênio (Bailly *et al.*, 1996; Queiroz *et al.*, 1998). Aumento semelhante ao observado na peroxidação de lipídeos neste estudo, como consequência da exposição à alta irradiância das plantas aclimatadas ao sombreamento, também foi observado em plântulas de *Phalaenopsis* (Ali, *et al.*, 2005), de *Begonia* (Burrit & Mackenzie, 2003) e na espécie *Oryza sativa* (Vaz & Sharma, 2009).

A espécie *P. grandiflorum* apresentou maior concentração de MDA ao longo do experimento e menores concentrações de xantofilas, em comparação à espécie *L. pisonis*. Além disso, em ambas as espécies, a redução na concentração de MDA e a recuperação do F_v/F_m ocorreram logo após os valores máximos no DEPS. Estes resultados demonstram o papel protetor da zeaxantina, em conjunto provavelmente com mecanismos enzimáticos e não-enzimáticos de defesa contra o estresse oxidativo, na recuperação da fotoinibição e no processo de aclimação ao aumento da radiação luminosa.

5. CONCLUSÃO

Os resultados obtidos a partir da análise das imagens da fluorescência permitiram constatar diferenças na susceptibilidade à fotoinibição e na capacidade de aclimação entre os grupos das espécies estudadas.

O grupo das espécies exigentes em luz, representado por *S. terebinthifolia*, *H. courbaril* e *J. princeps*, apresentou menor susceptibilidade à fotoinibição, verificada pelos menores decréscimos no Fv/Fm, e maior capacidade de aclimação, verificada pela maior recuperação do Fv/Fm e do Y(II) e maior eficiência Y(NPQ). Além disso, estas espécies também mostraram baixa amplitude de diferença desses parâmetros entre os controles do sol e da sombra, evidenciando capacidade de aclimação destas espécies em ambos os ambientes luminosos.

Por outro lado, o grupo das espécies tolerantes à sombra, representado por *H. courbaril* e *L. pisonis*, apresentou maior susceptibilidade à fotoinibição, verificada pelo maior decréscimo do Fv/Fm, e menor capacidade de aclimação, evidenciada pela recuperação incompleta do Fv/Fm do Y(II) e menor eficiência do Y(NPQ). Em contraste, estas espécies apresentaram uma maior amplitude entre os resultados obtidos para os controles do sol e da sombra demonstrando baixa capacidade de aclimação à alta irradiância.

A análise de xantofilas mostrou que a concentração destes pigmentos e o estado de de-epoxidação do ciclo das xantofilas está intimamente ligado ao Y(NPQ) e que este possui um papel fundamental na proteção do aparato fotossintético contra o excesso de radiação luminosa e o estresse oxidativo causado pela fotoinibição.

No entanto, a análise de xantofilas mostrou também que o potencial do *quenching* não-fotoquímico, associado ao ciclo das xantofilas, não está necessariamente relacionado ao grupo sucessional da espécie. Como era de se esperar, uma espécie exigente em luz deveria apresentar um mecanismo de dissipação térmica mais eficiente e um *pool* de xantofilas maior que uma espécie tolerante à sombra. No entanto, a espécie exigente em luz *P. grandiflorum* apresentou uma concentração de xantofilas menor que a espécie tolerante à sombra *L. pisonis*, além de maiores níveis de peroxidação lipídica, indicado pela concentração de MDA.

Os resultados corroboram com a hipótese inicial de que espécies exigentes em luz apresentam maior capacidade de aclimação e maior eficiência fotoquímica sob alta irradiância que as espécies tolerantes à sombra. No entanto, a maior susceptibilidade à fotoinibição verificada no grupo das espécies tolerantes à sombra pode não estar associada à menor eficiência da dissipação térmica do *quenching* não-fotoquímico, associado ao ciclo das xantofilas. Portanto, os motivos que tornam as espécies tolerantes à sombra menos capazes de colonizar e competir em

ambientes de alta irradiância podem estar associados a outros fatores que não a capacidade de dissipar o excesso de energia luminosa.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALI, M. B.; HAHN, E.; PAEK, K. 2005. Effects of light intensities on antioxidant enzymes and malondialdehyde content during short-term acclimatization on micropropagated *Phalaenopsis plantlet*. *Environmental and Experimental Botany*, 54:109-120.
- ALVES, P.L.C.A.; MAGALHÃES, A.C.N.; BARJA, P.R. 2002. The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation. *The Botanical Review*, 68(2):193-208.
- ANDERSON, J.M.; OSMOND, C.B. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. In: Kyle, D.J.; Osmond, C.B.; Arntzen, C.J. (eds) *Photoinhibition. Topics in photosynthesis*, vol.9, Amsterdam: Elsevier, 1-38.
- ARORA, A.; SAIRAM, R.K.; SRIVASTAVA, G.C. 2002. Oxidative stress and antioxidative system in plants. *Current Science*, 82(10):1227-1238.
- ASADA, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology*, 50:601-639.
- BAILLY, C.; BENAMAR, A.; CORBINEAU, F.; DÔME, D. 1996. Changes in malondialdehyde content and in superoxide dismutase, catalase and glutathione reductase in sunflower seed as related to deterioration during accelerated aging. *Physiology Plant*, 97:104-110.
- BALACHANDRAN, S.; OSMOND, C.B.; DALEY, P.F. 1994. Diagnosis of the earliest strain-specific interactions between tobacco mosaic virus and chloroplasts of tobacco leaves in vivo by means of chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology*, 104:1059-1065.
- BARBOSA, L. M. 2006. Recuperação florestal de áreas degradadas no Estado de São Paulo: histórico, situação atual e projetos. In: Barbosa, L. M. (Coord.) *Manual para Recuperação de Áreas Degradadas do Estado de São Paulo – Matas Ciliares do Interior Paulista*. FAPESP, SMA/SP, GEF, Prefeitura de Guaratinguetá, CATI Guaratinguetá, IBt/SP e Governo de São Paulo.
- BARROS, N. F. de; BRANDI, R. M. 1975. Influência de três espécies florestais sobre a fertilidade de solo de pastagem em Viçosa, MG. *Brasil Florestal*, Rio de Janeiro, 6(21):24-29.

- BJÖRKMAN, O.; DEMMING, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:489-504.
- BROKAW, N.V.L. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75:9-19, 1987.
- BROS, E.; MEYER, S.; GENTY, B. 1996. Heterogeneity of leaf CO₂ assimilation during photosynthetic induction, *Plant Cell Environment*, 19: 1349–1358.
- BURRITT, D.J.; MACKENZIE, S. 2003. Antioxidant Metabolism during Acclimation of *Begonia x erythrophylla* to High Light Levels. *Annals of Botany*, 91: 783-794.
- CALATAYUD, A.; ROCA, D.; MARTÍNEZ, P.F. 2006. Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry*, doi:10.1016/j.plaphy.2006.09.015.
- CARNEIRO, M.A.C., SIQUEIRA, J.O.; DAVIDE, A.C.; GOMES, L.J.; CURI, N.; DO VALE, F.R.. 1996. Mycorrhizal fungi and superphosphate and the growth of tropical woody species. *Scientia Forestalis*, 50:21-36.
- CARPANEZZI, A.A. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), *Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso*. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 27-46.
- CHAZDON, R.L, PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 5-55.
- CHENG, L. 2003. Xanthophyll cycle pool size and composition in relation to the nitrogen content of apple leaves. *Journal of Experimental Botany*, 54(381):385-393.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. 1996. The role of xanthophylls cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science Reviews*, 1(1):21-26.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. BARKER, D.; LOGAN, B.; BOWING, D.; VERHOEVEN, A. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation, *Physiology Plant*, 98: 253–264.
- DEMMING-ADAMS, B.; ADAMS III, W. 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Physiology*, 172:11-21.
- DIAS, L.E.; GRIFFITH, J.J. 1998. Conceituação e caracterização de áreas degradadas. In: Dias, L.E., Mello, J.W.V. (Eds.), *Recuperação de Áreas Degradadas*. Universidade Federal de

- Viçosa, Departamento de Solos, Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas. Editora Folha de Viçosa Ltda., Viçosa, MG.
- EDREVA, A. 2005. Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts: a submolecular approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106:119-133.
- EINHORN, K.S.; ROSENQVIST, E.; LEVERENZ, J.W. 2004. Photoinhibition in seedlings of *Fraxinus* and *Fagus* under natural light conditions: implications for forest regeneration? *Oecologia*, 140:241-251.
- ESTEBAN, R.; JIMÉNEZ, M.S.; MORALES, D.; JIMÉNEZ, E.T.; HORMAETXE, K.; BECERRIL, J.M.; OSMOND, B.; PLAZAOLA, J.I.G. 2008. Short- and long-term modulation of the lutein epoxide and violaxanthin cycles in two species of the Lauraceae: sweet bay laurel (*Laurus nobilis* L.) and avocado (*Persea americana* Mill.). *Plant Biology*, 10:288-297.
- FOYER, C.H.; LELANDAIS, M.; KUNERT, K.J. 1994. Photooxidative stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 92:696-717.
- FRANCO, A.C.; MATSUBARA, S.; ORTHEN, B. 2007. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical *quenching* in neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, 27:717-725.
- GANDOLFI, S. 2003. Regimes de luz em florestas estacionais semidecíduais e suas possíveis conseqüências. In: Claudino-Sales, V. *Ecosistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*. Expressão Gráfica e Editora. Fortaleza, Ceará. 392 p.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.; BAKER N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and *quenching* of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990: 87-92.
- GILMORE, A.M.; YAMAMOTO, H.Y. 1992. Dark induction of zeaxanthin-dependent non-photochemical fluorescence *quenching* mediated by ATP. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 89:1899-1903.
- GIVNISH, T.J. 1998. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15:63-92.
- GOVINDJEE, L. N. 2000. The chlorophyll fluorescence imaging and its application in plant science and technology – 3rd Regional Photosynthetic Workshop. *Photosynthetica*, 38(4): 481-482.
- GUO, X.R.; CAO, K.F.; XU, Z.F. 2006. Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest *Garcinia* species after simulated gap formation. *Photosynthetica* 44(2):193-201.

- HAVAUX, M. 1998. Carotenoids as membranes stabilizers in chloroplasts. *Trends in Plant Science*, 3:147-151.
- HAVAUX, M.; NIYOGI, K.K. 1999. The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96:8762-8767.
- HENDRICKSON, L.; FURBANK, R.T.; CHOW, W.S. 2004. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis Research*, 82: 73-81.
- HORTON, P.; RUBAN, A. 2004. Molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection. *Journal of Experimental Botany*, 56(411): 365-373.
- HORTON, P.; WENTWORTH, M.; RUBAN, A. 2005. Control of the light harvesting function of chloroplast membranes: the LHCII-aggregation model for non-photochemical *quenching*. *FEBS Letters*, 579:4201-4206.
- HOUTER, N.C.; PONS, T.L. 2005. Gap size effects on photoinhibition in understory saplings in tropical rainforest. *Plant Ecology*, 179:43-51.
- IVANOV, A.G.; HURRY, V.; SANE, P.V.; ÖQUIST, G.; HUNER, N.P.A. 2008. Reaction centre *quenching* of excess light energy and photoprotection of photosystem II. *Journal of Plant Biology*, 51(2):85-96.
- JOHNSON, G.N.; SCHOLE, J.D.; HORTON, P.; YOUNG, A.J. 1993. Relationship between carotenoid composition and growth habit in british plant species. *Plant, Cell and Environment*, 16:681-686.
- KAGEYAMA, P.Y.; GANDARA, F.B. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), *Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso*. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 47-58.
- KITAO, M.; YONEDA, R.; TOBITA, H.; MATSUMOTO, Y.; MARUYAMA, Y.; ARIFIN, A.; AZANI, M.; MUHAMAD, M.N. 2006. Susceptibility to photoinhibition in seedlings of six tropical fruit tree species native to Malaysia following transplantation to a degraded land. *Trees*, 20:601-610.
- KLUGHAMMER, C.; SCHREIBER, U. 2008. Complementary FSII quantum yield calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes* 1:27-35. <http://www.walz.com/>
- KRAUSE, G.H.; KOROLEVA, O.Y.; DALLING J.W.; WINTER, K. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment*, 24: 1345–1352.

- LICHTENTHALER, H.K. 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology*, 148:4-14.
- LICHTENTHALER, H.K.; AC A.; MAREK, M.V.; KALINA, J.; URBAN, O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45:577-588.
- LICHTENTHALER, H.K.; BABANI, F.; LANGSDORF, G. 2007. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees. *Photosynthesis Research*, 93: 235-244.
- LICHTENTHALER, H.K.; BUSCHMANN, C.; KNAPP, M. 2005a. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio RFd of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica*, 43(3): 379-393.
- LICHTENTHALER, H.K.; G. LANGSDORF, S.L.; BUSCHMANN. 2005b. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity with the flash-lamp fluorescence imaging system. *Photosynthetica*, 43(3): 355-369.
- LIETSCH, J.; SCHNETTGER, B.; CRITCHLEY, C.; KRAUSE, G.H. 1994. Two mechanisms of recovery from photoinhibition in vivo: reactivation of photosystem II related and unrelated to D1-protein turnover. *Planta*, 194:15-21.
- LORENZI, H. 2000. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. Nova Odessa, São Paulo.
- LOVELOCK, C.E.; KURSAR, T.A.; SKILLMAN, J.B.; WINTER, K. 1998. Photoinhibition in tropical forest understorey species with short- and long-lived leaves. *Functional Ecology*, 12:553-560.
- MASSACCI, A.; NABIEV, S.M.; PIETROSANTI, L.; NEMATOV, S.K.; CHERNIKOVA, T.N.; THOR, K.; LEIPNER, J. 2008. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) on the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46:189-195.
- MENG, Q.; SIEBKE, K.; LIPPERT, P.; BAUR, B.; MUKHERJEE, U.; WEIS, E. 2001. Sink-source transition in tobacco leaves visualized using chlorophyll fluorescence imaging. *New Phytology*, 151: 585–595.
- MITTERMEIER, R.A.; MYERS, N.; Gil, P.R.; MITTERMEIER, C.G. 2000. HOTSPOTS – Earth’s biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions.
- MOLLER, I.M.; JENSEN, P.E.; HANSSON, A. 2007. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 58:459-481.

- MULKEY, S.S.; PERACY, R.W. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understorey herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Functional Ecology*, 6(6):719-729.
- MURCHIE, E.H.; HORTON, P. 1998. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to light environment are dependent on the differential expression of responses to altered irradiance and spectral quality. *Plant, Cell and Environment*, 21:139-148.
- NAIDU, S.L.; DeLUCIA, E.H. 1997. Growth, Allocation and Water Relations of Shade-grown *Quercus rubra* L. Saplings Exposed to a Late-season Canopy Gap. *Annals of Botany*, 80: 335-344.
- NIYOGI, K.K. 1999. Photoprotection Revisited: genetic and molecular approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50:333-359.
- ÖQUIST, G.; ANDERSON, J.M.; McCAFFERY, S.; CHOW, W.S. 1992a. Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. *Planta*, 188:422-431.
- ÖQUIST, G.; CHOW, W.S.; ANDERSON, J.M. 1992b. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. *Planta*, 186:450-460.
- OSMOND, C.B.; RAMUS, J.; LEVAVASSEUR, G.; FRANKLIN, L.A.; HENLEY, W.J. 1993. Fluorescence *quenching* during photosynthesis and photoinhibition of *Ulva rotundata* Bild. *Planta*, 106:97-106.
- OXBOROUGH, K. 2004. Imaging of chlorophyll a fluorescence: theoretical and practical aspects of an emerging technique for the monitoring of photosynthesis performance. *Journal Experimental Botany*, 55:1195-1205.
- POOLE, I.; WEYERS, J.D.B.; LAWSON, T.; RAVEN, J.A. 1996. Variations in stomatal density and index: implications for palaeoclimatic reconstructions. *Plant Cell and Environment*, 19:705-712.
- POPMA, J.; F. BONGERS. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology*, 7:85-97.
- QUEIROZ, C.G.C., ALONSO, A.; MARES-GUIA, M.; MAGALHÃES, A.C. 1998. Chilling-induced changes in membranes fluidity and antioxidant enzymes activities in *Coffea arabica* L. roots. *Plant Biology*, 41:403-413.
- RALPH, P.J.; POLK, S.M.; MOORE, K.A.; ORTH, R.J.; SMITH Jr., W.O. 2002. Operation of the xanthophyll cycle in the seagrass *Zostera marina* in response to variable irradiance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271:189-207.

- RAMALHO, J.C.; PONS, T.L.; GROENEVELD, H.W.; NUNES, M.A. 1997. Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short-term high light exposure in relation to N availability. *Physiologia Plantarum*, 101:229-239.
- RAVEN, H.P. 1989. *Biologia Vegetal*. 6ª Ed. Editora Guanabara Koogan. Brasília, DF.
- RIBEIRO, A.C.; GUIMARÃES, P.T.G.; ÁLVARES, V.H. 1999. Quinta aproximação – Comissão de fertilidade do solo do Estado de Minas Gerais. Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais. Viçosa, Minas Gerais. 359p.
- RIBEIRO, R.V.; SOUZA, G.M.; OLIVEIRA, R.F.; MACHADO, E.C. 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(1):149-161.
- ROSENQVIST, E. 2001. Light acclimation maintains the redox state of the PSII electron acceptor Q_A within a narrow range over a broad range of light intensities. *Photosynthesis Research*, 70:299-310.
- ROZENDAAL, D.M.A.; HURTADO, V.H.; POOTER, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20:207-216.
- SCHOLES, J. D.; STEPHEN, A. B.; ROLFE, A. 2009. Chlorophyll fluorescence imaging as tool for understanding the impact of fungal diseases on plant performance: a phenomics perspective. *Functional Plant Biology*, 36(11):880-892.
- SIEBKE, K.; WEIS, E. Imaging of chlorophyll a fluorescence in leaves: topography of photosynthetic oscillations in leaves of *Glechoma hederacea*. *Photosynthesis Research*, 45:225-237.
- SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V.; PRADO, C.H.B.A.; DAMINELI, D.S.C.; SATO, A.M.; OLIVEIRA, M.S. 2009. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. *Ecological Complexity*, 6:15-26.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S., BAZZAZ, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 162-186.
- TERASHIMA, I. 1992. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 31:195-212.
- THIELE, A.; SCHIRWITZ, K.; WINTER, K.; KRAUSE, G.H. 1996. Increase xanthophylls cycle activity and reduced D1 protein inactivation related to photoinhibition in two plant systems acclimated to excess light. *Plant Science*, 155:237-250.

- TOBITA, H.; UTSUGI, H.; KITAO, M.; KAYAMA, M.; UEMURA, A.; KITAOKA, S.; MARUYAMA, Y. 2010. Variation in photoinhibition among *Sasa senanensis*, *Quercus mongólica*, and *Acer mono* in understory of a deciduous broad-leaved Forest exposed to canopy gaps caused by typhoons. *Trees*, 24:307-319.
- TOY, T.J.; GRIFFITH, J.J.; RIBEIRO, C.A.A.S. 1989. Planejamento a longo prazo da revegetação para o fechamento de minas a céu aberto no Brasil. *Revista Árvore*, 25(4):487-499.
- VALLADARES, F.; ARRIETA, S.; ARANDA, I.; LORENZO, D.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; TENA, D.; SUÁREZ, F.; PARDOS, J.A.L. 2005. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology*, 25:1041-1052.
- VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K. & PEARCY, R. W. 2000. Plastic Phenotypic Response to Light of 16 Congeneric Shrubs from a Panamanian Rainforest. *Ecology*, 81(7): 1925-1936.
- VAZ, J.; SHARMA, P.K. 2009. Photoinhibition and photosynthetic acclimation of rice (*Oryza sativa* L. cv Jyothi) plants grown under different light intensities and photoinhibited under field conditions. *Indian Journal of Biochemistry & Biophysics*, 46:253-260.
- WALTERS, R. G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, 56 (411): 435–447.
- YANO, S. & TERASHIMA, I. 2001. Separate localization of light signal perception for sun or shade type chloroplast and palisade tissue differentiation in *Chenopodium album*. *Plant Cell Physiology*, 42(12):1303-1310.

7. ANEXOS

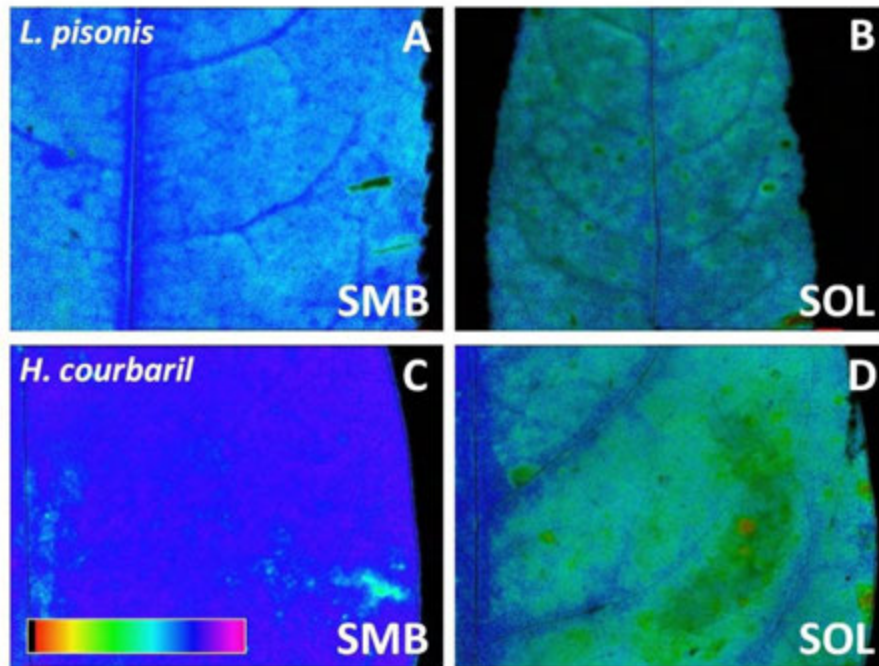


Figura 1 – Imagens da fluorescência da clorofila representada pelo rendimento potencial do FSII (F_v/F_m) obtidas nas “plantas da sombra” (A,C), do tratamento I_{20} (20% da radiação plena), e nas “plantas do sol” (B, D), do tratamento I_{100} (pleno sol), das espécies *L. pisonis* e *H. courbaril*. A escala de cor na faixa do canto direito da imagem corresponde aos valores de 0 a 1 (preto a rosa) respectivamente.

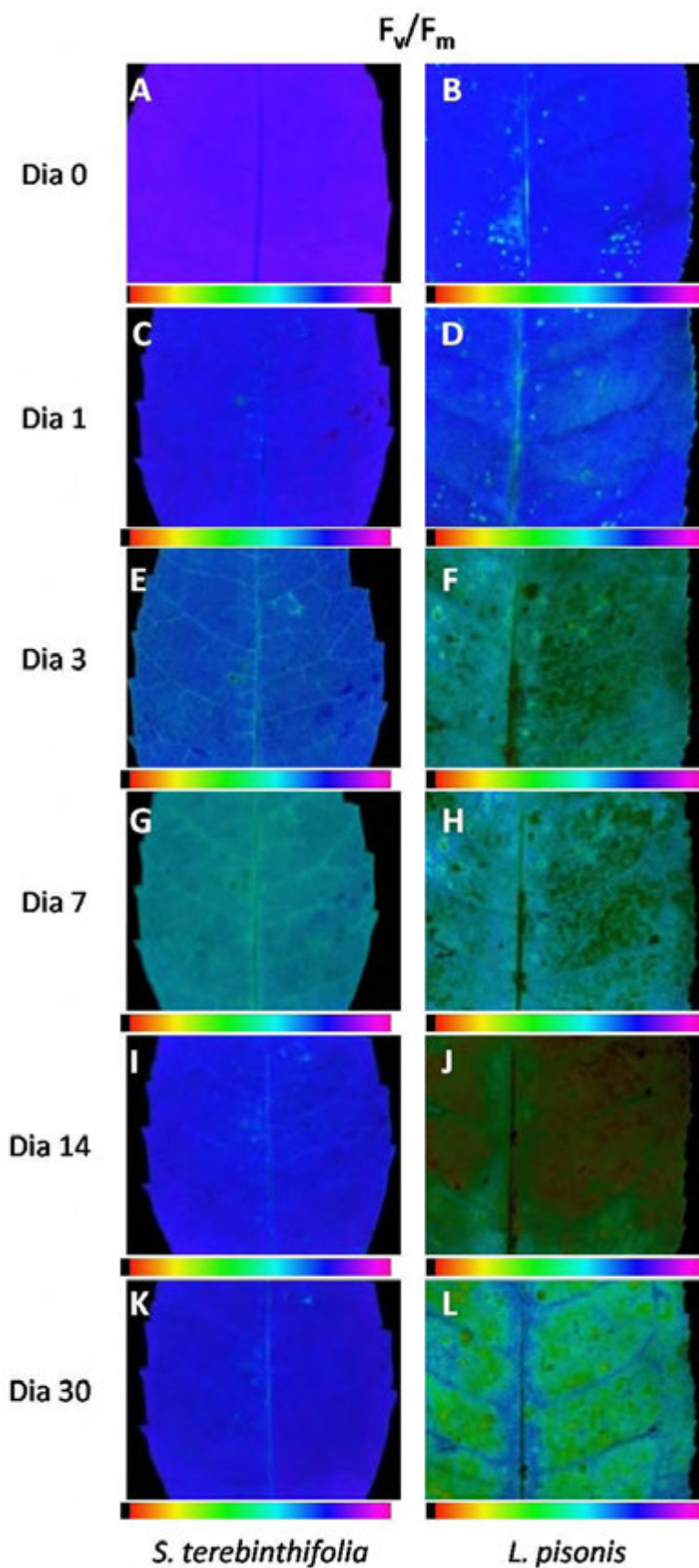


Figura 2 – Imagens da fluorescência da clorofila representada pelo rendimento potencial do FSII (F_v/F_m), obtidas nas “plantas transferidas”, do tratamento I_{20} (20% da radiação plena) para o tratamento I_{100} (pleno sol), das espécies *S. terebinthifolia* (A, C, E, G, I, K) e *L. pisonis* (B, D, F, H, J, L). As diferenças observadas no Y(II) das folhas são indicadas pelas cores. A cor verde representa sinal baixo da fluorescência e a cor azul representa sinal alto da fluorescência. As escalas de cores abaixo das imagens correspondem aos valores de 0 a 1 (preto a rosa) respectivamente.

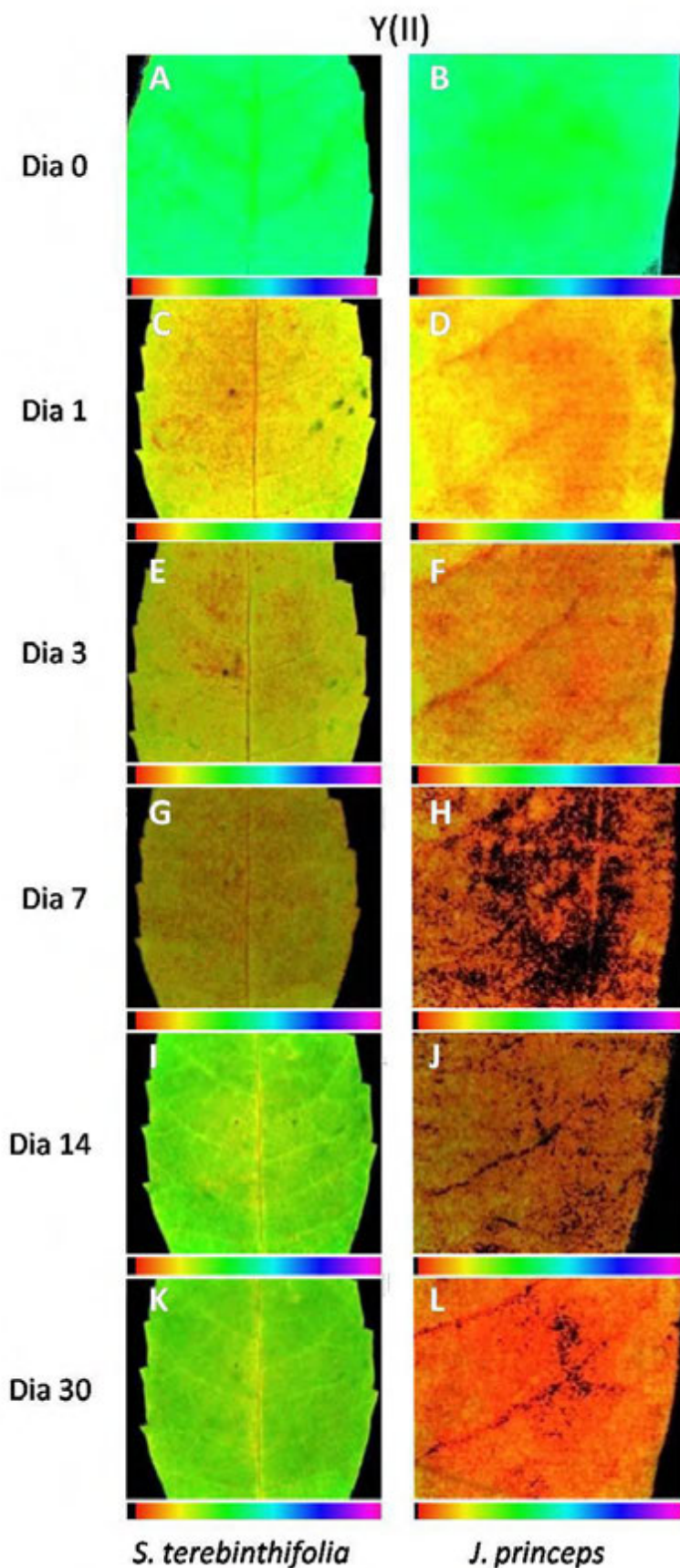


Figura 3 – Imagens da fluorescência da clorofila representada pelo rendimento quântico efetivo do FSII (Y(II)), obtidas nas “plantas transferidas”, do tratamento I_{20} (20% da radiação plena) para o tratamento I_{100} (pleno sol), das espécies *S. terebinthifolia* (A, C, E, G, I, K) e *J. princeps* (B, D, F, H, J, L). As diferenças observadas no Y(II) das folhas são indicadas pelas cores. A cor vermelha representa sinal baixo da fluorescência e a cor verde representa sinal alto da fluorescência. As escalas de cores abaixo das imagens correspondem aos valores de 0 a 1 (preto a rosa) respectivamente.

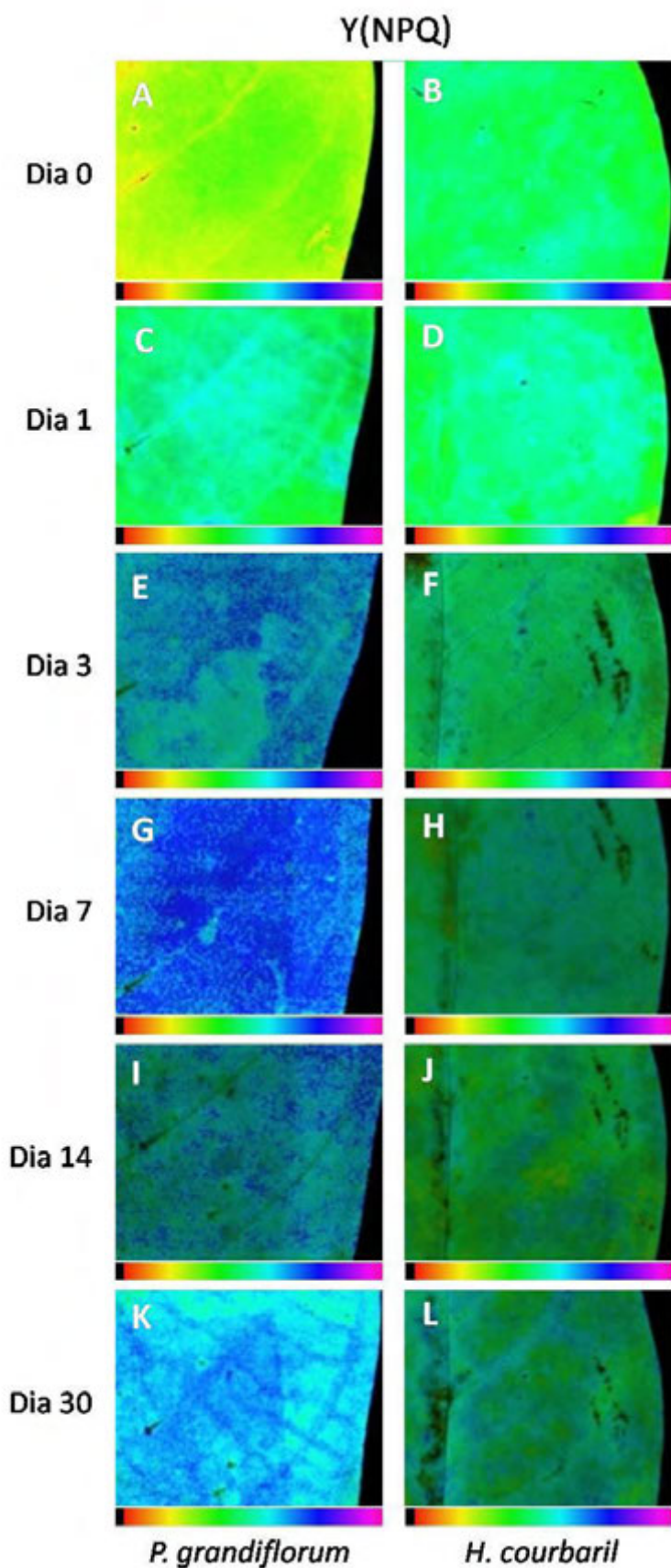


Figura 4 – Imagens da fluorescência da clorofila representada pelo rendimento quântico da dissipação térmica regulada do *quenching* não-fotoquímico (Y(NPQ)), obtidas nas “plantas transferidas”, do tratamento I_{20} (20% da radiação plena) para o tratamento I_{100} (pleno sol), das espécies *P. grandiflorum* (A,C, E, G, I, K) e *H. courbaril* (B, D, F, H, J, L). As diferenças observadas no Y(NPQ) das folhas são indicadas pelas cores. A cor verde representa sinal baixo da fluorescência e a cor azul representa sinal alto da fluorescência. As escalas de cores abaixo das imagens correspondem aos valores de 0 a 1 (preto a rosa) respectivamente.

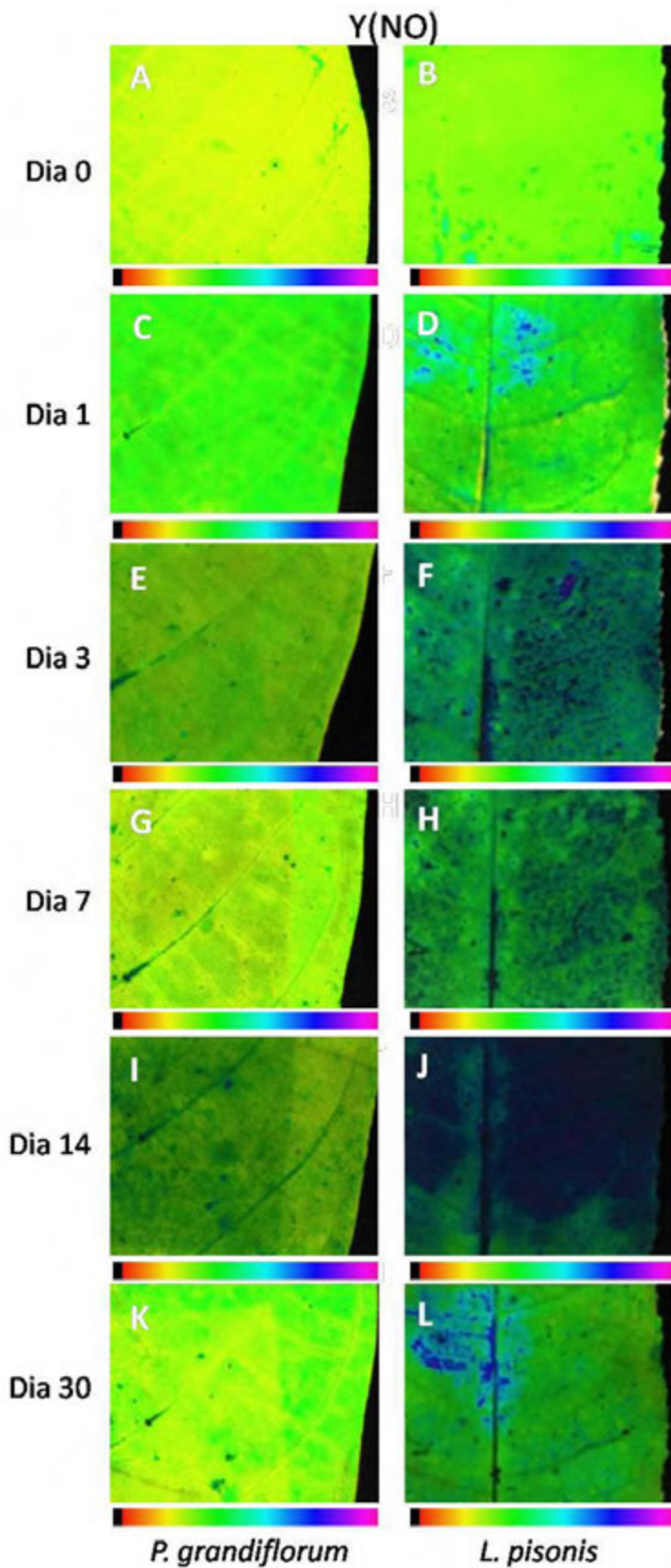


Figura 5 – Imagens da fluorescência da clorofila representada pelo rendimento quântico da dissipação térmica não regulada do *quenching* não-fotoquímico (Y(NO)), obtidas nas “plantas transferidas”, do tratamento I₂₀ (20% da radiação plena) para o tratamento I₁₀₀ (pleno sol), das espécies *P. grandiflorum* (A,C, E, G, I, K) e *L. pisonis* (B, D, F, H, J, L). As diferenças observadas no Y(NO) das folhas são indicadas pelas cores. A cor amarela representa sinal baixo da fluorescência e a cor azul representa sinal alto da fluorescência. As escalas de cores abaixo das imagens correspondem aos valores de 0 a 1 (preto a rosa) respectivamente.

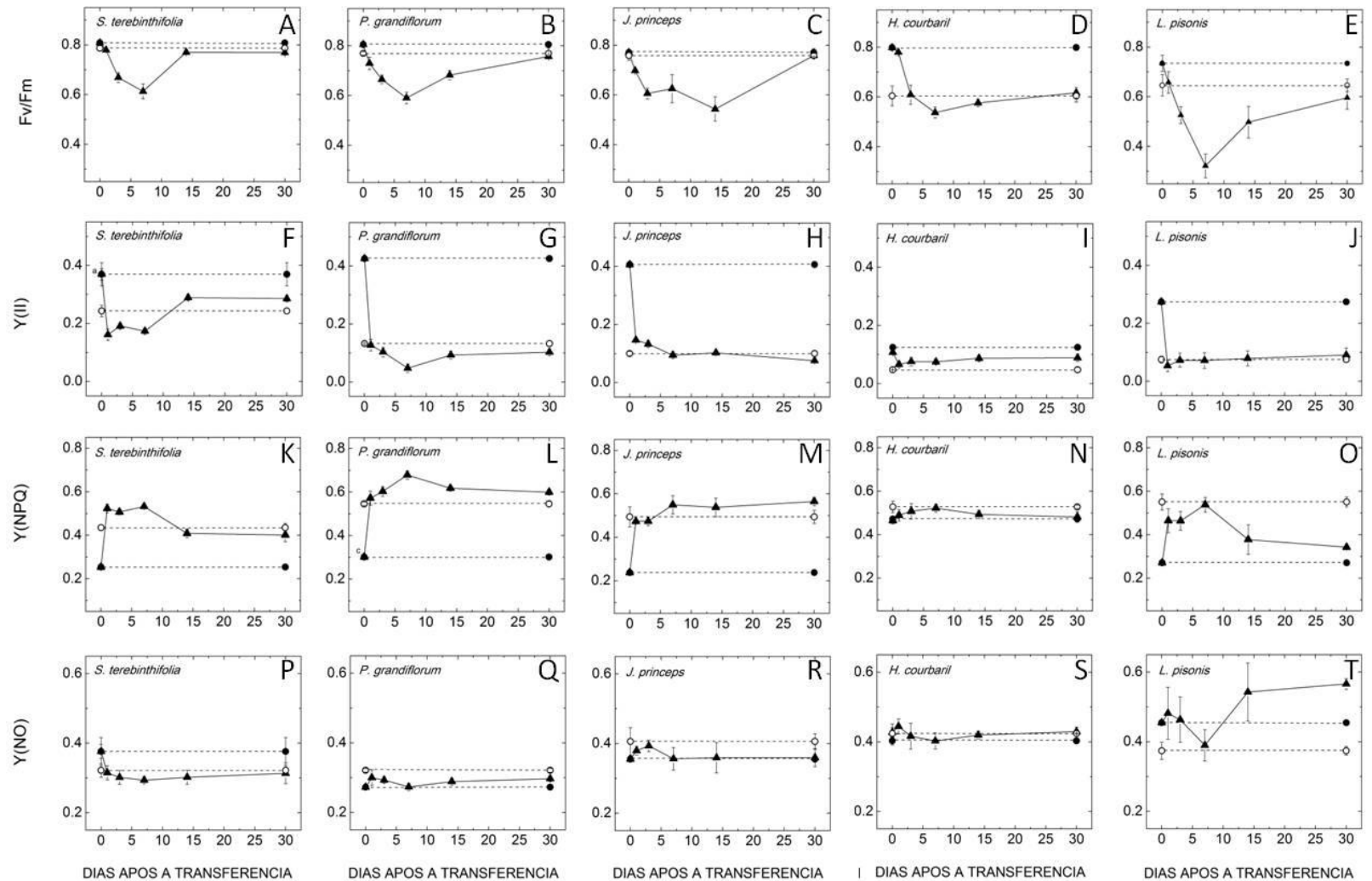


Figura 6 - Rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), rendimento quântico efetivo do FSII ($Y(II)$), rendimento quântico da dissipação térmica regulada do *quenching* não-fotoquímico ($Y(NPQ)$) e rendimento quântico da dissipação não-regulada do *quenching* não-fotoquímico ($Y(NO)$) em cinco espécies arbóreas tropicais, das “plantas da sombra” (I₂₀ - ●), das “plantas do sol” (I₁₀₀ - ○) e das “plantas transferidas” (I₂₀ → I₁₀₀ - ▲). Cada ponto representa a média de quatro repetições e as barras o erro padrão.

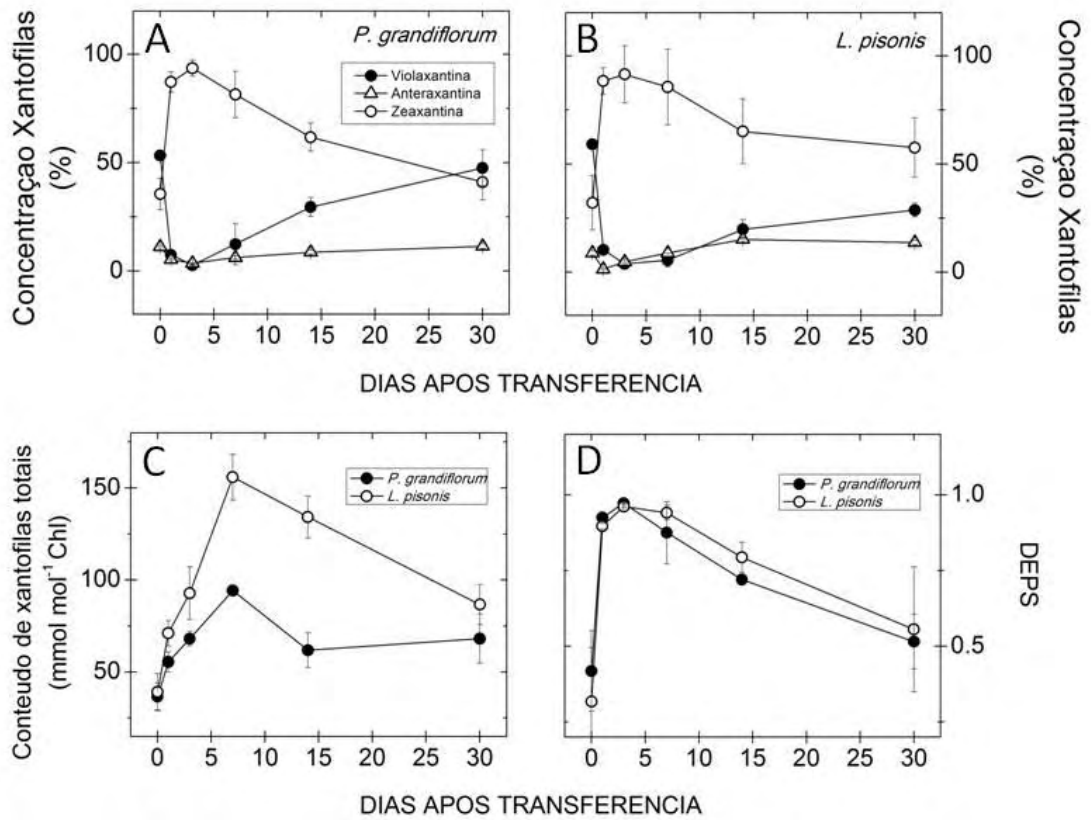


Figura 7 – Mudanças na concentração de violaxantina, anteraxantina e zeaxantina (A, B), no conteúdo de xantofilas totais (C) e no estado de de-epoxidação do ciclo das xantofilas (DEPS) (D), nas “plantas transferidas” do tratamento I₂₀ (20% da radiação plena) para o tratamento I₁₀₀ (pleno sol), das espécies *L. pisonis* e *P. grandiflorum*. Cada ponto representa a média de quatro repetições e as barras o erro padrão.

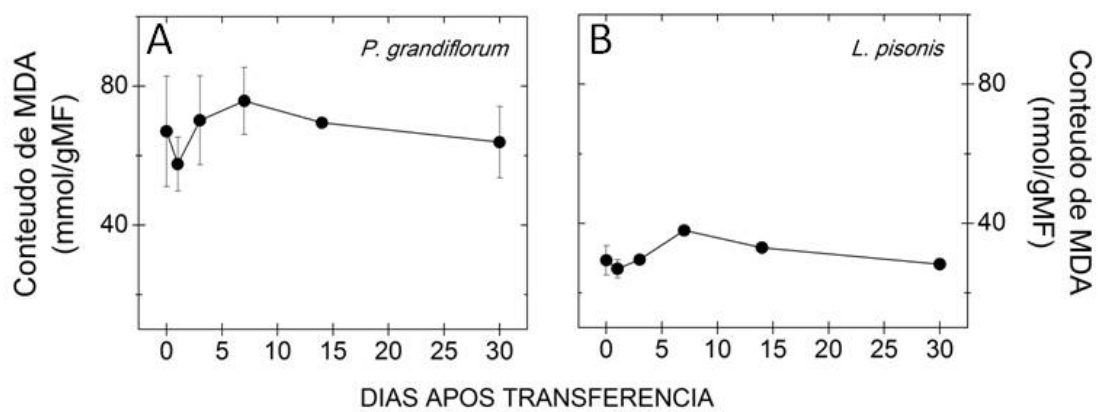


Figura 8 – Mudanças no conteúdo de MDA nas “plantas transferidas” do tratamento I_{20} (20% da radiação plena) para o tratamento I_{100} (pleno sol), das espécies *L. pisonis* (A) e *P. grandiflorum* (B). Cada ponto representa a média de quatro repetições e as barras o erro padrão.

CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados deste estudo demonstram que a plasticidade fotossintética para regular os ajustes fisiológicos e morfoanatômicos na folha, em resposta às mudanças no regime de luz do ambiente, não está, necessariamente, relacionada ao grupo sucessional da espécie.

Alternativamente, os resultados sugerem a existência de três grupos ecológicos: dois grupos de espécies mais especialistas e um grupo de espécies intermediárias. Os grupos das espécies especialistas, representadas por *S. terebinthifolia*, são compostos pelas espécies pioneiras exigentes em luz, que apresentam alta capacidade fotossintética, grande habilidade para regular a área e a espessura da folha, a condutância hidráulica do xilema e maior desempenho e capacidade de aclimação nos ambientes de alta irradiância e pelas espécies tardias tolerantes à sombra, representadas por *L. pisonis*, que apresentam eficiência fotossintética suficiente para tolerar os ambientes com pouca disponibilidade de luz, uma estratégia energética mais conservadora de uso dos recursos com pouca plasticidade para de aclimatarem nos locais de maior radiação luminosa, onde apresentam grande susceptibilidade à fotoinibição. O grupo de espécies intermediárias, composto pela maioria das espécies e representado, aqui, por *P. grandiflorum*, *J. princeps* e *H. courbaril*, seria composto por aquelas espécies que apresentam plasticidade para características variadas, diferentes graus de susceptibilidade e de recuperação da fotoinibição, que as tornam capazes de se aclimatar a um espectro variado de radiação luminosa e de colonizar tanto ambientes mais expostos quanto ambientes com menor disponibilidade de luz.

Esta hipótese corrobora como hipótese de um *continuum* de respostas ecofisiológicas ao longo dos gradientes de luz existentes nas florestas tropicais.