

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM INDIVÍDUOS JOVENS DE**

***Aloysia virgata* (Ruiz et Pav.) A.L. Juss. – Verbenaceae**

**Izabel Pimenta Corrêa**

São Carlos - SP  
2003

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM INDIVÍDUOS JOVENS DE  
*Aloysia virgata* (Ruiz et Pav.) A.L. Juss. – Verbenaceae**

Izabel Pimenta Corrêa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

**Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado**

São Carlos - SP  
2003

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

C824pf

Corrêa, Izabel Pimenta.

Plasticidade fenotípica em indivíduos jovens de *Aloysia virgata* (Ruiz et Pav.) / Izabel Pimenta Corrêa. -- São Carlos : UFSCar, 2004.

58 p.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2004.

1. Ecologia vegetal. 2. Plasticidade fenotípica. 3. Capacidade fotossintética. 4. Alocação de biomassa. I. Título.

CDD: 581.5 (20<sup>a</sup>)

---

Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado

## **Agradecimentos**

Agradeço ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos pela oportunidade de realizar este trabalho e a CAPES pelo financiamento a esta pesquisa.

Ao Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado pela orientação e paciência e ao Técnico Carlos Casali pela colaboração no desenvolvimento da metodologia deste trabalho e pelo seu bom humor que torna todas as tarefas mais fáceis.

Agradeço ao Professor Marcos Arduim pela orientação na parte metodológica de anatomia foliar e por sua paciência e boa vontade.

Agradeço aos meus pais João Batista Martinez Corrêa e Regina Helena Pimenta Corrêa pelo incentivo aos estudos em toda minha vida.

Agradeço a Mariana Peron pelo companheirismo e amizade, e apoio nos momentos difíceis.

E principalmente, agradeço ao meu marido Tulio Pociotti e a minha filha Luiza Corrêa Pociotti pela paciência e compreensão nos meus momentos de ausência e pelo amor dedicado e incondicional que me ajuda a continuar trilhando o meu caminho.

## *Sumário*

Siglas.....	7
Abstract.....	8
Resumo.....	9
Revisão Bibliográfica.....	10
Introdução.....	16
Objetivos.....	19
Materiais e Métodos.....	20
Resultados.....	32
Discussão.....	47
Conclusões.....	53
Referências Bibliográficas.....	54

Tabela contendo as siglas utilizadas no manuscrito e seus respectivos significados.

<b>IP</b>	Irradiância plena	<b>Ci</b>	Concentração subestomática de CO <sub>2</sub>
<b>SB</b>	Subbosque	<b>PCCO<sub>2</sub></b>	Ponto de compensação ao CO <sub>2</sub>
<b>MEF</b>	Massa específica foliar	<b>CO<sub>2</sub>SF</b>	CO <sub>2</sub> que satura a fotossíntese
<b>AEF</b>	Área específica foliar	<b>EC</b>	Eficiência de carboxilação
<b>FFFA</b>	Fluxo de fótons fotossinteticamente ativos	<b>CFP</b>	Capacidade fotossintética potencial
<b>A</b>	Fotossíntese líquida	<b>CFPm</b>	Capacidade fotossintética potencial expressa em massa
<b>A<sub>maxa</sub></b>	Fotossíntese líquida máxima expressa em área	<b>EUA</b>	Eficiência do uso da água
<b>A<sub>maxm</sub></b>	Fotossíntese líquida máxima expressa em massa	<b>CNF</b>	Concentração de nutrientes nas folhas
<b>PCL</b>	Ponto de compensação a luz	<b>EUN<sub>R</sub></b>	Eficiência do uso dos nutrientes em função da radiação
<b>LSF</b>	Luz que satura a fotossíntese	<b>EUN<sub>C</sub></b>	Eficiência do uso dos nutrientes em função da concentração subestomática de CO <sub>2</sub>
<b>Re</b>	Respiração escuro	<b>ICC</b>	Índice de conteúdo de clorofila

## *Abstract*

Phenotypic plasticity in a tree species *Aloysia virgata* was investigated on seedlings growing under two different natural irradiance conditions: under full solar irradiance (FS) and in shade under tree forest canopy (UC). Seedlings with 180 days old cultivated under FS showed significant ( $p < 0.001$ ,  $n = 12$ ) larger average values of biometrics (height, diameter of stem, number of leaves and total leaf area), and biomass (root, stem, and leaves) parameters. Carboxylation efficiency (CE), and potential photosynthetic capacity (on mass or on area bases) were greater in seedlings that grew under FS. In addition, the instantaneous nutrient use efficiency determined to N, P, K, Ca, Mg, and S in curves of net photosynthesis as a function of substomatal  $\text{CO}_2$  concentration, and the water use efficiency (between photosynthetic active radiation greater than  $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) were higher in individuals under FS. Only the root/shoot ratio average value was greater in shade condition. In spite of *Aloysia virgata* showed greater average values of biometric, biomass, and gas exchange parameters under FS, all UC individuals survived during 36 months. The high phenotypic plasticity showed under contrasting irradiance was brought about by changes in several organization levels of the plant, from mesophyll tissue (CE) until whole plant (biomass allocation). The high phenotypic plasticity exhibited by *Aloysia virgata* can explain, at least in part, its vast distribution in several ecosystem and successional stages in South America.

## *Resumo*

A plasticidade fenotípica da espécie arbórea *Aloysia virgata* foi investigada em indivíduos jovens com 180 dias crescendo sob duas condições naturais de radiação solar: sob radiação solar plena (RP) e na sombra sob dossel de mata (SB). Os indivíduos sob o tratamento IP apresentaram valores médios significativamente maiores ( $p < 0,001$ ,  $n=12$ ) dos parâmetros biométricos (altura, diâmetro do caule, número de folhas e área total de folha) e de biomassa (raiz, caule e folhas). Os valores da eficiência de carboxilação (EC) e da capacidade fotossintética potencial expressa em massa ou em área de folha foram maiores para os indivíduos crescendo sob RP. Ademais, a eficiência do uso dos nutrientes (para N, P, K, Ca, Mg e S) determinada em curvas da fotossíntese líquida em função da concentração subestomática de  $\text{CO}_2$ , e a eficiência do uso da água (para valores de radiação fotossinteticamente ativa acima de  $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foram também maiores nos indivíduos crescidos sob RP. Apenas os valores da razão raiz/parte aérea foram maiores no tratamento SB. Apesar de *Aloysia virgata* apresentar valores médios dos parâmetros biométricos, de biomassa, e trocas gasosas foliares mais intensas sob RP, todos os indivíduos sobreviveram durante 36 meses sob SB. A alta plasticidade fenotípica apresentada sob irradiâncias contrastantes ocorreu em função de alterações drásticas nos vários níveis de organização da planta, do tecido do mesófilo (EC) ao indivíduo (alocação de biomassa). A alta plasticidade fenotípica apresentada por *A. virgata* explica, ao menos em parte, a distribuição desta espécie em vários ecossistemas e em diferentes estádios sucessionais na América do Sul.

# ***1. Revisão Bibliográfica***

## ***1.1 Plasticidade Fenotípica***

Tanto para plantas quanto para animais há claras evidências que o desenvolvimento de mudanças em características funcionais e estruturais dos indivíduos estão associadas aos fatores ambientais a que estão expostos (Grime & Mackey, 2002). As variações fenotípicas decorrentes das interações dos indivíduos com o meio resultam na plasticidade fenotípica. Desta forma, podemos definir plasticidade fenotípica como sendo a habilidade que um genótipo tem de expressar diferentes fenótipos em resposta a distintos ambientes.

Por muito tempo a plasticidade fenotípica foi vista como um fator menos importante no processo evolucionário (Schlichting, 2002), pois se acreditava que a plasticidade fenotípica poderia inibir a evolução de caracteres. Os organismos com alta plasticidade fenotípica poderiam aproveitar mudanças no ambiente através de respostas plásticas (sem que nenhuma mudança genética precisasse ocorrer) e os organismos com menor plasticidade poderiam estar sujeitos à seleção para um novo caracter expresso. No entanto, visto que o caracter e a plasticidade podem evoluir independentemente, uma mudança na condição ambiental pode ser seletiva (Schlichting, 1986) e sem correspondência com o grau de plasticidade fenotípica. Desta forma, a plasticidade fenotípica pode ser considerada um mecanismo gerador de variabilidade fenotípica criando oportunidades para conquistar novos ambientes e, ao mesmo tempo, sujeitar a planta à mudanças genéticas (Cardoso & Lomônaco, 2003).

Segundo Grime & Mackey (2002) a plasticidade é expressa continuamente em todas as plantas na utilização de recursos, impedindo a herbivoria ou o efeito de patógenos

aumentando a capacidade de reprodução. O desafio seria desenvolver uma nomenclatura com a qual pudéssemos classificar a grande variedade dos mecanismos de plasticidade. Sendo assim, o estudo da plasticidade fenotípica se faz necessário para que possamos compreender os mecanismos de evolução dos organismos bem como o modelo de distribuição e abundância das espécies.

### ***1.2 Plasticidade Fenotípica e Irradiância***

Processos metabólicos do carbono e nutrientes minerais em plantas são extremamente sensíveis às variações nas condições ambientais, especialmente nas condições de luminosidade, pois a irradiância é um importante fator afetando as taxas fotossintéticas, crescimento, desenvolvimento e rendimento da produção da vegetação (Zhao & Oosterhuis, 1998).

Em florestas tropicais, luz é provavelmente o fator ambiental mais importante afetando o estabelecimento, o crescimento e a sobrevivência das plantas (Poorter, 2001). Os vários estratos encontrados nestas florestas, bem como os distúrbios provocados pela abertura e fechamento de clareias, ocasionam a formação de vários gradientes de luminosidade (Valladares et al., 2000), os quais impõem o desenvolvimento de diferentes estratégias para a captação e otimização deste recurso.

Valores elevados ou reduzidos de irradiância podem ser fatores limitantes para o ganho de carbono. Enquanto a alta irradiância pode induzir a fotoinibição, a baixa disponibilidade de irradiância age também diretamente sob o aparato fotossintético reduzindo as taxas fotossintéticas e, conseqüentemente, o ganho de carbono pela planta (Valladares & Pearcy, 1998). Sendo assim, as plantas adaptadas ao ambiente de radiação solar plena devem

desenvolver mecanismos para minimizar os danos causados pela alta irradiância enquanto as plantas de ambientes sombreados devem apresentar estratégias para tentar maximizar os processos de captura de luz e, assim, conseguir um maior ganho de carbono.

As estratégias das plantas para se adaptar às condições de luminosidade a que estão expostas podem ocorrer em todos os níveis de organização do indivíduo, desde o nível celular (por exemplo, concentração de clorofila e RUBISCO) até o indivíduo como um todo (alocação de biomassa, arquitetura da copa).

Muitas características da forma da planta, fisiologia e alocação de recursos variam com o nível de irradiância com o qual as espécies são aclimatadas ou ecologicamente restritas (Givnish, 1988). Plantas crescendo sob baixa disponibilidade de irradiância apresentam padrões fisiológicos e característica morfológica distintas das plantas adaptadas a alta irradiância.

Com relação aos padrões fisiológicos, espécies crescendo sob radiação solar plena geralmente apresentam maiores valores de capacidade fotossintética, de ponto de compensação à luz (PCL), de luz que satura a fotossíntese (LSF), respiração no escuro, eficiência de carboxilação, e velocidade no transporte eletrônico entre os fotossistemas II e I. Por outro lado, as folhas de indivíduos submetidos à atenuação da irradiância, apresentam menores taxas de respiração e alcançam mais rapidamente o PCL, compensando, desta forma, a redução do ganho de carbono nesta condição (Larcher, 2003).

Com relação à morfologia foliar, as plantas adaptadas a valores maiores de irradiância geralmente apresentam folhas mais espessas (com mais camadas de células no mesofilo), maior massa específica foliar, maior densidade estomática e menor comprimento dos estômatos (Givnish, 1988; Larcher, 2003).

Em relação à arquitetura da copa, as plantas de sol, geralmente, apresentam maior densidade de folhas por ramo, com as folhas dispostas em várias camadas (Givnish, 1988) com orientação ortotrópica, condicionando uma penetração difusa do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) e assim minimizando uma absorção excessiva que poderia causar injúrias às folhas (Valladares & Pearcy, 1998). Por outro lado, a menor densidade de folhas nas plantas sombreadas, bem como sua disposição com orientação transversal (plagiotrópica) impede o auto sombreamento das folhas colaborando para uma melhor absorção da irradiância (Givnish, 1988; Millen & Cleland, 1979).

A alocação de biomassa é um fator importante na adaptação das plantas ao gradiente de luz. Usualmente, plantas crescendo em ambientes com atenuação da radiação tendem a alocar mais biomassa em direção a parte aérea, favorecendo, assim, o uso da energia radiante. Por outro lado, a alta irradiância promove um aumento nas taxas fotossintéticas das plantas de ambientes ensolarados concomitante com o aumento da transpiração. Desta forma, a alocação em direção a raiz (Poorter, 2001) seria uma adaptação a este ambiente uma vez que estas plantas necessitariam de uma absorção maior de água para compensar a alta transpiração (Poorter & Nagel, 2000). Porém, este padrão de alocação pode mudar em função de outras variáveis, como, por exemplo, a disponibilidade de nutrientes no solo (Poorter & Nagel, 2000) ou mesmo a fenologia.

Portanto, tratamentos com irradiâncias contrastantes certamente afetarão de forma considerável a expressão fenotípica de muitas formas na maioria das espécies (Valladares et al., 2000).

### *1.3 Plasticidade Fenotípica e Estádios Sucessionais*

Espécies com grande potencial para plasticidade em caracteres ligados à sobrevivência apresentam vantagens adaptativas em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição, visto que as mudanças produzidas podem facilitar a exploração de novos nichos, resultando no aumento da tolerância ambiental (Cardoso & Lomônaco, 2003).

Muitos estudos encontraram uma relação entre plasticidade fenotípica e diferentes estádios sucessionais (Bazzaz & Carlson, 1982; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1991; Souza & Válio, 1999; Valladares et al., 2000). Em florestas tropicais, onde a disponibilidade de luz afeta as estratégias de sucessão tanto nas espécies climáticas como nas pioneiras (Bazzaz & Pickett, 1980), as espécies que apresentarem uma alta plasticidade fenotípica em relação aos gradientes de luz poderão colonizar uma maior variedade de habitat.

Bazzaz & Pickett (1980) apontam que as espécies sucessionais pioneiras têm uma maior flexibilidade fisiológica do que as sucessionais tardias. Strauss-Debenedetti & Bazzaz (1991), sustentam a idéia de espécies sucessionais pioneiras serem caracterizadas por uma alta plasticidade fisiológica e um alto potencial de aclimação. Outros trabalhos corroboram com a hipótese destes autores. Valladares et al. (2000), trabalhando com rubiáceas do Panamá, encontrou índices de plasticidade fenotípica significativamente maiores para as espécies pioneiras, nos sete parâmetros que avaliou: razão raiz/parte aérea, razão de área foliar, taxas de crescimento relativo, capacidade fotossintética, respiração no escuro, parte aérea e massa específica foliar. Bazzaz & Carlson (1982) concluíram que as espécies sucessionais primárias não apenas são mais adaptadas à alta disponibilidade de irradiância como também são mais capazes de tolerar extremas variações no ambiente de luz, alterando seus padrões de resposta fotossintética em função da intensidade luminosa.

Porém, Souza & Válio (2003), estudando propriedades ópticas da folha de seis espécies tropicais de diferentes estádios sucessionais, não encontraram alterações nas propriedades espectrais (absorbância, transmitância e reflectância) das espécies sucessionais primárias quando submetidas a ambientes com atenuação da irradiância. Por outro lado, encontraram adaptação, por parte das espécies tolerantes à sombra, das propriedades espectrais bem como do conteúdo de clorofila, i.e. estas espécies eram capazes de ajustar as propriedades ópticas foliares e o teor de clorofila em função da irradiância, demonstrando uma provável plasticidade fenotípica foliar por parte destas espécies pioneiras.

Desta forma, o estudo da plasticidade fenotípica deve ocorrer nos vários níveis de organização dos indivíduos, pois a capacidade de crescer e competir não dependem exclusivamente das taxas fotossintéticas de folhas individuais, mas também de parâmetros como arquitetura da copa e alocação de recursos pela planta (Givnish, 1988).

## ***2. Introdução***

Plasticidade fenotípica é a habilidade que um genótipo tem de expressar diferentes fenótipos em resposta a distintos ambientes. No entanto, esta resposta às condições ambientais somente será considerada adaptativa se permitir ao indivíduo potencializar suas chances de crescer e se desenvolver em tal ambiente (Schlichting, 1986). A plasticidade fenotípica pode ser essencial para que os organismos possam sobreviver em ambientes heterogêneos ou sob condições ambientais variáveis, principalmente no caso de organismos fotossintéticos sésseis (Sultan, 1992; Valladares *et al.*, 1997).

Em florestas tropicais a luz é, provavelmente, o fator ambiental mais importante em relação ao estabelecimento, crescimento e sobrevivência das plantas (Poorter, 2001). A disponibilidade de luz afeta os processos de sucessão e as estratégias de crescimento e reprodução tanto das espécies climáticas quanto das pioneiras (Valladares *et al.*, 1997). Espécies sucessionais primárias usualmente têm alta plasticidade fenotípica apresentando alto potencial de aclimação às variações de luminosidade, podendo alterar a morfologia de suas folhas em resposta a diferentes níveis de irradiância (Voltan *et al.*, 1992), bem como suportar extremas variações de luminosidade no ambiente (Bazzaz & Carlson, 1982). Já as espécies sucessionais tardias exibem baixo potencial de aclimação a irradiância e uma restrita plasticidade fisiológica. Estas plantas geralmente têm uma resposta fisiológica mais lenta em relação às alterações ambientais (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1991).

A aclimação é a ação imediata do organismo num fenótipo já expresso no sentido de ajustar sua fisiologia em relação a uma mudança ambiental momentânea específica (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1991). Plantas com alto potencial de aclimação respondem

rapidamente a uma mudança nas condições ambientais. A aclimação é reversível se a planta retornar à condição ambiental inicial. Desta forma, durante a sucessão ecológica, plantas com alto poder de aclimação podem suportar as freqüentes alterações no gradiente de luz ocasionado pela formação e fechamento de clareiras.

Espécies crescendo sob radiação solar plena geralmente desenvolvem folhas com uma densa venação e muitas camadas de células no mesófilo contendo uma alta densidade de cloroplastos por área (Larcher, 2003). Em consequência dessa alteração na estrutura foliar e da alta atividade metabólica, folhas de sol apresentam elevados valores de massa seca e trocas gasosas por área. Por outro lado, quando a irradiância é fortemente atenuada (e.g., no interior de uma mata), o aparato fotossintético pode se adaptar à menor energia radiante disponível a fim de manter um balanço positivo de carbono. Nesta condição as espécies geralmente produzem ramos alongados e folhas delgadas.

*Aloysia virgata* (Ruiz et Pav.) A. L. Juss. (Verbenaceae) é uma típica espécie pioneira e heliófita, (Lorenzi, 1992), podendo ocorrer nos estágios secundários da sucessão ecológica (Simbiota, <http://sinbiota.cria.org.br/info/>, acesso em 07/03/2003). Possui uma ampla distribuição geográfica: no Brasil, ocorre desde a Bahia (12°58'16'' S e 38°30'39'' O) até o Paraná (25°25'40'' S e 49°16'23'' O); e na América do Sul pode ser encontrada na Argentina, Paraguai, Bolívia e Peru (Missouri Botanical Garden, <http://mobot1.mobot.org>, acesso em 07/03/2003). Ocorre em solos de mata e em matas ciliares (Simbiota, <http://sinbiota.cria.org.br/info/>, acesso em 07/03/2003). Também foi encontrada por Sano et al. (1998) no Cerrado. Esta espécie é recomendada para recuperação florestal pela Fundação Florestal da Secretaria do Meio Ambiente (SMA, 21 de 2001, [www.fflorestal.sp.gov.br](http://www.fflorestal.sp.gov.br),

acesso em 07/03/2003) e recomendada para recomposição de matas ciliares pela Base de Dados Tropicais (BDT, [www.bdt.fat.org.br](http://www.bdt.fat.org.br), acesso em 07/03/2003).

*A. virgata* deve apresentar uma alta plasticidade fenotípica associada a uma capacidade de aclimatação capazes de possibilitar uma eficiência na utilização dos recursos adequada a ambientes muito heterogêneos. Os padrões das trocas gasosas foliares e da alocação de biomassa em *A. virgata* foram avaliados neste trabalho com o intuito de detectar as alterações nos diferentes níveis de organização do indivíduo capazes de viabilizar o seu crescimento e manutenção sob disponibilidades contrastantes de irradiância. A eficiência no uso da água e dos nutrientes também foram avaliados a fim de quantificar a utilização destes recursos em relação ao carbono fixado via fotossíntese líquida em folhas de indivíduos crescidos sob radiação solar plena e em sub-bosque.

### ***3. Objetivos***

O principal objetivo deste trabalho foi caracterizar as alterações fisiológicas e morfológicas, nos diferentes níveis de organização do indivíduo, em função de variações contrastantes de irradiância através de diversos parâmetros como trocas gasosas, morfologia foliar, alocação e produção de biomassa, e eficiência instantânea do uso da água e dos nutrientes. Procurou-se detectar como estas alterações, nos vários níveis de organização do indivíduo constituem a plasticidade fenotípica, contribuindo para sobrevivência em ambientes contrastantes de irradiância.

## ***4. Materiais e Métodos***

### *4.1 Caracterização das condições de irradiância durante o crescimento*

O experimento foi instalado no jardim experimental do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar, 21°58' e 22°00' S - 47°51' e 47°52' W), estado de São Paulo, Brasil. As plantas foram cultivadas sob dois tratamentos naturais de irradiância: sob irradiância plena (IP) e crescendo em sub-bosque (SB), em duas áreas distintas e distantes cerca de 30 m uma da outra.

A irradiância em cada tratamento foi determinada em cursos diários com o auxílio de um luxímetro portátil Phywe, Göttingen, Alemanha, a 0,80 m do solo. As medições foram realizadas das 7:00-17:30, de hora em hora, em um dia nublado (25/01/03) com 4,6 horas de brilho solar e em outro claro (04/02/2002) com 10,2 horas de brilho solar.

A irradiância incidente na área aberta foi considerada 100% da irradiância solar natural, simulando uma área livre de sombreamento, e na área sombreada foi calculada em função da irradiância da área aberta. No sub-bosque (SB), os indivíduos foram submetidos a uma forte atenuação da irradiância disponível, entre 2-8 % da irradiância total incidente (valor mínimo e máximo alcançado nos dois dias do curso diário), simulando uma condição de crescimento sob dossel de mata. Condição semelhante ao tratamento SB foi encontrada por Huber (1978) nas florestas fechadas do “Rancho Grande” (Venezuela). Em ambos tratamentos, os indivíduos cresceram sob condições naturais de irradiância, temperatura e umidade relativa do ar.

#### 4.2 Obtenção das plantas jovens e solo utilizado

Plantas jovens de *Aloysia virgata* (Ruiz et Pav.) A. L. Juss. foram adquiridas no viveiro Camará Mudas (Ibaté, SP) com 30 dias de idade e replantadas, em Setembro de 2000, em sacos plásticos contendo 10 L de solo coletado a 20 cm da superfície numa área de reserva de cerrado *sensu stricto* localizada na área Norte da Universidade Federal de São Carlos (21°58' e 22°00' S - 47°51' e 47°52' W). Apenas uma muda por recipiente foi mantida totalizando 40 indivíduos por tratamento.

A análise química do solo de cerrado foi executada pelo Laboratório de Fertilidade do Solo do Departamento de Solos da Universidade Estadual Paulista (UNESP-Jaboticabal). A capacidade de troca catiônica do solo foi determinada por resina trocadora de íons, a matéria orgânica pelo método de Walkley-Black usando  $H_2SO_4$  e  $K_2Cr_2O_7$  e o pH foi calculado através da utilização de uma solução centimolar de  $CaCl_2$  (Raij *et al.*, 2001). Os resultados obtidos desta análise (Tabela 1) indicaram ser este solo de cerrado um solo distrófico, principalmente por apresentar saturação por bases (V%) inferior a 50 % (Sano *et al.*, 1998).

A granulometria do solo de cerrado utilizado no experimento foi obtida por peneiração realizada no Departamento de Botânica da UFSCar. O resultado desta análise (45% areia grossa, 20% areia fina, 7% silte e 28% argila) indicou um solo do tipo franco arenoso (teor de argila + silte < 35%) possuindo, portanto, valores médios ou baixos de retenção de água (Sano *et al.*, 1998).

As mudas crescendo sob IP foram regadas duas vezes por semana enquanto aquelas crescendo em SB foram regadas uma vez por semana, ambas até a capacidade de campo a fim de manter o substrato hidratado durante todo o experimento.

Tabela 1: Características químicas do solo de Cerrado utilizado no cultivo de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* crescendo sob duas condições de radiação. P resina = fósforo extraído do solo por resina trocadora de íons; M.O.= matéria orgânica; pH CaCl<sub>2</sub> = pH determinado em solução centimolar de cloreto de cálcio; CTC = capacidade de troca catiônica; V = índice de saturação por bases e m% = saturação por alumínio.

P resina	M.O.	pH CaCl <sub>2</sub>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	CTC	Al <sup>3+</sup>	V	m
mg dm <sup>-3</sup>	g dm <sup>-3</sup>		mmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup>					%	
4	26	3,9	3	1	1,3	63	8	8	12,7

#### 4.3 Determinação da biometria, massa seca, massa específica foliar (MEF), área específica foliar (AEF) e concentração de nutrientes foliares

As determinações dos dados biométricos e massa seca foram realizadas após 180 dias em doze indivíduos de cada tratamento, escolhidos por sorteio. A altura da parte aérea de cada indivíduo foi medida com o auxílio de uma régua milimetrada desde o colo da planta até a inserção da última folha. Medidas do diâmetro do caule foram determinadas com o auxílio de um paquímetro no nível do solo.

Os indivíduos avaliados foram separados em raízes, caules e folhas. As folhas tiveram suas imagens reproduzidas por scanner para que as medidas de área foliar pudessem ser calculadas através do software Pro-Image versão 4.0 para windows, American Media Cybernetics, Silverspring, Maryland, Estados Unidos. Raízes, caules e folhas foram colocados para secar separadamente em estufa a 60°C durante uma semana. Após a secagem as

respectivas partes foram pesadas separadamente em uma balança analítica digital Mettler, modelo AE260 (Mettler Instrument AG, Greifense, Switzerland).

Em cada tratamento 84 discos foliares com 14,8 mm de diâmetro foram coletados (um disco por folha e sete folhas por indivíduo), secados em estufa a 60 °C durante uma semana e pesados separadamente. Os valores de massa dos discos foram divididos pela sua respectiva área fornecendo assim os valores necessários para o cálculo da média da massa específica foliar (MEF, g m<sup>-2</sup>). Os valores de área foliar de cada indivíduo foram divididos pela massa seca foliar correspondente, fornecendo assim os valores de área específica foliar (AEF, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>)

Após a obtenção da massa seca, todas as folhas coletadas para análise de área foliar (153 folhas para o tratamento SB e 906 folhas para RP) foram trituradas em moinho de lâminas de inox e amostras de 5 g (uma amostra por tratamento) foram enviadas para o Laboratório de Análise de Solo e Planta do Departamento de Solos e Adubos da Universidade Estadual Paulista (UNESP-Jaboticabal) para determinação das concentrações de macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, e S) contidas em cada amostra. A concentração de nitrogênio foi determinada por titulação após digestão por ácido sulfúrico. A concentração de fósforo foi determinada por método calorimétrico após digestão por ácido nitro-perclórico. Concentrações de potássio, cálcio e magnésio foram determinadas pelo método de espectrofotometria de absorção atômica após digestão por ácido nitro-perclórico (Bataglia *et al*, 1983).

Os valores biométricos e de biomassa foram submetidos ao teste estatístico de Kolmogorov-Smirnov de modo a verificar se apresentavam distribuição normal. Posteriormente, como os resultados não apresentaram distribuição normal, os dados foram

analisados pelo teste não paramétrico de Mann-Whitney (Zar, 1999) de modo a confirmar se as médias eram significativamente diferentes.

#### *4.4 Medidas de trocas gasosas em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA)*

O equipamento usado para as medições de trocas gasosas foi um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) modelo LCA-4, da firma inglesa Analytical Development Company (ADC, Hoddesdon UK) acoplado a um canhão de luz com controle de radiação PLU-2 (ADC, Hoddesdon UK) e conectado a uma câmara foliar tipo Parkinson Leaf Chamber PLCN-4 (ADC, Hoddesdon UK). A temperatura da câmara foliar foi mantida entre 23-25°C por um sistema Peltier (ADC, Hoddesdon UK) montado sob a câmara PLCN-4, abaixo do local de inserção da folha.

Nas curvas de fotossíntese líquida em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA), a concentração de CO<sub>2</sub> utilizada foi a ambiente (365- 380 ppm) e o FFFA inicial foi de 2200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Com o auxílio do canhão de luz (PLU-002, ADC), o FFFA disponibilizado à folha era reduzido a cada 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  através da aplicação de diferentes voltagens sobre a lâmpada dicrômica do PLU-002. Durante as curvas A-FFFA o IRGA LCA-4 calculou os dados de fotossíntese líquida (A) e os de transpiração (E) utilizados posteriormente para a determinação da eficiência do uso da água (A/E, Larcher, 2003) nas curvas A-FFFA.

Foram realizadas seis curvas de A-FFFA para cada tratamento durante a manhã (7:00-10:00 hs), sendo duas realizadas em Fevereiro de 2001 (Verão) em folhas distintas de indivíduos com 180 dias de idade, duas realizadas em Abril de 2003 (Outono) em folhas distintas de indivíduos com 1000 dias de idade e duas em Maio de 2003 (Outono) em folhas

distintas de indivíduos com 1030 dias de idade. As duas curvas de cada mês foram sobrepostas antes de serem ajustadas em um único gráfico. O software utilizado na confecção dos gráficos foi o Microcal Origin, versão 5.0 para windows, Microcal Software, Inc., Northampton, MA, Estados Unidos.

Em abril as folhas dos indivíduos cultivados em SB já apresentavam sinais de senescência (folhas amareladas e redução do número de folhas por indivíduos) e em maio os sinais eram mais acentuados para o tratamento SB. Os indivíduos de IP apresentaram sinais de senescência apenas em meados de Junho. Nos meses de Junho e Julho de 2003 não foi possível realizar as medições de trocas gasosas em decorrência da senescência foliar ocasionada pelo caráter decíduo desta espécie.

A equação usada para ajustar os valores nas curvas A-FFFA foi a mesma utilizada por Prado & Moraes (1997):

$$A = A_{\max} \cdot [1 - e^{-k \cdot (FFFA - PCL)}] \quad (I)$$

onde:

A = fotossíntese líquida,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

$A_{\max}$  = fotossíntese líquida máxima,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

e = constante de Euler

k = constante de proporcionalidade

FFFA = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

PCL = ponto de compensação à luz,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Os valores de PCL foram obtidos através da equação acima atribuindo o valor zero para A. Para o cálculo dos valores da luz que satura a fotossíntese (LSF) foi considerado 90% de  $A_{max}$  e para o cálculo dos valores de respiração no escuro (Re) atribuiu-se o valor zero para o FFFA. Para o ajuste dos pontos na curva foi utilizado o software Microcal Origin, versão 5.0 para windows, Microcal Software, Inc., Northampton, MA, Estados Unidos. O software calculou os pontos  $A_{max}$  e PCL e seus respectivos erros-padrão. Já os pontos Re e LSF foram calculados diretamente pela equação e por isso não foram acompanhados de seus respectivos erros-padrão.

#### *4.5 Trocas gasosas em função da concentração atmosférica de CO<sub>2</sub>*

Para obtenção dos valores de fotossíntese líquida em função da concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> (curvas A-CO<sub>2</sub>) foi utilizado um diluidor de gases modelo GD-602, (ADC, Hoddesdon UK), ligado a um cilindro contendo 1800 ppm of CO<sub>2</sub>. O diluidor, com o auxílio de um registro fabricado pela OMEL (São Paulo, Brasil), disponibilizava concentrações de CO<sub>2</sub> de 200 em 200 ppm, aproximadamente, para a câmara foliar. A radiação utilizada nas curvas A-CO<sub>2</sub> foi aquela que saturava a fotossíntese em cada tratamento, i.e., 1600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para as plantas de IP e 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para as plantas que cresciam em SB.

Nas curvas A-CO<sub>2</sub> o IRGA LCA-4 calculou os valores de concentração subestomática de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>) para cada valor de fotossíntese obtido. Desta forma, foi possível obter curvas A-C<sub>i</sub>, as quais foram utilizadas para a o cálculo da eficiência de carboxilação.

As curvas A-C<sub>i</sub> foram obtidas em Fevereiro de 2001, a partir de plantas com 180 dias de idade, durante a manhã (7:00-10:00 hs). Para isso foram utilizadas duas folhas de dois

indivíduos crescendo sob IP e mais duas de outros dois indivíduos crescendo em SB perfazendo duas curvas A-Ci em cada tratamento. As duas curvas obtidas em cada tratamento foram sobrepostas e ajustadas em uma única curva A-Ci.

Os componentes de radiação foram substituídos pelos de Ci na equação (I) de modo a se obter os valores de capacidade fotossintética potencial (CFP, Larcher 2003), do ponto de compensação ao CO<sub>2</sub> (PCCO<sub>2</sub>), e do ponto de saturação ao CO<sub>2</sub> (PSCO<sub>2</sub>) nas curvas de fotossíntese em função da concentração subestomática de CO<sub>2</sub> (curvas A-Ci).

A equação usada para ajustar os valores nas curvas A-Ci foi a equação I, trocando-se os componentes de radiação pelos de concentração de CO<sub>2</sub>.

$$A = A_{\max} \cdot [1 - e^{-k \cdot (Ci - PCCO_2)}] \quad (II)$$

onde:

A = fotossíntese líquida,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

A<sub>max</sub> = fotossíntese líquida máxima,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

e = constante de Euler

k = constante de proporcionalidade

Ci = concentração subestomática de CO<sub>2</sub>, ppm

PCCO<sub>2</sub> = ponto de compensação ao CO<sub>2</sub>, ppm

Atribuindo-se a A o valor zero obtivemos os valores do PCCO<sub>2</sub>. Para o cálculo dos valores do CO<sub>2</sub> que satura a fotossíntese (PSCO<sub>2</sub>) foi considerado 90% de A<sub>max</sub>. Para o ajuste dos pontos na curva foi utilizado o software Microcal Origin, versão 5.0 para windows, Microcal Software, Inc., Northampton, MA, Estados Unidos. O software calculou os pontos

$A_{\max}$  e  $PCCO_2$  e seus respectivos erros-padrão. Já o ponto  $CO_2SF$  foi calculado diretamente pela equação e por isso não foi acompanhado de erro-padrão.

A eficiência de carboxilação foi calculada através da primeira derivação da equação II:

$$EC = k \cdot A_{\max} \cdot (e^{-k \cdot PCCO_2}) \quad (III)$$

Onde:

EC = Eficiência de carboxilação,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

k = constante de proporcionalidade

$PCCO_2$  = Ponto de compensação ao  $CO_2$ , ppm

#### *4.6 Cálculo da Eficiência do Uso da Água e Eficiência Instantânea do Uso dos Nutrientes*

A eficiência do uso da água (EUA) foi calculada através da razão dos valores de fotossíntese líquida (A) obtidos nas curvas de A-FFFA pelos valores correspondentes de transpiração (E) determinados pelo equipamento LCA-4 nas mesmas curvas A-FFFA (Larcher, 2003). Foram realizadas curvas de EUA-FFFA para plantas com 180, 1000 e 1030 dias de idade, e ajustadas através do software Microcal Origin, versão 5.0 para windows, Microcal Software, Inc., Northampton, MA, Estados Unidos, utilizando a equação I (mudando os dados de A para EUA).

A eficiência instantânea do uso dos nutrientes em função da irradiância saturante (EIUNr) foi calculada através da razão dos valores de capacidade fotossintética expressa em área ( $A_{\max a}$ ;  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) obtidos nas curvas de A-FFFA pelo conteúdo do nutriente nas folhas de cada tratamento expressos em área ( $\text{g N m}^{-2}$ ).

A eficiência instantânea do uso dos nutrientes em função da concentração de CO<sub>2</sub> saturante (EIUNc) foi calculada através da razão dos valores de capacidade fotossintética potencial expressa em área (CFP;  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) obtidos nas curvas de A-Ci pelo conteúdo do nutriente nas folhas de cada tratamento expressos em área ( $\text{g N m}^{-2}$ ).

#### *4.7 Densidade estomática, comprimento dos estômatos e conteúdo de clorofila*

Para a determinação da densidade estomática foram selecionados ao acaso 5 indivíduos de *A. virgata* crescendo sob IP e mais 5 indivíduos crescendo em SB, todos com 880 dias de idade. Uma folha por indivíduo foi coletada totalizando 5 folhas por tratamento em Dezembro de 2002.

O material fresco foi colocado em álcool 80% e mantido em estufa a 60-70<sup>0</sup>C até a descoloração total. Após ser lavado com água destilada, seis lavagens de 15 minutos cada, o material foi mantido em solução de Hidróxido de sódio 10% por 24 hs para a remoção de todo conteúdo celular. Novas lavagens foram realizadas com água destilada, totalizando seis lavagens de 15 minutos cada a fim de se eliminar os resíduos da solução (Kraus & Arduim, 1997).

O material foi então corado com safranina a 1% e em seguida desidratado em uma série etanólica de 10, 30, 50, 70, 90 e 100% para remoção do excedente do corante e posteriormente montado em lâminas com bálsamo do Canadá. (Kraus & Arduim, 1997).

Para a contagem dos estômatos a lâmina foi observada em microscópio óptico com objetiva com aumento de 20 vezes e ocular com um aumento de 10 vezes (totalizando aumento de 200 vezes). As imagens foram registradas através do software Pro-Image versão 4.0 para windows, American Media Cybernetics, Silverspring, Maryland, Estados Unidos. O

número de estômatos foi dividido pela área do campo de observação ( $0,062 \text{ mm}^2$ ) calculada pelo software, o que correspondeu aos valores de densidade estomática.

Para a medição do comprimento dos estômatos foram utilizadas as imagens captadas para densidade estomática. Foram realizadas 25 medições por folha, 5 folhas por tratamento, totalizando 125 medidas por tratamento. As medições foram obtidas através do software Pro-Image versão 4.0 para windows, American Media Cybernetics, Silverspring, Maryland, Estados Unidos.

Para a obtenção dos valores de conteúdo de clorofila foi utilizado um medidor portátil de clorofila CCM-200, Opti-Sciences, Inc, Tyngsboro, MA, Estados Unidos. O aparelho CCM-200 utiliza a absorbância para a estimar o conteúdo de clorofila nos tecidos. Dois grupos de comprimentos de onda são utilizados para a absorbância. Um grupo de comprimentos de onda na faixa do espectro de absorção da clorofila (entre 400-700 nm) e um outro grupo na faixa de comprimento de onda na absorção dos tecidos vegetais foliares (na faixa de 600-700 e de 900-1000 nm). Este último grupo de comprimento de onda é utilizado no cálculo da estimativa do conteúdo de clorofila para compensar interferências na leitura devido às estruturas mecânicas (formadas principalmente por carboidratos estruturais) e a espessura da folha.

Foram realizadas, no mês de Abril de 2003, 14 medições em cada tratamento em três dias distintos, totalizando 42 medições por tratamento. As folhas selecionadas para a obtenção destas medidas apresentavam-se expandidas, sem traços de senescência ou herbivoria.

Os dados de densidade estomática, comprimento dos estômatos e índice de conteúdo de clorofila foram submetidos ao teste estatístico Kolmogorov-Smirnov a fim de verificar a normalidade dos dados e, posteriormente, ao teste paramétrico ANOVA para avaliar se o

conjunto de dados de cada tratamento apresentava valores médios significativamente diferentes.

## ***5. Resultados***

### *5.1 Biometria e biomassa*

Nos dois tratamentos, os valores de biometria e biomassa não seguiram uma distribuição normal. Portanto, o teste não paramétrico de Mann-Whitney foi aplicado mostrando que os valores de biometria e biomassa diferiram de forma significativa entre os tratamentos. As médias dos valores de massa seca total, área foliar total, número de folhas, altura, diâmetro do caule e massa específica foliar (MEF) foram maiores ( $p < 0,001$ ) para os indivíduos submetidos ao tratamento IP do que para aqueles submetidos ao tratamento SB (Figura 1). Isto ocorreu porque indivíduos crescendo sob alta irradiância apresentaram um balanço de carbono mais positivo do que aqueles submetidos aos menores valores de irradiância, possibilitando melhores condições para crescimento e desenvolvimento.

Os valores de massa específica foliar indicaram que as folhas das plantas submetidas ao tratamento SB eram provavelmente mais delgadas que as folhas do tratamento IP. Já os valores médios de área específica foliar (AEF) foram cerca de 3 vezes maior para os indivíduos que cresciam em SB em relação aos indivíduos do tratamento de IP. Para as plantas do tratamento IP a alocação de biomassa ficou equilibrada entre a raiz e a parte aérea (Figura 1). Porém, no tratamento SB, a razão raiz/parte aérea favoreceu o acúmulo de biomassa em direção à raiz.

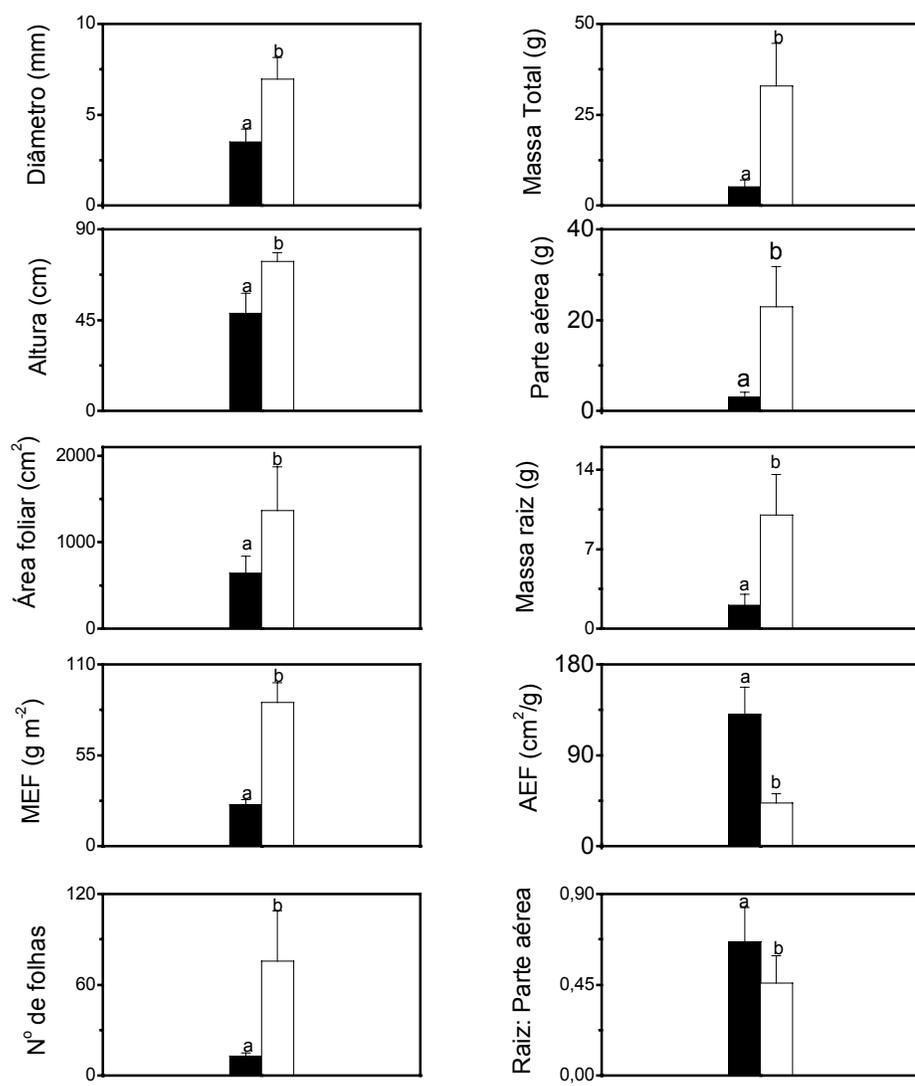


Figura 1: Valores médios de biomassa, massa específica foliar (MEF) e área específica foliar (AEF) obtidos de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 180 dias de idade cultivados sob irradiação plena (IP, colunas claras) e em sub-bosque (SB, colunas escuras). As barras sobre as colunas indicam o desvio padrão das médias e as letras diferentes sobre as barras indicam que as médias obtidas para um mesmo parâmetro são significativamente diferentes após teste estatístico de Mann-Whitney ( $p < 0.001$ ).

### 5.2 Trocas gasosas em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA)

Indivíduos de SB com 180 dias de idade (fevereiro de 2001) apresentaram valores menores de respiração no escuro ( $R_e$ ), de luz que satura a fotossíntese (LSF) e ponto de compensação à luz (PCL) (Figura 2 e Tabela 2). A respiração no escuro ( $R_e$ ) foi 4,5 vezes maior em indivíduos crescendo em IP em relação àqueles crescendo em SB (Tabela 2). Este resultado é um indicativo de que as plantas sob radiação intensa apresentam um gasto de carbono maior que as plantas em SB, seja para manutenção de suas estruturas de maior custo energético e material (folhas mais densas, ramos e raízes mais vigorosos) ou para o crescimento e incremento de sua biomassa. Em consequência do alto valor de  $R_e$  para plantas sob IP, o ponto de compensação à luz (PCL) foi 4,9 vezes maior neste tratamento que em SB, pois as plantas que respiram mais intensamente necessitam de maior quantidade de radiação para atingir o ponto de compensação (Larcher, 2003). A luz que satura a fotossíntese (LSF) foi 4,2 vezes menor em indivíduos cultivados em SB com 180 dias de vida (fevereiro de 2001) do que para aqueles cultivados em IP com 180 dias de vida (fevereiro de 2001).

Em ambos os tratamentos não foram observados fotoinibição para valores de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA, acima de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Figura 1). Isto indica que mesmo o aparato fotossintético das folhas sombreadas pode ser bem tolerante a altas doses momentâneas de FFFA ( $> 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em *A. virgata*.

O valor de fotossíntese líquida máxima expressa em área ( $A_{\text{maxa}}$ ) em função dos valores de FFFA foi 3,7 vezes maior para as plantas jovens do tratamento IP com 180 dias de vida (fevereiro de 2001) do que para aquelas crescendo em SB (Figura 2, Tabela 2). Entretanto, quando a  $A_{\text{max}}$  foi expressa em massa ( $A_{\text{maxm}}$ ), a diferença entre os valores dos dois tratamentos foi reduzida para 1,1. Isto se deve, principalmente, à redução dos valores de

MEF das folhas dos indivíduos crescendo em SB. Por outro lado, com folhas mais leves por unidade de área, os indivíduos deste tratamento conseguiram reduzir as taxas de respiração expressa em área e, desta forma, compensar os menores valores de  $A_{\max}$ , mantendo um balanço de carbono mais favorável para o crescimento em condição de intenso sombreamento.

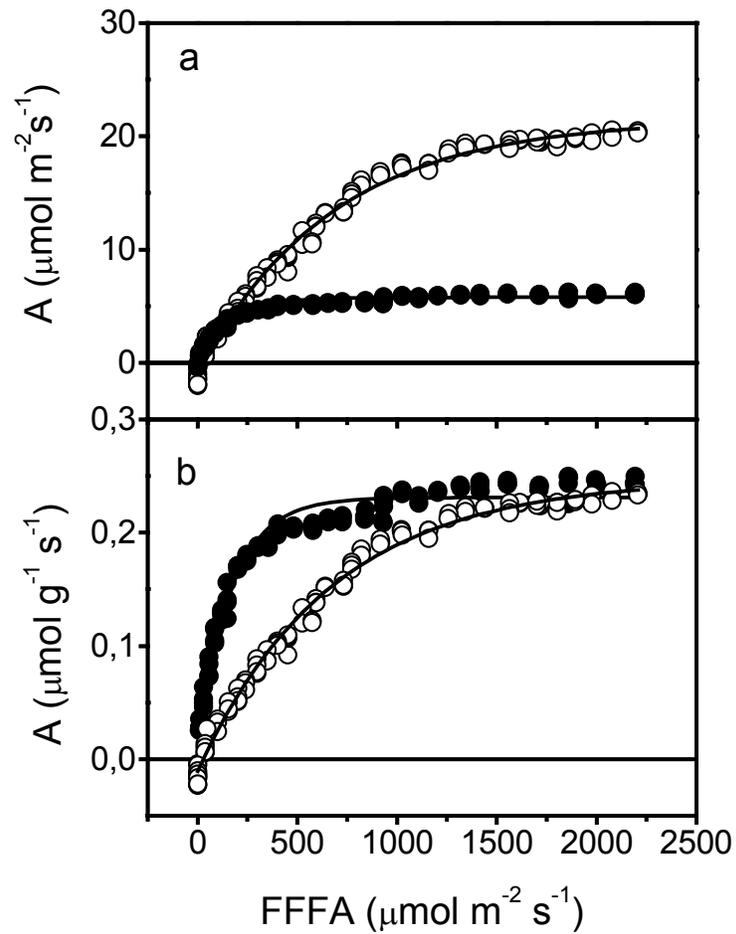


Figura 2: Fotossíntese líquida (A) expressa em área ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , a) e em massa ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ , b) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) em folhas de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 180 dias de idade cultivados sob radiação solar plena (símbolos abertos) e em sub-bosque (símbolos sólidos).

Ainda na Figura 2, podemos observar que durante a fase linear do gráfico de A-FFFA os valores de capacidade fotossintética das plantas em SB com 180 dias de vida (fevereiro de 2001) ultrapassaram os das plantas cultivadas em IP com 180 dias de vida (fevereiro de 2001) para valores de FFFA inferiores a  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mostrando que as folhas dos indivíduos em SB atingem valores maiores de A sob valores menores de FFFA, enquanto as folhas dos indivíduos sob IP apresentam valores maiores de A sob altos valores de FFFA ( $> 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Tabela 2: Valores médios de respiração no escuro (Re), radiação que satura a fotossíntese (RSF), ponto de compensação à luz (PCL) e capacidade fotossintética ( $A_{\text{max}}$ ) expressa em área ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e em massa ( $\mu\text{mol g}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) obtidos de folhas de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 180, 1000 e 1030 dias de idade cultivados sob irradiância plena (IP) e em sub-bosque (SB).

		<b>Re</b>	<b>RSF</b>	<b>PCL</b>	<b><math>A_{\text{maxa}}</math></b>	<b><math>A_{\text{maxm}}</math></b>
		( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol g}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			
<b>180 dias Fevereiro</b>	<b>IP</b>	0,9	1571	$27,1 \pm 1,6$	$21,51 \pm 0,23$	$0,247 \pm 0,003$
	<b>SB</b>	0,2	373	$5,5 \pm 2,6$	$5,77 \pm 0,04$	$0,226 \pm 0,002$
<b>1000 dias Abril</b>	<b>IP</b>	1,4	1345	$36,7 \pm 4,7$	$21,53 \pm 0,30$	—
	<b>SB</b>	0,2	363	$7,2 \pm 1,5$	$4,45 \pm 0,03$	—
<b>1030 dias Maio</b>	<b>IP</b>	1,3	1240	$28,7 \pm 5,7$	$22,04 \pm 0,26$	—
	<b>SB</b>	0,1	356	$7,0 \pm 3,6$	$2,22 \pm 0,03$	—

As curvas A-FFFA obtidas nos meses de Abril e Maio de 2003 (Figura 3, Tabela 2) seguiram o mesmo padrão das curvas obtidas de indivíduos com 180 dias de vida, i.e., os indivíduos de *A. virgata* crescendo em IP com 1000 e 1030 dias de vida (Abril e Maio de 2003) apresentaram maiores valores de  $A_{\max}$ , PCL e LSF dos que cresceram em SB. Porém, a diferença entre a média de valores de  $A_{\max}$  e  $R_e$  entre as plantas de IP e SB foi maior nos meses do outono (Abril e Maio). Isto ocorreu porque as plantas cultivadas em IP não apresentaram queda significativa da capacidade fotossintética em relação aos meses do outono. Já as plantas que cresceram sob SB apresentaram uma queda significativa da capacidade fotossintética principalmente no mês de Maio de 2003. Os indivíduos de IP apresentaram uma senescência mais tardia (meados de Junho) do que os de SB (início de Maio) o que poderia explicar a diferença encontrada entre os indivíduos de 180 e 1000 dias e os indivíduos de 1030 dias cultivados em SB.

Nos meses de Junho, Julho e Agosto de 2003 devido ao caráter decíduo desta espécie, os indivíduos de ambos tratamentos perderam suas folhas. No início da estação chuvosa (Setembro de 2003) as plantas crescendo em IP apresentaram brotação vegetativa acompanhada de intensa floração, enquanto as plantas cultivadas em SB apresentaram apenas brotação vegetativa.

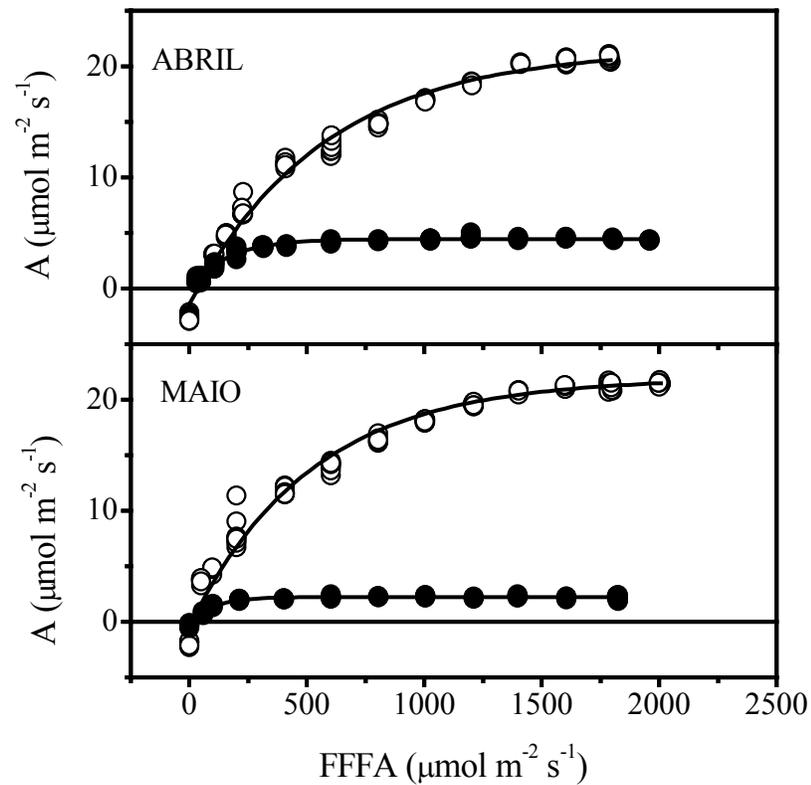


Figura 3: Fotossíntese líquida (A) expressa em área ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , a) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) em folhas de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 1000 (abril de 2003) e 1030 (maio de 2003) dias de idade cultivados sob irradiância plena (símbolos abertos) e em sub-bosque (símbolos sólidos).

### 5.3 Trocas gasosas em função da concentração de CO<sub>2</sub>

Nas curvas de A-Ci, ilustradas na figura 4, o incremento do CO<sub>2</sub> atmosférico ocasionou um elevado aumento dos valores de fotossíntese máxima para indivíduos crescendo em IP (cerca de 2,3 vezes o valor da capacidade fotossintética em relação ao valor correspondente na curva A-FFFA). No entanto, para indivíduos sob SB o aumento de capacidade fotossintética foi de apenas 1,2 em relação ao obtido sob concentração atmosférica regular de CO<sub>2</sub> (nas curvas A-FFFA). Plantas adaptadas à sombra usualmente apresentam menores concentrações de Rubisco (RUBP carboxilase/oxigenase), de ATP sintase e um número menor de cadeia transportadora de elétrons por unidade de superfície foliar (Kozlowski *et al*, 1997), os quais seriam fatores limitantes para o incremento da capacidade fotossintética potencial (CFP). Desta forma, os valores de capacidade fotossintética potencial expressa em massa (CFP<sub>m</sub>) dos indivíduos sob SB, mesmo apresentando valores muito menores de massa específica foliar (MEF), não alcançaram os valores correspondentes das folhas crescidas sob IP (Figura 4 e Tabela 3).

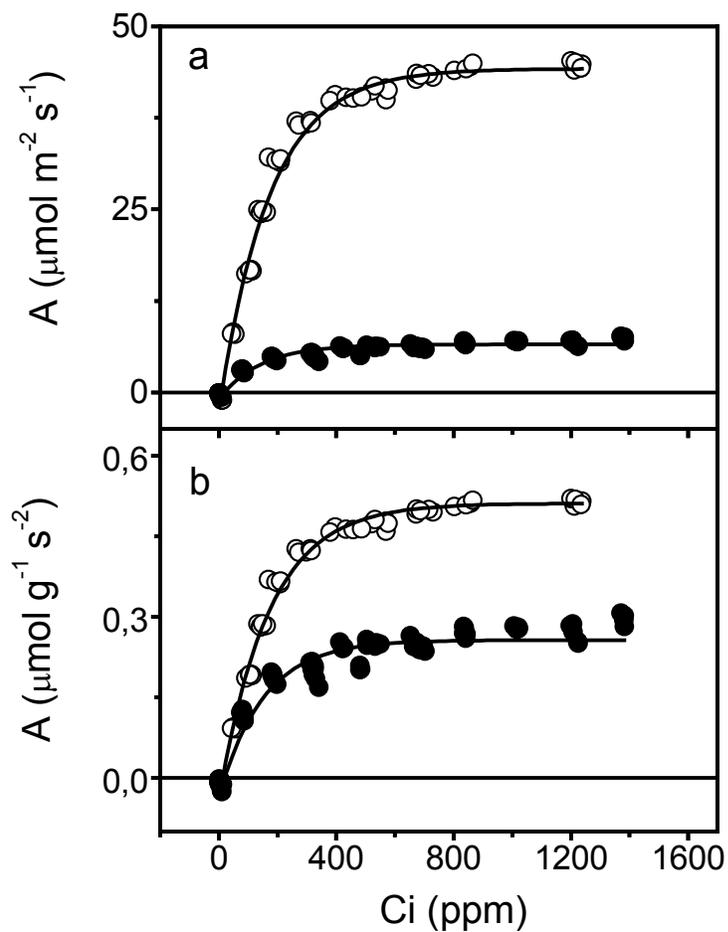


Figura 4: Fotossíntese líquida (A) expressa em área ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; a) e em massa ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ; b) em função da concentração interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>) em folhas de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 180 dias de idade cultivados sob irradiância plena (símbolos abertos) e em sub-bosque (símbolos sólidos).

Indivíduos jovens crescendo em IP apresentam valores de ponto de compensação ao  $\text{CO}_2$  ( $\text{PCCO}_2$ ) e  $\text{CO}_2$  que satura a fotossíntese ( $\text{CO}_2\text{SF}$ ) 5,5 e 2,1 vezes maior, respectivamente, do que aqueles sombreados. Além disso, a eficiência de carboxilação (EC) foi 3,5 vezes maior em indivíduos crescendo em IP do que aqueles crescendo em SB (Tabela 3). Novamente, estes resultados ( $\text{PCCO}_2$ ,  $\text{CO}_2\text{SF}$  e EC) demonstram o metabolismo do carbono mais rápido com um maior custo de carbono por área de folha das folhas sob IP. No entanto, este maior custo foi compensado largamente pela maior capacidade de aquisição de carbono na forma de  $\text{CO}_2$  pelos indivíduos cultivados sob IP.

Tabela 3: Valores médios da eficiência de carboxilação (EC), ponto de saturação ao  $\text{CO}_2$  ( $\text{CO}_2\text{SF}$ ), ponto de compensação ao  $\text{CO}_2$  ( $\text{PCCO}_2$ ) e capacidade fotossintética ( $A_{\text{max}}$ ) expressa em área ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e em massa ( $\mu\text{mol g}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) obtidos de folhas de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 180 dias de idade cultivados sob irradiância plena (IP) e em sub-bosque (SB).

		EC	$\text{CO}_2\text{SF}$	$\text{PCCO}_2$	$A_{\text{maxa}}$	$A_{\text{maxm}}$
		( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	(ppm)	(ppm)	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol g}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
<b>180 dias Fevereiro</b>	<b>IP</b>	0,08	1452	14,7±1,2	50,34±0,36	0,578 ±0,004
	<b>SB</b>	0,02	679	2,9±2,6	6,82±0,09	0,269 ±0,004

### 5.5 Eficiência instantânea do uso da água e do uso dos nutrientes

Sob baixos valores de FFFA ( $< 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), as plantas do tratamento SB com 180 e 1000 dias de idade apresentaram maiores valores de eficiência do uso da água (EUA). Por outro lado, quando os valores de FFFA foram superiores a  $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  o inverso foi observado, *i.e.*, as plantas do tratamento IP com 180 e 1000 dias de idade apresentaram maiores valores de EUA (Figura 5).

Porém, na curva de EUA-FFFA obtida de indivíduos com 1030 dias de idade no mês de maio de 2003 (Figura 5) as plantas cultivadas em SB não conseguiram alcançar valores de EUA superiores as de IP mesmo sob baixos valores de irradiância ( $<250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

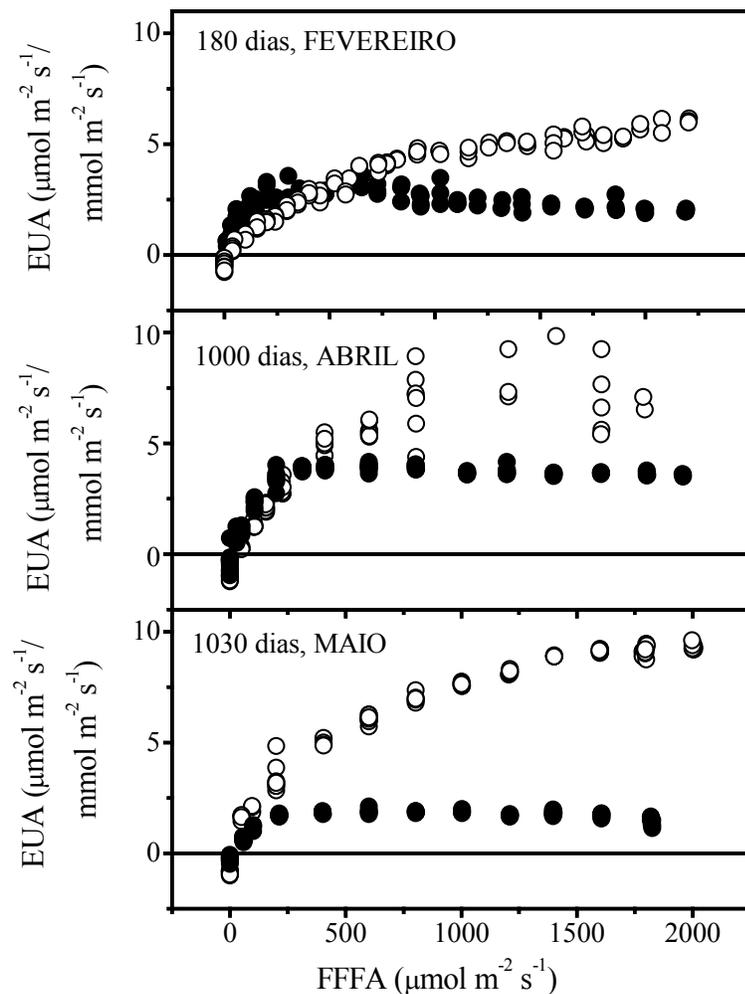


Figura 5: Eficiência do uso da água (EUA) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) em folhas de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 180 dias (fevereiro de 2001), 1000 dias (abril de 2003) e 1030 (maio de 2003) dias de idade cultivados sob irradiância plena (símbolos abertos) e em sub-bosque (símbolos sólidos). Estes dados foram obtidos a partir das curvas A-FFFA nas respectivas idades.

Para os macronutrientes P, Ca, Mg e S a eficiência do uso dos nutrientes nas curvas A-FFFA ( $EIUN_R$ ) foi maior para os indivíduos que cresceram sombreados devido a menor concentração de destes nutrientes e menores valores de MEF nas folhas sob SB. Apenas para o N e K a  $EIUN_R$  foi maior para os indivíduos crescendo sob IP.

Os indivíduos de *A. virgata* sob IP apresentaram maiores valores de eficiência do uso dos nutrientes nas curvas A-Ci ( $EIUN_C$ ) para todos os macronutrientes (Tabela 4) devido a maior capacidade fotossintética potencial sob esta condição de irradiância. Já os indivíduos de *A. virgata* sob SB apresentaram uma maior concentração de nitrogênio em suas folhas ( $26,3 \text{ g kg}^{-1}$ ).

Tabela 4: Concentração de nutrientes nas folhas (CNF,  $\text{g kg}^{-1}$ ) e eficiência instantânea do uso dos nutrientes obtidos nas curvas de A-FFFA ( $EUN_R$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) ou de A-Ci ( $EUN_C$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) obtidos de folhas de indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 180 dias de idade cultivados sob irradiância plena (RP) e em sub-bosque (SB). Os números entre parênteses são as razões entre os valores de EUN para os dois tratamentos (RP/SB).

Nutrientes	CNF		$EUN_R$		$EUN_C$	
	IP	SB	IP	SB	IP	SB
Nitrogênio (N)	17,9	26,3	13,82 (1,58)	8,76	32,32 (3,12)	10,37
Fósforo (P)	2,7	2,5	91,66 (0,99)	92,16	214,30 (1,96)	109,12
Potássio (K)	10,0	31,2	24,75 (3,35)	7,38	57,86 (6,62)	8,74
Cálcio (Ca)	34,8	18,8	7,11 (0,58)	12,25	16,63 (1,15)	14,51
Magnésio (Mg)	7,1	4,3	34,85 (0,65)	53,58	81,50 (1,28)	63,44
Enxofre (S)	3,7	2,5	68,46 (0,74)	92,16	160,06 (1,47)	109,12

### 5.6 Densidade estomática, comprimento dos estômatos e índice de conteúdo de clorofila (ICC)

Os dados de densidade estomática, comprimento dos estômatos e índice de conteúdo de clorofila (ICC) apresentaram distribuição normal e valores médios significativamente diferentes entre os tratamentos IP e SB ( $p < 0,001$ ).

Os indivíduos crescendo sob IP apresentaram maior densidade estomática (1,8 vezes maior) do que os indivíduos crescendo em SB, e menor média de comprimentos dos estômatos (0,88 vezes menor) em relação aos indivíduos sob SB. O índice de conteúdo de clorofila (ICC) foi 1,6 vezes maior para o tratamento de IP (Tabela 5).

Tabela 5: Densidade estomática, comprimento dos estômatos e índice da concentração de clorofila foliar (ICC) em indivíduos jovens envasados de *Aloysia virgata* com 880 dias de idade cultivados sob irradiância plena (IP) e em sub-bosque (SB). As letras diferentes indicam que as médias obtidas para um mesmo parâmetro são significativamente diferentes, após teste estatístico de ANOVA, ( $p < 0,01$ ).

	IP	SB	IP/SB
Densidade estomática (estômatos/mm <sup>2</sup> )	204,6 ± 24,6 a	113,0 ± 19,3 b	1,8
Comprimento do estômato (µm)	13,74 ± 1,55 a	15,55 ± 2,49 b	0,88
ICC	45,5 ± 7,3 a	28,0 ± 7,9 b	1,6

## 6. *Discussão*

Os indivíduos jovens da espécie arbórea *A. virgata* cultivados sob IP produziram folhas morfologicamente diferentes (MEF), apresentando distintos padrões de trocas gasosas, EUA, EIUN<sub>C</sub> e alocação de biomassa. Estas alterações possibilitaram a adequação dos indivíduos às condições de irradiância a que estavam expostos, revelando uma alta plasticidade fenotípica em *A. virgata*.

Quando os indivíduos cresceram sob IP comportaram-se como heliófilos, produzindo folhas com um aparato fotossintético capaz de aproveitar maiores irradiâncias através do aumento da sua capacidade fotossintética. Já os valores maiores de Re apresentado pelos indivíduos crescendo sob IP indicam um maior custo de carbono para a manutenção de suas estruturas mais complexas (*e.g.*, maior valor de MEF). Apesar deste maior custo, o balanço de carbono dos indivíduos sob IP foi muito mais positivo em relação aos indivíduos crescidos em SB.

Por outro lado, quando os indivíduos foram cultivados sob SB, alteraram a morfologia e a fisiologia de suas folhas, passando a se comportar como uma espécie umbrófila. Com folhas estruturalmente mais simples (menor MEF) e menores valores de Re, os indivíduos de SB conseguiram reduzir os valores de PCL e LSF e, desta forma, compensar os menores valores de  $A_{\max}$  num ambiente com forte atenuação da irradiância. A maior AEF, uma resposta comum entre espécies tolerantes à sombra (Souza & Válio, 2003; Landhäusser & Lieffers, 2001; Walters *et al.* 1993) também colaborou para mitigar o efeito da fraca irradiância, uma vez que, a maior área foliar ajudou a interceptar uma maior irradiância de por unidade de massa investida nas folhas (Reich *et al.* 1998).

Já os valores de  $A_{\max}$  se equipararam entre os tratamentos devido à forte redução da MEF por parte das plantas sob SB, indicando uma capacidade de adaptação das folhas desta espécie às condições de irradiância muito menores (2-8%).

Porém, as alterações fisiológicas e morfológicas que ocorreram nas folhas sombreadas não foram suficientes para equiparar seu balanço de carbono com o das plantas de sol, pois a alta irradiância promoveu um aumento da capacidade fotossintética das folhas de IP e, portanto, melhores condições para o crescimento. Com um balanço de carbono mais favorável, os indivíduos crescendo sob IP puderam incorporar mais carbono à massa seca, acelerando, assim, o seu desenvolvimento (maiores valores de biomassa e biometria). Os indivíduos sob IP também chegaram mais rapidamente ao estágio adulto, florescendo e frutificando aos 210 dias de idade, enquanto os indivíduos sob SB não floresceram nem mesmo com 1030 dias.

Apesar dos indivíduos de SB não conseguirem um sucesso reprodutivo, ainda assim a estratégia destes indivíduos de desenvolver folhas morfológicamente e fisiologicamente similares às folhas de indivíduos tolerantes à sombra foi vantajosa. Estas alterações mitigaram os efeitos da menor irradiância viabilizando a sobrevivência sob forte privação de irradiância.

Porém, o estudo da plasticidade não deve ocorrer apenas no nível foliar, mas sim na planta como um todo. Desta forma, caracteres como alocação de biomassa devem ser levados em consideração no estudo da plasticidade, definindo o crescimento e sobrevivência da espécie (Givnish, 1988; Valladares et al, 2000). Segundo Brouwer (1962), a planta altera a alocação de biomassa em direção à parte aérea se o ganho de carbono na parte aérea for prejudicado por níveis menores de irradiância. Walters et al. (1993) sugere que o rápido crescimento das espécies pioneiras sob baixa irradiância está associado com a maior proporção de biomassa nas folhas e menor nas raízes. No entanto, neste estudo, os indivíduos

de *A. virgata* sob SB apresentaram um padrão de alocação distinto com acúmulo de biomassa em direção à raiz que pode estar relacionado com o caráter decíduo desta espécie. Por ser decídua, o fato da alocação se dar no sentido das raízes em ambientes sombreados é uma vantagem, já que a planta poderá disponibilizar recursos para a próxima rebrota das folhas. O padrão de alocação de biomassa de *A. virgata* comprova o caráter adaptativo de sua plasticidade fenotípica. Se ocorresse um padrão de alocação de biomassa favorecendo a parte aérea, as plantas crescendo em ambientes sombreados provavelmente não teriam recursos disponíveis para rebrotar na estação chuvosa.

As curvas A-Ci também evidenciam a alta plasticidade fenotípica da espécie estudada, uma vez que o aumento momentâneo nas concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub> teve um efeito diferenciado em cada tratamento, elevando significativamente os valores de capacidade fotossintética potencial (CFP) (2,3 vezes para indivíduos do tratamento IP e 1,2 vez para indivíduos do tratamento SB). Nas curvas de A-Ci ficou claro o efeito positivo decorrente da irradiância intensa, mesmo quando os valores de CFP foram expressos em massa, os valores das plantas de IP não se equipararam com os valores das plantas de SB.

Num primeiro momento, o aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, aliado à alta irradiância elevou os valores de capacidade fotossintética potencial em ambos tratamentos. No entanto, para se avaliar os efeitos deste aumento de CFP seriam necessários estudos de longo prazo. É possível que, ajustes fisiológicos como a diminuição da atividade da RuBPCarboxilase (DeLucia & Thomas, 2000), e também alterações morfológicas, como aumento da área foliar (Herrick & Thomas, 1999) e redução da densidade estomática (Celeumans et al., 1999), possam suprimir o grande aumento inicial da produtividade (Celeumans et al., 1999) sob altas concentrações de CO<sub>2</sub>. Além disso, o aumento da

concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera na natureza ocorre em conjunto com mudanças em outros fatores climáticos como temperatura e precipitação (Groninger et al., 1999).

Os indivíduos de *A. virgata* apresentaram ainda distintos padrões de EUA para os tratamentos a que foram submetidos. As plantas de IP com 180 e 1000 dias de idade mostraram uma maior EUA para altos valores de FFFA ( $>250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) enquanto as plantas de SB apresentaram maiores valores de EUA para menores valores de irradiância. A maior EUA nas folhas sob IP ocorreu principalmente devido à maior eficiência de carboxilação (facilitando a difusão do CO<sub>2</sub> para câmara subestomática) e a maior capacidade fotossintética, superando os efeitos de altas taxas de transpiração sob intensas irradiâncias.

Os indivíduos de SB com 1030 dias de idade não seguiram o padrão de EUA observado nos outros meses do ano devido a uma forte redução da sua capacidade fotossintética no mês de maio de 2003, decorrente de uma senescência precoce (meados de Maio de 2003). Como a EUA sempre muda quando as condições para a difusão do CO<sub>2</sub> ou da água são alteradas, a baixa capacidade fotossintética provavelmente ocasionou a queda da EUA nesta condição.

Os indivíduos de *A. virgata* apresentaram também distintos padrões de EUN entre os tratamentos estudados. Segundo Li (1993), a fotossíntese líquida aumenta com o conteúdo de N foliar, especialmente nos tilacóides, devido a maior concentração de Rubisco e clorofila que geralmente acompanha esta maior concentração de nitrogênio das folhas (Evans, 1989). Sendo assim, o aumento da concentração de N nas folhas sob SB poderia ser uma adaptação dos indivíduos deste tratamento no sentido de aumentar tanto a interceptação da irradiância, maior investimento no sistema antena (clorofila), bem como na capacidade de carboxilação por unidade de área foliar. No entanto, esta possível alteração devido a uma maior disponibilidade

de nitrogênio nas folhas sob SB só poderia ser efetuada em poucas unidades celulares por área de folha (valores muito menores de MEF em SB).

Se este investimento no sistema antena e na capacidade de carboxilação ocorreram, certamente não foram suficientes para aumentar a capacidade fotossintética nas folhas dos indivíduos sob SB. Portanto a maior massa de tecido fotossintetizante por área de folha (maiores valores de MEF para os indivíduos sob IP) superou largamente a maior disponibilidade de nitrogênio por massa de folha nos tecidos dos indivíduos sob SB. Isto fica mais evidente quando os valores de EUNc e EUNr para o nitrogênio são comparados (menores valores para SB). O índice de conteúdo de clorofila (ICC) também é um bom indicativo deste fato, pois, apesar da concentração de clorofila por unidade de massa, geralmente ser maior para plantas crescendo em ambientes com atenuação da irradiância (Gonçalves et al., 2001), o índice alcançou maiores valores para os indivíduos do tratamento IP.

Quando a EIUN foi calculada a partir das curvas A-Ci, os valores para todos os nutrientes foram maiores para os indivíduos cultivados em IP. Isto ocorreu devido ao visível aumento da capacidade fotossintética potencial dos indivíduos de IP em função da maior eficiência de carboxilação ocasionada pelo aumento da concentração de CO<sub>2</sub>.

O padrão de densidade estomática encontrado em indivíduos de *A. virgata* colabora para o controle efetivo da perda de água em indivíduos crescendo em IP. Com uma alta densidade estomática e estômatos menores é possível regular de forma mais precisa a condutância estomática. Para Boeger & Wisniewski (2003) a maior densidade estomática e menor tamanho dos estômatos são entendidos como mecanismos de melhor controle hídrico. Por outro lado, com estômatos maiores as plantas de SB conseguem minimizar a resistência de

entrada do CO<sub>2</sub> causada pela baixa taxa de carboxilação observada nas plantas deste tratamento.

Apesar do crescimento mais lento, todos os indivíduos sombreados de *A. virgata* sobreviveram no ambiente com forte atenuação de irradiância. Devido a sua capacidade de aclimação, *A. virgata* se adequaria rapidamente à uma condição de clareira. Sendo esta uma espécie pioneira e adaptada aos níveis intensos de radiação solar plena, a tolerância a ambientes sombreados proporciona uma vantagem adaptativa em relação a espécies com baixa plasticidade fenotípica em ambientes com gradientes naturais de luminosidade.

## 7. Conclusões

Os distintos padrões de trocas gasosas, alocação de biomassa e eficiência do uso dos recursos disponíveis observados em indivíduos de *A. virgata* submetidos às condições de irradiâncias contrastantes, demonstram a grande habilidade, i.e. a alta plasticidade fenotípica, desta espécie de adaptar sua fisiologia e morfologia foliar. Esta habilidade é uma vantagem considerando que plantas com esta característica se tornam aptas a ocupar uma grande variedade de habitats. A alta plasticidade fenotípica de *A. virgata* explica, ao menos em parte, a ocorrência desta espécie em quase todos os estádios de sucessão ecológica do nordeste ao sul do Brasil e em outros ecossistemas Sul Americanos.

O rápido crescimento sob maior irradiância e a possível aclimação e adaptação sob ambientes sombreados confirmam que esta espécie pode ser utilizada com sucesso na recuperação de áreas abertas ou em fragmentos florestais, uma vez que colabora para a formação do dossel na clareira ou no entorno destes fragmentos. A alta plasticidade fenotípica de *A. virgata* está provavelmente associada à sua capacidade de alterar de forma acentuada os diferentes níveis de organização do indivíduo, desde de o mesofilo (valores de EC), passando por toda a estrutura da folha (valores de MEF e AEF) e órgãos autotróficos e heterotróficos (diferentes padrões de alocação de biomassa), até o indivíduo (valores de biomassa total).

## 8. Referências Bibliográficas

- Bataglia, O.C; Furlani, A.M.C; Teixeira, J.P.F; Furlani, P.R; Gallo, J.R. 1983. Métodos de Análise Química de Plantas. Boletim Técnico nº 48. Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, 48p.
- Bazzaz, F.A. & Carlson, R.W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia*.
- Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A. 1980. The physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:287-310.
- Boeger, M.R.T. & Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. *Rev. bras. Bot.* 26(1): 61-72.
- Brouwer, R. 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* 10:361-376.
- Cardoso, G.L. & Lomônaco, C. 2003. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Rev. Bras. Bot.* 26(1).
- Celeumans, R.; Janssens, I.A. and Jach, M.E. 1999. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on trees and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany* 84: 577-590.
- DeLucia, E.H. & Thomas, R.B. 2000. Photosynthetic responses to CO<sub>2</sub> enrichment of four hardwood species in a forest understory. *Oecologia* 122: 11-19.

- Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade a whole-plant perspective. *Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade*. Edited by J.R. Evans, S.von Caemmerer, W.W. Adams III. Csiro, Austrália, 358p.
- Gonçalves, J.F.de C.; Marengo, R.A. & Vieira, G. 2001. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of Mahogany and Tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 13 (2): 149-157.
- Grime, J.P. & Mackey, J.M.L. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology* 16:299-307.
- Groninger, J.W.; Johnsen, K.H.; Seiler, J.R.; Will, R.E.; Ellsworth, S.D. and Maier, C.A. 1999. Elevated carbon dioxide in the atmosphere: What might it mean for loblolly pine plantation forestry?. *Journal of Forestry* 97 (7): 4-10.
- Herrick, J.D. & Thomas, R.B. 1999. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology* 19:779-786.
- Huber, O. 1978. Light compensation point of vascular plants of a Tropical Cloud Forest and na ecological interpretation. *Photosynthetica* 12 (4):382-390.
- Kozlowski, T. T. & Pallardy, S.G. 1997. *Physiology of Woody Plants*, 2<sup>a</sup> ed.. Academic Press, 411p.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. *Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal*, Editora Universidade Rural, Rio de Janeiro, 198p.
- Landhäusser, S.M. & Lieffers, V.J. 2001. Photosynthesis and carbon allocation of six boreal tree species grown in understory and open conditions. *Tree Physiology*, 21:243-250.

- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology*, 3<sup>a</sup> ed.. Springer-Verlag, New York, 506p.
- Li, M. 1993. Leaf photosynthetic nitrogen-use efficiency of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> *Cyperus* species. *Photosynthetica* 29(1):117-130.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores Brasileiras*, vol. 1:342. Editora Plantarum, Nova Odessa, 342p.
- Millen, G.G.M.C. & Clendon, J.M.C. 1979. Leaf angle: an adaptive feature of sun and shade leaves. *Bot. Gaz.* 140(4):437-442.
- Poorter, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15:113-123.
- Poorter, H. & Nagel, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.*, 27:595-607.
- Prado, C.H.B.A. & Moraes, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty wood species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* , 33(1):103-112.
- Raij, B. Van; Andrade, J.C.; Cantarella, H.; Quaggio, J.A. 2001. *Análise química para a avaliação da fertilidade de solos tropicais*. Instituto Agronômico de Campinas, Editora do IAC, Campinas, 285p.
- Reich, P.B.; Tjoelker, M.G.; Walters, M.B.; Vanderklein, D.W. & Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12: 327-338.
- Sano, S.M. & Almeida, S.P. 1998. *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina: EMBRAPA – CPAC, 556p.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17:667-693.

- Schlichting, C.D. 2002. Phenotypic plasticity in plants. *Plant Species Biology* 17:85-88.
- Souza, R.P. & Válio, I.F.M. 1999. Carbon translocation as affected by shade in saplings of shade tolerant and intolerant species. *Biologia Plantarum* 42 (4): 631-636.
- Souza, R.P. & Válio, I.F.M. 2003. Leaf optical properties as affected by shade in saplings of a six tropical tree species differing in successional status. *Braz. J. Plant Physiol.* 15 (1): 49-54.
- Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F.A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87:377-387.
- Sultan, S.E. 1992. What has survived of Darwin's theory? Phenotypic plasticity and the Neo-Darwinian legacy. *Evolutionary Trends in Plants* 6: 61-71.
- Valladares, F., Allen, M.T. & Pearcy, R. W. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111:505-514.
- Valladares, F. & Pearcy, R. W. 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114:1-10.
- Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K., and Pearcy, R.W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 81(7):1925-1936.
- Voltan, R.B.Q., Fahl, J.I. & Carelli, M.L.C. 1992. Variação na anatomia foliar de Cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. *R. Bras. Fisiol. Veg.*, 4:99-105.
- Walters, M.B., Kruger, E.L. & Reich. 1993. Growth, biomass distribution and CO<sub>2</sub> exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. *Oecologia* (1993) 94:7-16.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, London, 663p.

Zhao, D. & Oosterhuis, D.M. 1998. Influence of shade on mineral nutrient status of field-grown cotton. *Journal of Plant Nutrition*, 21(8):1681-1695.