

Aline Bireahls

**LUMINOSIDADE EM FOLHAS DE *Eucalyptus dunnii* Maiden E  
*Eucalyptus benthamii* Maiden & Cambage: ANÁLISES  
MORFOFISIOLÓGICAS**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecossistemas Agrícolas e Naturais da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do Grau de Mestre em Ciências. Orientador: Prof. Dr. Paulo Cesar Poeta Fermino Junior.

Curitibanos  
2019

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Bireahls, Aline

Luminosidade em folhas de *Eucalyptus dunnii*  
Maiden e *Eucalyptus benthamii* Maiden & Cambage :  
Análises Morfofisiológicas / Aline Bireahls ;  
orientador, Paulo Cesar Poeta Fermino Junior, 2019.  
114 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de  
Santa Catarina, Campus Curitibanos, Programa de Pós  
Graduação em Ecossistemas Agrícolas e Naturais,  
Curitibanos, 2019.

Inclui referências.

1. Ecossistemas Agrícolas e Naturais. 2. Anatomia  
de folhas de *E. dunnii* e *E. benthamii*. I. Poeta  
Fermino Junior, Paulo Cesar . II. Universidade  
Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação  
em Ecossistemas Agrícolas e Naturais. III. Título.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CAMPUS DE CURITIBANOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOSISTEMAS AGRÍCOLAS E NATURAIS - PPGEAN

### Termo de aprovação

LUMINOSIDADE EM FOLHAS DE *Eucalyptus dunnii* MAIDEN E *Eucalyptus benthamii*  
MAIDEN & CAMAGE: ANÁLISES MORFOFISIOLÓGICAS

Por

Aline Bireahls

Dissertação aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Mestre em Ciências, área de concentração Ciências Agrárias, no Programa de Pós-Graduação em Ecossistemas Agrícolas e Naturais, Centro de Ciências Rurais da Universidade Federal de Santa Catarina, pela Comissão formada pelos membros:

Dr. Paulo Cesar Poeta Fermino Junior – UFSC  
Presidente e orientador

Dr. Magno Alan Vivian – UFSC

Dr(a). Julia Carina Niemeyer – UFSC



*Este trabalho é dedicado  
aos meus pais, ao meu  
marido e ao meu irmão.*



## AGRADECIMENTOS

À Deus pelo dom da vida e pela oportunidade de estudar.

Aos meus pais Augustinho Bireahls e Teresinha Aleixo Bireahls pelo apoio e compreensão, e por serem meu suporte nos momentos mais difíceis.

Ao meu marido Marcelo Alves de Camargo por estar ao meu lado em todos os momentos e por tornar meus dias mais felizes, me apoiar sempre, não me deixar desistir, e ser meu porto seguro.

Ao meu irmão Felipe Bireahls por sempre me oferecer o seu sorriso em meio a muitas preocupações cotidianas.

Ao meu orientador, professor Paulo Cesar Poeta Fermino Junior por aceitar me orientar nessa nova etapa de minha vida, ter paciência e estar sempre disposto em todos os momentos que precisei, transmitindo todo o seu conhecimento e enriquecendo o meu saber acadêmico.

Aos meus colegas de curso e amigos: Camila Bitencourt, Melina Inês Bonatto Alexandre França Pires, Luciane Teixeira Stank, Luziane Ramos Sales, por tornarem meus dias mais alegres e pelos momentos de descontração e pela troca de experiências e aflições em diversos momentos do curso, obrigada pela amizade.

Aos técnicos de laboratório Aline Cardoso da Silva e Gabriel Felip Gomes Olivo, por sempre estarem prontamente dispostos a ajudar nos momentos em que foi necessário.

Aos meus amigos desde a época da graduação, Kevim Muniz Ventura, Jonas Rafael Vargas e Jefferson Dias de Oliveira, que sempre estiveram dispostos a me auxiliar em tudo que precisei, e contribuíram grandemente para eu ter chegado até aqui, muito obrigada pela amizade.

Ao colega de pesquisa e laboratório Leonardo Ribeiro pela troca de saberes e enriquecimento de nossas dissertações.

Ao meu amigo Eduardo Valiati pelo auxílio com as imagens.

Ao Primon Mudas Florestais, em especial ao proprietário Alair Paulo Primon e ao Viveiro de Mudas Florestais Fraiburgo pela doação das mudas de eucalipto.

Aos servidores da UFSC do setor agropecuário que irrigaram as mudas quando a irrigação automática foi interrompida.

À UNIEDU pela concessão da bolsa de estudos.

Aos professores Julia Carina Niemeyer e Magnos Alan Vivian que gentilmente aceitaram, compor a banca de defesa da referida dissertação, contribuindo para o enriquecimento da mesma.

Aos técnicos em educação da pós-graduação que sempre nos atenderam prontamente, na resolução de nossas dúvidas.

Aos professores do PPGEAN, os quais transmitiram todo o seu conhecimento, a fim de contribuir com minha formação acadêmica.

À Universidade Federal de Santa Catarina pela oportunidade de estudar em uma universidade pública e de qualidade excepcional.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização e conclusão deste trabalho.



*Quando o homem aprender a  
respeitar até o menor ser da criação,  
seja animal ou vegetal, ninguém  
precisará ensiná-lo a amar seus  
semelhantes.*

*Albert Schweitzer*



## RESUMO

*Eucalyptus dunnii* Maiden e *Eucalyptus benthamii* Maiden & Cambage são espécies de interesse madeireiro cultivadas no Sul do Brasil, adaptadas ao clima frio. A propagação de eucaliptos ocorre por miniestaquia e por germinação de sementes em viveiros. O crescimento inicial de plântulas é influenciado por fatores abióticos, sendo a luminosidade um fator limitante e que promove modificações na morfoanatomia e fisiologia da folha. Com base nisso o objetivo do trabalho foi avaliar as modificações estruturais e fisiológicas de folhas de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes intensidades luminosas em viveiro, na Mesorregião Serrana de Santa Catarina. Folhas de plantas jovens cultivadas desenvolvidas em diferentes intensidades luminosas (0, 50 e 80% de sombreamento) foram avaliadas. Secções paradérmicas e transversais de lâminas foliares foram realizadas para a morfometria dos estômatos, dos tecidos de revestimento e do mesofilo em microscopia de luz. Analisou-se também a fisiologia das folhas, realizando-se a extração e quantificação dos pigmentos fotossintéticos, com obtenção dos valores em espectrofotômetro de luz UV visível, com densidade óptica de 480, 649 e 665 nm. A área foliar não diferiu em ambas as espécies. A espessura das células epidérmicas foi maior em *E. benthamii* na face adaxial e em *E. dunnii* na face abaxial, ambos com 80% de sombreamento. As maiores densidades estomáticas em *E. dunnii* foram 1051,9/mm<sup>2</sup>, e em *E. benthamii* 545,6 estômatos/mm<sup>2</sup>, na face adaxial com 0 e 50% de sombreamento. Em *E. dunnii* a distância estomática (18,63 µm) e em *E. benthamii* (39,71 µm) aumentou com 80% de sombreamento. Em *E. dunnii* o comprimento dos estômatos na face adaxial foi maior com 0% de sombreamento (15,57 µm) e o comprimento e a largura do poro estomático na face adaxial em 0% e 50%. A razão parênquima paliçádico/esponjoso em *E. dunnii* foi semelhante entre os tratamentos, em *E. benthamii* diferiu com 50% de sombreamento. O nível 0% de sombreamento elevou o teor de clorofila *a* em *E. benthamii* e diminuiu os teores de clorofila *b* em *E. dunnii*. 50% de sombreamento em *E. benthamii* implicou no menor teor de clorofila total e em *E. dunnii* o maior teor. Um dos maiores índices de plasticidade (IP) em *E. dunnii* foram os carotenoides (0,77) e em *E. benthamii* foi a distância estomática adaxial (0,65). A espessura do parênquima paliçádico tem IP maior que a espessura do parênquima esponjoso em ambas as espécies. Cada espécie se comportou de determinada maneira em resposta aos níveis de

sombreamento, em *E. dunnii* os parâmetros fisiológicos avaliados tendem a apresentar maior plasticidade em comparação aos parâmetros morfológicos, já em *E. benthamii*, ocorreu o oposto, sendo os parâmetros relacionados à epiderme os mais plásticos (epiderme propriamente dita, cutícula e estômatos). De acordo com a observação dos valores de IP a espécie *E. benthamii* apresenta maior potencial de desenvolvimento na mesorregião serrana de Santa Catarina.

**Palavras-chave:** Eucaliptos. Sombreamento. Modificações foliares estruturais.

## ABSTRACT

*Eucalyptus dunnii* Maiden and *Eucalyptus benthamii* Maiden & Cambage are species of timber interest cultivated in southern Brazil, adapted to the cold climate. The propagation of eucalyptus occurs by minicutting and germination of seeds in nurseries. The initial growth of seedlings is influenced by abiotic factors, being the luminosity a limiting factor and that promotes modifications in leaf morphoanatomy and physiology. Based on this, the objective of this work was to evaluate the structural and physiological modifications of leaves of *E. dunnii* and *E. benthamii* grown under different luminous intensities in the nursery, in the Southern Meso - region of Santa Catarina. Leaves of young cultivated plants developed at different light intensities (0, 50 and 80% shading) were evaluated. Parathermic and transverse sections of leaf blades were performed for the morphometry of stomata, covering tissues and mesophyll under light microscopy. Leaf physiology was also analyzed, extracting and quantifying the photosynthetic pigments, obtaining the values in a visible UV light spectrophotometer with optical density of 480, 649 and 665 nm. The leaf area did not differ in both species. The thickness of epidermal cells was higher in *E. benthamii* on the adaxial side and in *E. dunnii* on the abaxial face, both with 80% shading. The highest stomatal densities in *E. dunnii* were 1051.9 / mm<sup>2</sup>, and in *E. benthamii* 545.6 stomata / mm<sup>2</sup>, on the adaxial side with 0 and 50% shading. In *E. dunnii* the stomatal distance (18.63 µm) and in *E. benthamii* (39.71 µm) increased with 80% shading. In *E. dunnii* the length of the stomata on the adaxial side was higher with 0% shading (15.57 µm) and the length and stomatal pore width on the adaxial side at 0% and 50%. The palisade / spongy parenchyma ratio in *E. dunnii* was similar between treatments, in *E. benthamii* differed with 50% shading. The 0% level of shading increased the chlorophyll a content in *E. benthamii* and decreased the levels of chlorophyll b in *E. dunnii*. 50% shading in *E. benthamii* implied the lowest total chlorophyll content and in *E. dunnii* the highest content. One of the highest plasticity indices (PI) in *E. dunnii* was carotenoids (0.77) and in *E. benthamii* it was the adaxial stomatal distance (0.65). The thickness of the palisade parenchyma has a higher IP than the thickness of the spongy parenchyma in both species. Each species behaved in a certain way in response to shade levels. In *E. dunnii*, the physiological parameters evaluated tend to be more plasticity in comparison to the morphological parameters, whereas in *E. benthamii*,

the opposite occurred. more plastics (epidermis itself, cuticle, stomata). According to the observation of the values of IP, the *E.benthamii* species presents a higher potential of development in the mountain mesoregion of Santa Catarina.

**Keywords:** *Eucalyptus*. Shading. Structural leaf modifications

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Mudanças de *E. dunnii* e *E. benthamii* em condições de sombreamento em viveiro, com telado preto na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. ..... 50
- Figura 2: Secções transversais do mesofilo de *E. dunnii* na mesorregião serrana de Santa Catarina. Folhas de indivíduos sob sombreamento, no tratamento: A. 0%, B. 50% C. 80%. Legenda: EAD: epiderme na face adaxial; EAB: epiderme na face abaxial; PP: parênquima paliçádico; PE: parênquima esponjoso. .... 56
- Figura 3: Secções transversais do mesofilo de *E. benthamii* na mesorregião serrana de Santa Catarina. Folha de indivíduos sob sombreamento, no tratamento: A. 0% B. 50% C. 80% . Legenda: EAD: epiderme na face adaxial; EAB: epiderme na face abaxial; PP: parênquima paliçádico; PE: parênquima esponjoso. .... 57
- Figura 4 Secções paradérmicas da cutícula, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: CAD: cutícula da face adaxial; EAD: epiderme da face adaxial. .... 60
- Figura 5: Secções paradérmicas da cutícula, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: CAD: cutícula da face adaxial; EAD: epiderme da face adaxial. .... 60
- Figura 6: Secções paradérmicas da cutícula, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: CAB: cutícula da face abaxial; EAB: epiderme da face abaxial. .... 61
- Figura 7: Secções paradérmicas da cutícula, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de

sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: CAB: cutícula da face abaxial; EAB: epiderme da face abaxial.....62

Figura 8: Secções transversais da epiderme, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: EAD: epiderme da face adaxial.....62

Figura 9: Secções transversais da epiderme, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: EAB: epiderme da face abaxial.....63

Figura 10: Secções transversais da epiderme, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii*, desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80% . Legenda: EAD: epiderme da face adaxial.....63

Figura 11: Secções transversais da epiderme, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: EAB: epiderme da face abaxial.....64

Figura 12: Secções paradérmicas, dos estômatos, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%.....66

Figura 13: Secções paradérmicas, dos estômatos, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80% de sombreamento.....68



Figura 14: Secções paradérmicas, dos estômatos, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. ..... 68



## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1: Esquema da disposição dos tratamentos de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii*, sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. .... 51
- Tabela 2: Área foliar de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina..... 58
- Tabela 3: Espessuras da cutícula e células epidérmicas em folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Valores em  $\mu\text{m}$ ..... 59
- Tabela 4: Morfometria dos estômatos, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. Valores em  $\mu\text{m}$ . .... 66
- Tabela 5: Morfometria dos estômatos, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. Valores em  $\mu\text{m}$ . .... 67
- Tabela 6: Espessuras dos tecidos do mesofilo de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. Valores em  $\mu\text{m}$ . .... 72
- Tabela 7: Concentrações dos pigmentos fotossintéticos de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. Valores em  $\mu\text{m}$ ..... 74
- Tabela 8: Índice de plasticidade fenotípica (IP) de características morfométricas e fisiológicas em folhas de plantas jovens de *E. dunnii* na mesorregião serrana de Santa Catarina desenvolvidas sob diferentes

níveis de sombreamento 0%, 50% e 80%. Valores em  $\mu\text{m}$ . .....79

Tabela 9: Índice de plasticidade fenotípica (IP) de características morfofisiológicas em folhas de plantas jovens de *E. benthamii* na mesorregião serrana de Santa Catarina, sob diferentes níveis de sombreamento 0%, 50% e 80%. Valores em  $\mu\text{m}$ ..... 82

Tabela 10: Médias dos valores de índice de plasticidade fenotípica (IP) de características morfométricas e fisiológicas em folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* na mesorregião serrana de Santa Catarina desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento 0%, 50% e 80%. Valores em  $\mu\text{m}$ ..... 83

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AF-Área foliar  
AFE- Área foliar específica  
ATP- Trifosfato de Adenosina  
CAB- Cutícula da face abaxial  
CAD- Cutícula da face adaxial  
Cfb- Clima temperado  
Cm<sup>2</sup>- centímetros quadrados  
CO<sub>2</sub>-Dióxido de carbono  
DP- Desvio padrão  
EAB-Epiderme da face abaxial  
EAD-Epiderme da face adaxial  
*E. benthamii*- *Eucalyptus benthamii*  
*E. dunnii*- *Eucalyptus dunnii*  
DIC-Delineamento inteiramente casualizado  
DMSO-Dimetil-Sulfóxido  
FAA- Formaldeído, etanol, ácido acético  
IP-Índice de plasticidade  
IRGA- Infra Red Gas Analyzer  
NADPH- fosfato de dinucleotídeo de adenina e nicotinamida reduzido  
NADP+- fosfato de dinucleotídeo de adenina e nicotinamida  
RJ-Rio de Janeiro  
PE- Parênquima paliçádico  
PP-Parênquima esponjoso  
Sombr.- Sombreamento  
UFSC- Universidade Federal de Santa Catarina  
Uv visível- Ultravioleta Visível  
mm- Milímetros  
*nm*- Nanômetro  
*µm*- Micrômetro



## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>25</b>
1.1 OBJETIVOS .....	28
1.1.1 Objetivo geral .....	28
<b>1.1.1 Objetivos específicos.....</b>	<b>28</b>
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>29</b>
2.1 OS EUCALIPTOS E SEU CULTIVO .....	29
2.2 <i>EUCALYPTUS DUNNII</i> .....	31
2.3 <i>EUCALYPTUS BENTHAMII</i> .....	32
2.4 A LUZ E O DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS.....	33
2.5 PLASTICIDADE FENOTÍPICA .....	35
2.6 A ANATOMIA DAS FOLHAS E A LUZ.....	37
2.7 RESPOSTAS FISIOLÓGICAS EM FOLHAS E A LUMINOSIDADE .....	45
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>49</b>
3.1 MATERIAL DE ESTUDO E CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS .....	49
3.2 DETERMINAÇÃO DA ÁREA FOLIAR .....	51
3.3 PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS HISTOLÓGICAS E MENSURAÇÃO DOS TECIDOS .....	51
3.4 EXTRAÇÃO E QUANTIFICAÇÃO DOS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS DE FOLHAS.....	53
3.5 ÍNDICE DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA.....	53
3.6 ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	54
<b>4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	<b>55</b>
4.1 ANATOMIA FOLIAR.....	55
4.2 ÁREA FOLIAR.....	57

4.3 ESPESSURAS DA EPIDERME.....	58
4.4 MORFOMETRIA DOS ESTÔMATOS.....	65
4.5 ESPESSURAS DOS TECIDOS DO MESOFILO .....	71
4.6 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS.....	74
4.7 ÍNDICE DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA .....	76
<b>5 CONCLUSÃO .....</b>	<b>84</b>
<b>6 RECOMENDAÇÕES FUTURAS.....</b>	<b>86</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>87</b>



## 1 INTRODUÇÃO

O gênero *Eucalyptus* é nativo da Austrália segundo Mabberley (2008), porém segundo Ohmart e Eduards (1991) também é originário de Nova Guiné, Filipinas e Indonésia. Já Santos et al. (2014) afirmam que a origem seja da Tasmânia, algumas ilhas da Oceania, além da Austrália. É considerado o gênero florestal exótico mais importante no Brasil, devido à sua grande área plantada, e pelo seu potencial de utilização nas indústrias como matéria-prima nos mais variados setores (CARVALHO; NAHUZ, 2001; ALZATE; TOMAZELLO FILHO; PIEDADE, 2005), sendo representado por mais de 800 espécies (FLORES et al., 2016).

Com sua grande diversidade de espécies, o eucalipto possui características que permitem ser implantado em diversos locais no Brasil. Muitas espécies de eucalipto se adaptaram a variados tipos de solos e clima, sendo as florestas desse gênero muito produtivas devido a seu ciclo curto e rápido crescimento, garantindo retorno econômico (XAVIER, 2010).

Em regiões onde há ocorrência de geadas fortes o estabelecimento e a adaptação de espécies de *Eucalyptus* fica comprometido (ASSIS; MAFIA, 2007). As espécies *Eucalyptus dunnii* Maiden e *Eucalyptus benthamii* Maiden & Cambage são alternativas para plantios florestais, nestes locais devido a sua tolerância (PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006) e resistência às geadas (HIGA et al., 2000). *E. benthamii* é muito utilizado pela sua rusticidade, bom crescimento e tolerância às baixas temperaturas e à ocorrência de geadas na região Sul do Brasil (SBRVATTI JUNIOR et al., 2016). *E. dunnii*, é uma espécie também muito usada devido as características citadas em *E. benthamii* (MALYSZ et al., 2011).

A eucaliptocultura está se expandindo no Brasil, juntamente com o aprimoramento do sistema de produção de mudas pelas empresas (AMATA, 2009). A produção de mudas a partir de sementes em ambientes de viveiros é um método comum e viável para propagação de espécies (PACHECO et al., 2006), pois, controla a nutrição e protege as raízes contra os danos mecânicos e a desidratação (GOMES et al., 2003).

A caracterização correta destas condições ideais para produção de mudas contribuirá assim para aumentar a homogeneidade, sanidade e redução da mortalidade no plantio (FERREIRA et al., 2009). A diminuição da radiação solar por exemplo, é de grande importância ao produzir mudas, já que influencia diretamente no balanço de energia e em

consequência nas condições ambientais (HERNANDES; PEDRO JÚNIOR; BARDIN, 2004).

A radiação solar é um fator relevante na produção de mudas (HERNANDES; PEDRO JÚNIOR; BARDIN, 2004) bem como no estabelecimento e desenvolvimento de espécies arbóreas jovens em florestas tropicais (LEE, 1996) influenciando na morfologia e fisiologia dos vegetais (ATROCH et al., 2001).

As altas taxas luminosas e altas temperaturas podem causar estresses à planta, causando ajustes na sua morfologia capazes de atuar na absorção da luz (VAN ZANTEN et al., 2010). Nos diferentes ambientes, a densidade do fluxo de fótons fotossintéticos sofre variações temporais e espaciais, propiciando nas plantas o desenvolvimento de mecanismos de plasticidade para a sua adaptabilidade em locais sob diferentes regimes de luminosidade (ZHANG; MA; CHEN, 2003). A plasticidade está envolvida em ajustar o aparelho fotossintético, para usar a luz de forma mais eficiente possível, o que varia conforme as espécies e se reflete no crescimento global da planta (FREITAS et al., 2012).

Em ambientes com menores níveis de luminosidade, ocorrem modificações na folha causando uma maior captação de luz, proporcionando aumento no teor de clorofila e diminuição da razão clorofila *a/b* (PAULILO, 2000). Em altas intensidades luminosas o número de cloroplastos aumenta, porém quando a pleno sol, estes têm menor área e se mostram mais finos (BRANT et al., 2011). O sombreamento artificial em viveiros, com telas de polietileno proporciona diferentes níveis de passagem de luz, auxiliando no crescimento das mudas de espécies florestais (SANTOS et al., 2014).

As folhas são os órgãos das plantas responsáveis em absorver a luz (EVERT, 2006) sendo possível observar alterações em suas características em vários níveis (CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009). Ao serem submetidas a diferentes concentrações luminosas as folhas podem mostrar alterações nos seus pigmentos responsáveis pela fotossíntese (GONCALVES et al., 2001; REGO; POSSAMAI, 2006), além de alterar a sua área, massa fresca (GONÇALVES et al., 2005) e sua anatomia foliar (PAIVA et al., 2003; CRAVEN; GULAMHUSSEIN; BERLYN, 2010).

As folhas de sol são resistentes a altos graus de radiação e as folhas de sombra são as que se adaptam a níveis de sombreamento, desenvolvendo caracteres próprios desses ambientes a que são

submetidas (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008; CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009; APPEZZATO DA GLÓRIA; CARMELLO GUERREIRO, 2003). As folhas de sol têm menor tamanho segundo Alves (2006), maior espessura, maior massa por unidade de área e maior capacidade fotossintética, quando comparadas às folhas de sombra (CRAVEN; GULAMHUSSEIN; BERLYN, 2010).

As folhas de sombra têm maior área foliar e são mais delgadas (BERLYN; CHO, 2000; LIMA JUNIOR et al., 2006). A fotossíntese de folhas de sombra maximiza a absorção de luz e minimiza a perda de carbono pela respiração (ZHANG; MA; CHEN, 2003). Ao meio dia a taxa de fotossíntese diminui, conforme Dias e Marengo (2006), e ocorre a diminuição da condutância estomática (DIAS; MARENCO, 2007). Nas manhãs a taxa fotossintética em espécies de sol, é maior segundo Ribeiro et al. (2005), quando o potencial hídrico foliar é maior (COSTA; MARENCO, 2007). A luminosidade em folhas de eucalipto é capaz de promover modificações na sua morfologia e fisiologia, dessa forma analisou-se estas alterações quando as plantas foram submetidas a diferentes intensidades luminosas.

O presente trabalho se encaixa no PPGEAN devido ao fato do eucalipto ser uma espécie florestal de grande interesse econômico na mesorregião serrana de Santa Catarina, onde está inserido o programa de Pós Graduação, esse trabalho pode ser a base inicial para o desenvolvimento de mais estudos envolvendo outras espécies da família Myrtaceae com grande potencial de desenvolvimento e retorno econômico para a mesorregião.

## 1.1 OBJETIVOS

### 1.1.1 Objetivo geral

O objetivo do trabalho foi analisar as modificações morfofisiológicas em folhas de plantas jovens de *E. benthamii* e *E. dunnii*, cultivadas sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro na Mesorregião Serrana de Santa Catarina.

#### 1.1.1 Objetivos específicos

Nos diferentes níveis de sombreamento (0,50,80%):

- A. Determinar a área foliar;
- B. Determinar a morfometria das características da epiderme foliar (espessura da cutícula, densidade e dimensões dos estômatos);
- C. Caracterizar os tecidos constituintes do mesofilo (espessura do parênquima paliçádico e esponjoso);
- D. Quantificar os teores de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides nas folhas;
- E. Determinar o índice de plasticidade fenotípica para cada parâmetro anatômico e fisiológico;
- F. Correlacionar as características anatômicas com os parâmetros fisiológicos nas folhas.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 OS EUCALIPTOS E SEU CULTIVO

O gênero *Eucalyptus* é nativo da Austrália segundo Mabberley (2008), porém segundo Ohmart e Eduards (1991) também é originário de Nova Guiné, Filipinas e Indonésia. Porém Pinto Júnior; Santa Rosa e Goulart (2014) afirmam que a origem seja da Tasmânia, algumas ilhas da Oceania, além da Austrália. É considerado o gênero florestal exótico mais importante no Brasil, devido à sua grande área plantada, e pelo seu potencial de utilização nas indústrias como matéria-prima nos mais variados setores (CARVALHO; NAHUZ, 2001; ALZATE; TOMAZELLO FILHO; PIEDADE, 2005) além do seu potencial para cultivo a campo, e ótimas taxas de crescimento iniciais (GOMES et al., 2002). sendo representado por mais de 800 espécies (FLORES et al., 2016).

No Brasil foi introduzido em 1903 por Edmundo Navarro de Andrade, juntamente com o melhoramento genético (MARTINI, 2004), a partir do século XXI, sua área plantada foi intensificada (BATISTA; DUTRA; HANSEL, 2006). No início o eucalipto tinha pouca usabilidade, porém com incentivos à pesquisa e com aumento da necessidade em abastecer e desenvolver o setor florestal algumas das espécies do gênero começaram a apresentar um grande potencial produtivo nas décadas de 1970 e 1980 (VALVERDE et al., 2012). O eucalipto com sua grande diversidade de espécies possui características que permitem sua implantação em diversos locais. No Brasil muitas espécies se adaptaram a variados tipos de solos e clima, sendo as florestas dessa planta muito produtivas, devido a seu ciclo curto e rápido crescimento garantindo retorno econômico (XAVIER, 2010).

As plantas de eucalipto estão entre pequenos arbustos até árvores muito extensas com aproximadamente oitenta metros de altura, possuem copa alongada e rala e tronco na maioria reto e de formato cilíndrico. Sua casca pode se apresentar muito lisa ou áspera e fissurada, isso depende de cada espécie. Suas folhas são aromáticas e se encontram nos ramos de forma oposta na parte abaxial e, alternas na parte adaxial (BERTOLA, 2004).

Em regiões onde há ocorrência de geadas fortes o estabelecimento e a adaptação de espécies de *Eucalyptus* fica comprometido (ASSIS; MAFIA, 2007). As espécies *E. benthamii* e *E. dunnii* são alternativas para

plantios florestais, devido a sua tolerância (PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006) e resistência as geadas (HIGA et al., 2000). O cultivo do eucalipto além de reduzir a pressão sobre utilização de áreas nativas diminui os impactos ao meio ambiente (VENDRUSCOLO et al., 2015).

Os plantios de espécies desse gênero estão presentes em quase todo o Brasil, com uma área plantada de 5,7 milhões de hectares, com maior concentração em Minas Gerais (24%), em São Paulo (17%) e Mato Grosso do Sul (15%) (IBÁ, 2017). Deste total 35% dos plantios é destinado para a indústria de celulose e papel, 30% para produtos independentes, 9% para investidores financeiros, 13% para a siderurgia, e 6% é usado na indústria de painéis de madeira e pisos laminados, 4% para produtos sólidos de madeira e 3% para outros usos (IBÁ, 2018). Entre as espécies florestais que são cultivadas no Brasil, o eucalipto tem destaque quando comparado ao pinus e a teca (LONGUE JÚNIOR; COLODETTE, 2013). Com o passar dos anos houve o desenvolvimento de novos produtos oriundos do eucalipto e cresceu a demanda de mercado por produtos madeiráveis. Desse modo as empresas do setor de florestas ampliaram as formas de uso da madeira e de seus componentes como combustíveis e géis (ASSIS, 2000).

O principal método de propagação do eucalipto utilizado por grandes empresas florestais brasileiras é o de clonagem por miniestaquia (ALFENAS et al., 2004), pela necessidade de clonar espécies ou híbridos que apresentem altos índices de crescimento, resistência a temperaturas frias ou ainda resistência a doenças e pragas (MC COMB; BENNETT, 1986). Produzir as mudas em recipientes é o sistema mais utilizado, pois propicia a melhor qualidade, controlando a nutrição de forma mais apropriada e protegendo as raízes contra os danos mecânicos e a desidratação (GOMES et al., 2003) assim o período de plantio pode ser prolongado (SCALON; MUSSURY; LIMA, 2012), proporcionando maior nível de sobrevivência e crescimento (SANTOS et al., 2000).

O conhecimento sobre as necessidades de luz e qualidade dos substratos de uma espécie arbórea estimula a propagação de muitas formas como, por exemplo, recomposição de florestas, além do cultivo de espécies economicamente importantes para fins de exploração sustentável (BONAMIGO; SCALON; PEREIRA, 2016).

## 2.2 *EUCALYPTUS DUNNII*

*E. dunnii* é nativa da Austrália, de ocorrência no Sudeste de Queensland (QLD) e no Noroeste de New South Wales (NSW), pertencente ao gênero *Eucalyptus* e a família Myrtaceae (PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006). Apresenta tolerância a geadas e a solos pobres, é muito recomendada para fins energéticos devido a seu crescimento rápido, uniformidade dos talhões, e forma das árvores semelhantes. A recomendação para plantio dessa espécie é em altitudes entre 500 e 1.000 metros e em regiões de ocorrência de geadas não muito severas (HIGA et al., 2000). É indicada em locais onde a temperatura mínima absoluta chegue até -5°C, com capacidade de tolerar até 22 geadas anuais, se a diminuição da temperatura for gradual na estação fria (FLORIANI, 2009). Sendo também fornecedora de madeira de qualidade, é muito cultivada em regiões do planalto catarinense e paranaense (LORENZI, et al., 2003).

A espécie tem como exigências climáticas para produção comercial: precipitação anual em torno de 845mm e 1.950 mm, com chuvas regulares no verão, temperatura máxima no mês mais quente em torno de 24°C a 31°C, temperatura mínima no mês mais frio -1°C e temperatura média anual entre 12°C e 22°C e não tolera mais que cinco meses sem chuvas (PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006).

Em regiões nas quais o clima tende ao tropical, *E. dunnii* cresce semelhante ao *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden (Myrtaceae) nos três primeiros anos, após esse período observa-se um declínio da taxa de crescimento, se não houver a umidade necessária disponível no solo (PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006; OBERSCHELP, 2014). Para o cultivo de *E. dunnii* os solos mais indicados são, os úmidos, de fertilidade natural, principalmente basáltica, mas também apresenta bom desenvolvimento em solos derivados de rochas sedimentares, com boa drenagem (PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006).

### 2.3 *EUCALYPTUS BENTHAMII*

*E. benthamii* é originária do sul da Austrália PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006) onde é conhecida como Camden White Gum, e está ameaçada de extinção, com ocorrência somente em duas populações pouco extensas. O maior grupo está localizado no Blue Mountains National Park, a menor população está presente ao longo do Rio Nepean a oeste de Sidney (GARDINER, 2002). É uma espécie de clima subtropical (ASSIS; MAFIA, 2007, JOVANOVIC; BOOT, 2002; PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006) muito utilizada devido a sua rusticidade, bom crescimento e forma do fuste, e tolerância às baixas temperaturas e à ocorrência de geadas na região sul do Brasil (SBRAVATTI JUNIOR, et al., 2016).

É distribuído geograficamente na África do Sul, China e ao Norte da Argentina, no Brasil é cultivado geralmente na região sul e em áreas montanhosas de Minas Gerais, tendo um melhor desenvolvimento em terrenos com alta fertilidade, argilosos, com boa disponibilidade de água (BRIME et al., 2002). É indicado, segundo Higa et al. (2000) para locais com geadas severas, devido as altas taxas de crescimento, mas a potencialidade de sua madeira é pouco conhecida, há dificuldades na obtenção de sementes em número suficiente para plantios comerciais. Sua madeira é usada para fins como lenha, carvão, estacas, não sendo indicada para a serraria (SILVA et al., 2004).

*E. benthamii* tem como exigências climáticas para produção comercial: precipitação média anual de 730 a 1010 mm, com chuvas regulares no verão, temperatura máxima no mês mais quente em torno de 26°C a 30°C, temperatura mínima no mês mais frio em torno de -1°C a 3 °C e temperatura média anual entre 13°C e 17°C e não tolera mais que cinco meses sem chuvas (PALUDZYSZYN FILHO; SANTOS; FERREIRA, 2006). Nos locais de origem, a espécie apresenta melhor desenvolvimento em neossolos flúvicos, que são recomendados para agricultura, os quais comumente contém fração argila variando de 45 a 100 cm de profundidade (HALL & BROOKER, 1973).



## 2.4 A LUZ E O DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS

A luminosidade é um elemento indispensável ao crescimento das plantas (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003) além de outros fatores como a disponibilidade de água, temperatura e nutrientes (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008). É o fator físico de maior relevância para controlar o desenvolvimento de espécies arbóreas jovens em florestas tropicais, conforme Lee (1996) regulando a sobrevivência e estabelecimento das plantas nesses ambientes (ALENCAR; ARAUJO, 1980). Esta tem influência na morfologia e fisiologia dos vegetais, (ATROCH, et al., 2001) refletindo na manutenção homeostática (SCHOCK et al., 2014). Os ajustes morfofisiológicos que acontecem nos vegetais estão relacionados em grande parte com a manutenção do balanço entre a entrada de carbono através da fotossíntese, e a perda de água pela transpiração (TAIZ; ZEIGER, 2004).

As altas taxas de luminosidade e o aumento da temperatura podem gerar estresse na planta, causando ajustes na sua morfologia, capazes de atuar na absorção da luz e na sua prevenção. Um exemplo disso é o ajuste do ângulo de inclinação foliar, segundo Van Zanten et al. (2010), bem como o aumento na espessura do parênquima paliádico e do parênquima esponjoso (FALSTER; WESTOBY, 2003; LIMA JUNIOR et al., 2006; SABBI; ÂNGELO; BOEGER, 2010).

Segundo Valladares e Niinemets (2008) nas florestas a enorme variação na disponibilidade da radiação incidente muitas vezes limita o crescimento de plântulas e de indivíduos jovens de algumas espécies. Nos diferentes ambientes, a densidade do fluxo de fótons fotossintéticos sofre variações temporais e espaciais, propiciando nas plantas o desenvolvimento de mecanismos de plasticidade para a sua adaptabilidade em locais sob diferentes regimes de luminosidade (ZHANG; MA; CHEN, 2003). O ambiente de luz que incide na copa da vegetação varia em intensidade e qualidade, pois a intensidade da radiação sofrerá variações devido à passagem da luz através da folhagem, pela refletância da superfície e pelos efeitos de penumbra causados por pequenos orifícios no dossel (ARAGÃO et al., 2014).

Devido à existência de adversidades luminosas do ambiente, as plantas possuem adaptações que envolvem o ajuste de seu aparelho fotossintético, para usar a luz de maneira mais eficiente possível, mas, essa eficiência varia conforme as espécies e se reflete no crescimento global da planta (FREITAS et al., 2012).

Como consequências da alteração da luminosidade, são observadas muitas variações na razão clorofila *a/b*, espessura foliar, teor de nitrogênio, densidade estomática, e/ou alterações na proporção de tecidos fotossintetizantes em relação aos não fotossintetizantes, levando à modificação na distribuição de biomassa (FREITAS et al., 2012). Em ambientes com menores teores de luminosidade, ocorrem modificações na folha que proporcionam uma maior captação de luz aumentando o teor de clorofila e diminuindo a razão clorofila *a/b*, devido ao aumento das antenas responsáveis em captar a luz do fotossistema II, estas são ricas em clorofila *b* (PAULILO, 2000). Em maiores intensidades luminosas o número de cloroplastos aumenta, porém quando a pleno sol, estes têm menor área e se mostram mais finos (BRANT et al., 2011).

O sombreamento artificial realizado em viveiros, através de telas de polietileno, proporciona diferentes níveis de passagem de luz, auxiliando no crescimento das mudas (SANTOS et al., 2014). Muitos autores recomendam 50% de sombreamento devido à sua influência significativa na temperatura (GALVÃO, 2000; LANG; BOTREL, 2008).

Assim como utilizado por alguns viveiristas de espécies florestais, a produção de mudas ocorre em ambiente de sol pleno, para tornar melhor a adaptação das plantas às condições de campo e diminuir gastos com estrutura para a formação das mudas (PAIVA et al., 2003). Porém, sabe-se que cada espécie tem uma resposta fisiológica diferente em relação à luminosidade (DAVID; SILVA, 2008). Alterações nas taxas de luminosidade que determinada espécie está adaptada proporcionam respostas fisiológicas, bioquímicas e anatômicas diferentes (CARVALHO et al., 2006) as quais ocorrem devido à absorção dos quanta de luz, através de fotorreceptores específicos (LARCHER, 2004).

Há várias classificações em relação à adaptação das espécies à luminosidade, sendo que a mais empregada é a de classificar em quatro grupos: pioneiras, secundária inicial, secundária tardia e climácicas. As espécies que são adaptadas a condições de maior incidência de luz são predominantes nas áreas abertas e tem um crescimento rápido, fornecendo o sombreamento necessário para o crescimento das espécies que terão seu desenvolvimento mais tardio. A tolerância das espécies ao sombreamento aumenta das pioneiras para as climácicas (MARTINS, 2007).

Dessa forma, as espécies pioneiras têm um melhor desenvolvimento em pleno sol onde a luz é abundante, (QUEIROZ et al., 2015) com altas taxas de crescimento e alta capacidade de realizar

fotossíntese (SOUZA et al., 2008). As espécies pioneiras em geral têm o ciclo de vida curto, são heliófilas e possuem sementes zoocóricas pequenas, em sua maioria dormentes, são fotoblásticas positivas e colonizam clareiras naturais, além de áreas agricultáveis abandonadas (ONOFRE; ENGEL; CASSOLA, 2010). Estas também apresentam maior resposta à adubação (ABAURRE, 2009). Nesse contexto o eucalipto é classificado como uma espécie pioneira comercial (IPEF, 2012).

## 2.5 PLASTICIDADE FENOTÍPICA

A maioria das plantas desenvolvem mecanismos para se adaptar aos ambientes que estão se desenvolvendo sobretudo no que diz respeito às mudanças na temperatura e luminosidade (SEARLE et al., 2011). Como por exemplo a regulação da condutância estomática (AASAMAA; SÖBER, 2011) e o ajuste do aparato fotossintético a fim de possibilitar a absorção adequada, transferência e utilização da energia eletromagnética disponível (GONÇALVES; GUIMARÃES; BERNARDES, 2010). Essa capacidade de adaptação é devido à sua flexibilidade de fenótipos, a plasticidade fenotípica (VALLADARES; GOMEZ; ZAVALA, 2006). A qual refere-se ao número de respostas possíveis dentro de um mesmo genótipo, podendo ser expressa pela aclimação (CHAMBEL; CLIMENT; VALLADARES, 2005).

Os ajustes fenotípicos das plantas permitem que estas se aclimatem em diferentes condições luminosas, devido à manutenção da fotossíntese dentro dos limites genéticos específicos proporcionando um balanço positivo de carbono (KRAUSE et al., 2001). Esses ajustes podem ser morfológicos, anatômicos e fisiológicos, sofrendo variação conforme a exposição à radiação e as características de plasticidade de cada planta (KELLY et al., 2009). Plantas jovens são mais plásticas em relação as plantas adultas, sendo a plasticidade um item relevante para o estabelecimento de uma espécie em um ambiente (VALLADARES et al., 2005).

A plasticidade fenotípica é a variação na expressão de fenótipos de um determinado genótipo que acontece em resposta a diferentes condições ambientais aumentando a capacidade do indivíduo de sobreviver e se reproduzir nas condições em que se encontra (BOSCHILI; THOMAZ; PIANA 2006), sendo abordada como uma alternativa à especialização (VALLADARES et al., 2000). A

especialização em ambientes favoráveis faz a plasticidade aumentar e em ambientes menos favoráveis fazem a plasticidade diminuir. Nas florestas tropicais, onde há diferentes ambientes, variando desde locais sombreados até margens de árvores com tamanho variável, proporcionam um ambiente ideal para testar a hipótese de especialização e plasticidade e explorar o papel evolutivo da plasticidade fenotípica nos vegetais (VALLADARES et al., 2000).

Os dados dos níveis de plasticidade dão uma resposta mais ampla e complexa sobre o desenvolvimento e mostra que as populações têm diferentes padrões individuais além de variada capacidade de se adaptar ao ambiente (SULTAN, 2003). Alguns estudos têm comprovado a plasticidade fisiológica de espécies vegetais, em relação à radiação fotossinteticamente ativa disponível através de avaliações do crescimento inicial, submetidos a diferentes níveis de sombreamento (ALMEIDA et al., 2005).

Estudos demonstram que o crescimento da planta de forma eficiente, pode estar relacionado à capacidade de adaptação das plântulas às condições de luz solar do ambiente (SILVA E SILVA et al., 2007). A plasticidade fenotípica pode ter um papel fundamental na invasão de habitats recém-colonizados, sobretudo quando esta está presente em características ecologicamente relevantes, como naquelas pertinentes à captura de recursos (NIINEMETS; VALLADARES; CEULEMANS, 2003; RICHARDS et al., 2006; DAVIDSON; JENNIONS; NICOTRA, 2011).

As respostas plásticas à luz, estão relacionadas com a capacidade de invasão de certas plantas (YAMASHITA et al., 2000; DURAND; GOLDSTEIN, 2001), e tornam possível o ajuste da morfologia e fisiologia da planta a uma determinada faixa de intensidade luminosa (SULTAN, 2000; DELAGRANGE et al., 2004). Estes ajustes desenvolvidos pelas plantas maximizam a captura de luz e, conseqüentemente, aumentam as taxas fotossintéticas, que tem influência no desenvolvimento e crescimento das plantas (VALLADARES; PEARCY, 1998). A plasticidade, como ajuste, ocorre em parte devido a mecanismos que utilizam informações da luminosidade do dossel, mediada por fotorreceptores específicos, que promovem modificações morfológicas e fisiológicas (BIANCHI; FLECK; DILLENBURG, 2006).

## 2.6 A ANATOMIA DAS FOLHAS E A LUZ

As folhas são os órgãos das plantas responsáveis em absorver a luz, (EVERT, 2006) variando em sua estrutura, tanto entre indivíduos quanto entre espécies (APPEZZATO DA GLORIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2003) sendo o órgão da planta mais exposta às variações ambientais (FAHN, 1986).

Desse modo é possível observar alterações em suas características em vários níveis (CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009), conforme são submetidas a diferentes intensidades luminosas, as folhas podem modificar a composição dos pigmentos fotossintéticos (GONCALVES et al., 2001; REGO e POSSAMAI, 2006). Além disso, alterações na anatomia foliar permitem que a fotossíntese ocorra mesmo em condições ambientais extremas (PAIVA et al., 2003; CRAVEN; GULAMHUSSEIN; BERLYN, 2010).

A luminosidade tem influência direta na estrutura e anatomia foliar (JOHNSON et al., 2005; KIM et al., 2005); RODRIGUEZ CALCERRADA et al., 2008). Isto causa efeitos substanciais tanto no desenvolvimento, quanto no tamanho e na espessura desse órgão fotossintetizante (HANBA; KOGAMI; TERASHIMA, 2002; ARANDA et al., 2004).

Em geral, as folhas, devido a sua plasticidade, têm sua área, massa fresca e seca variando quando se desenvolvem em ambientes com diferentes níveis de luminosidade (MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999; KLICH, 2000; GONÇALVES et al., 2005), mas também em relação à oferta de água e nutrientes (ROSSA, 2013). Esta especialização dos órgãos fotossintetizantes à radiação solar permite diferentes níveis de adaptação ou resistência às condições luminosas (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008).

As folhas de sol são as resistentes a altos graus de radiação e as folhas de sombra são as folhas que se adaptam a níveis de sombreamento, desenvolvendo caracteres próprios desses ambientes a que são submetidas (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008; CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009; APPEZZATO DA GLÓRIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2003). A distinção entre folhas de sol e folhas de sombra é de relevante interesse ecológico (YANO; TERASHIMA, 2004) para definir a distribuição e a ocorrência de espécies em estádios sucessionais diferentes (JOHNSON et al., 2005; KIM et al., 2005; RODRIGUEZ CALCERRADA et al., 2008).

Geralmente as folhas de sol têm menor tamanho, isso causa um aumento na convecção de calor dissipado, (ALVES, 2006) para evitar o superaquecimento do mesófilo foliar e evitar a desidratação devido as altas taxas de transpiração (KLICH, 2000). Outras características deste tipo de folhas são a maior espessura, maior massa por unidade de área, além de maior capacidade em realizar a fotossíntese, quando comparadas às folhas de sombra (CRAVEN; GULAMHUSSEIN; BERLYN, 2010).

Geralmente folhas de sol têm células paliçádicas mais longas que folhas de sombra (TAIZ; ZEIGER, 2004). Apesar de apresentar ângulo, área foliar e comprimentos de pecíolo menores, as suas massas e espessuras laminares tendem a ser maiores do que as de folhas de plantas de sombra (GALVEZ; PEARCY, 2003; BRITES; VALLADARES, 2005; LARCHER, 2006; LARCHER; BOEGER, 2009).

As características das folhas de sol devem-se ao fato de que possuem uma maior quantidade de enzimas bem como uma maior condutância estomática, que folhas sombreadas (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Em folhas de sol a densidade estomática varia, podendo ser menor que em algumas folhas de sub-bosque (BOEGER et al., 2006). A capacidade de utilização da luz varia entre essas espécies, e o sucesso de cada indivíduo dependerá de suas respostas diante dos diferentes ambientes presentes em uma floresta (HANBA; KOGAMI; TERASHIMA, 2002).

As folhas de plantas que se desenvolvem em condições de baixa luminosidade também chamadas de folhas de sombra (BERLYN; CHO, 2000), são mais delgadas devido à redução dos espaços intercelulares e espessuras da parede celular, o que ocorre para facilitar a difusão de gases entre os espaços intercelulares, resultando numa maior condução e distribuição de CO<sub>2</sub> no interior das folhas (LIMA JUNIOR et al., 2006). Outra explicação seria a ocorrência de poucas camadas de parênquima paliçádico e um maior desenvolvimento do parênquima lacunoso, que possui forma desigual e isto permite a refração e reflexão do raio de luz no mesófilo, propiciando um aumento na sua absorção luminosa (AMORIM; MELO JUNIOR, 2017).

As folhas de sombra apresentam um aumento da área foliar específica (AFE) (BERLYN; CHO, 2000). Sendo este o fator de maior relevância na maximização do ganho de carbono por unidade de massa foliar, em condições de baixa luminosidade (EVANS; POORTER, 2001). Este aumento da AFE está diretamente relacionado com as alterações anatômicas que podem ocorrer nestas plantas como, menor proporção de

parênquima paliçádico, maior proporção de espaços intercelulares, estômatos menos densos, cutículas e epiderme mais delgadas, menor espessura de mesofilo e, de tecidos condutores e de sustentação (BERLYN; CHO, 2000).

As alterações anatômicas que ocorrem nas folhas destas plantas desempenham papel fundamental na sua adaptação às diferentes condições ambientais (GOBBI et al., 2011). A AFE indica mudanças na anatomia ou morfologia foliar, sendo que o inverso da área foliar indica diferenças na espessura da folha (BENINCASA, 2003). A área foliar é considerada um índice de produtividade, devido a importância dos órgãos fotossintetizantes na produção biológica do vegetal (SCALON et al., 2003).

A área foliar é semelhante em folhas de sol e em folhas de sombra, porém há distinções entre a biomassa em unidade de área, que é expresso nos valores diferentes de área foliar específica e valores de densidade foliar, devido as folhas de sol serem mais espessas (TAKENAKA; TAKAHASHI; KOHYAMA, 2001; FALSTER; WESTOBY, 2003; GALVEZ; PEARCY, 2003).

A densidade é a proporção entre biomassa presente em uma unidade de área e de volume (NOGUEIRA, 2014). A maior alocação de biomassa no parênquima paliçádico devido a sua compactação quando em condições de altas taxas luminosas resulta em folhas mais densas (VENDRAMINI et al., 2002; LARCHER, 2006). A diferença entre os valores de área foliar específica nas diferentes condições luminosas pode indicar que há um maior investimento em biomassa nas folhas de sol, além de indicar que há plasticidade da espécie para esta característica. Maior valor de AFE demonstra a capacidade de plantas jovens crescerem mais em ambientes sombreados (POORTER, 2001).

Fisiologicamente é possível avaliar as respostas das folhas submetidas a diferentes níveis de luminosidade através da fotossíntese, já que as taxas e capacidades fotossintéticas são bastante úteis para interpretar os meios de adaptação das plantas, segundo Taiz e Zeiger (2009), especialmente aqueles mecanismos relacionados com a exposição a condições de luminosidade diferentes (NOGUEIRA, 2014). Segundo Taiz e Zeiger (2004), diferentes partes da folha demonstram adaptações ao seu microambiente luminoso. Ou seja, as partes da face adaxial que estão em maior exposição à luminosidade apresentam características de folhas se desenvolvendo a pleno sol, enquanto que as células na superfície abaxial têm características típicas de folhas de

sombra (TAIZ; ZEIGER, 2009).

As folhas que estão mais perpendiculares aos raios solares absorvem mais a luz, folhas posicionadas verticalmente diminuem a interceptação de luz em excesso, que é refletida graças à máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II (WERNER et al., 2001). O risco de fotoinibição é reduzido devido à alta variação dos azimutes foliares, juntamente com o azimute solar, diminuindo a radiação total diária por folha. Se uma folha está direcionada para tal azimute, ela só receberá quantidade de luz fotoinibitória no momento em que o sol estiver orientado no mesmo azimute que ela (SOUZA, et al., 2009). O fato de a folha estar posicionada em determinado ângulo permite que os efeitos da radiação excessiva diminuam (LARCHER, 2004).

A capacidade de se adaptar à luz varia entre as diferentes espécies, algumas podem aumentar sua capacidade fotossintética quando transferidas de baixa para alta irradiância, ou simplesmente isso pode não ocorrer, dependendo da plasticidade anatômica de cada espécie (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2005).

Uma alteração comum nas folhas é o aumento da concentração de clorofilas conforme o nível de sombreamento (SOARES, 2012), como relatado por Fermino Junior (2004), em *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) onde houve o aumento das clorofilas *a*, *b* e clorofila total, com o aumento do teor de luz. Gonçalves; Marengo; Vieira (2001), também relataram maiores teores de clorofila *a*, *b* e clorofila total, em folhas de sombra do que em folhas de sol. Em condições de alta insolação, o grau de degradação é maior que a síntese de clorofilas (TAIZ; ZEIGER, 2009).

As folhas com suas características de adaptação podem alterar o posicionamento dos cloroplastos, visando controlar a absorção de luz e prevenir o dano causado pelo excesso de luz (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Os tecidos do mesofilo principalmente o parênquima paliçádico, são os responsáveis em garantir a eficiente absorção da luz pela folha (BRANT et al., 2011). Em folhas que se desenvolvem em ambientes mais sombreados, o parênquima paliçádico é menos espesso, há um menor número e/ou tamanho das células, há também uma maior proporção de espaços intercelulares, essas características podem estar relacionadas a uma tentativa para reduzir a resistência à difusão de gases (CO<sub>2</sub>) no interior da folha, visando aumentar sua eficiência fotossintética (GOBBI et al., 2011).

Este aumento na espessura deste tecido fotossintetizante, onde



conforme o aumento da taxa de luminosidade, as células são mais longas e arranjadas em maior número de estratos (FERMINO JUNIOR, 2004), acarreta uma maior capacidade fotossintética (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003), devido ao aumento da superfície da membrana plasmática o que permite uma proximidade de maior número de cloroplastos, causando uma maior difusão de gás carbônico, pois, esta é mais rápida na fase gasosa, do que na fase líquida (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003).

Nas folhas de sol e de sombra, as formas das células do parênquima paliçádico são contrastantes (TAIZ; ZEIGER, 2004). Fermino Junior (2002) ao comparar plantas de sol e plantas de sombra de espécies distintas, relata uma tendência de maior compactação das células do parênquima paliçádico, nas folhas de plantas de sol, quando comparadas com as folhas de plantas de sombra.

Conforme o parênquima paliçádico se desenvolve, maior será o espessamento da lâmina foliar (RAVEN; EVERT; EICCHORN, 2000; OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003; TAIZ; ZEIGER, 2004). Isso é comprovado ao comparar folhas de sol e folhas de sombra da mesma espécie conforme relatado por Cao (2000); Rôças; Scarano e Barros (2001), bem como em folhas de sol e folhas de sombra de espécies diferentes (FERMINO JUNIOR, 2002). Dickison (2000), menciona que quanto maior a exposição das folhas à luz maior será a espessura da lâmina foliar e do mesófilo. A alta capacidade de realizar a fotossíntese em folhas de sol, ocorre devido a maior espessura de suas folhas (TERASHIMA; MIYAZAWA; HANBA, 2001).

A espessura da lâmina foliar e do parênquima paliçádico aumenta conforme aumenta a intensidade luminosa, já a espessura do parênquima esponjoso tem relação inversa (FERMINO JUNIOR, 2004). O maior desenvolvimento do parênquima paliçádico possibilita maior atividade fotossintética, já o maior desenvolvimento do parênquima esponjoso, proporciona um aumento na absorção de luz, devido à maior dispersão (FERMINO JUNIOR, 2004).

Os feixes de luz quando entram na folha, precisam chegar ao tecido clorofiliano, onde estão os cloroplastos. A morfologia das células do parênquima paliçádico proporciona uma penetração mais intensa dos feixes de luz, bem como melhor distribuição para os cloroplastos, sendo essa propagação da luz ocorrente entre os espaços intercelulares e pelos vacúolos (VOGELMANN; MARTIN, 1993). A luz que não é absorvida pelas células do parênquima paliçádico vai para o parênquima esponjoso

e é redistribuída (VOGELMANN, 1993). Tais células possuem formato irregular e há muito espaço intercelular, isto proporciona o fenômeno de espalhamento da luz, onde a área da superfície celular aumenta para a difusão de CO<sub>2</sub> e de outros gases na folha (MEDIIVILLA; ESCUDER; HEILMEIER, 2001; PEARCE et al., 2006; FINI et al., 2010).

O comprimento das células e o número de camadas do parênquima esponjoso aumenta devido ao aproveitamento da luminosidade que chega as duas faces das folhas (TAIZ; ZEIGER, 2009). Um investimento adicional nas camadas do parênquima esponjoso permite aumentar a difusão da luz no interior foliar, devido a reflexões múltiplas que aumentam o comprimento da trajetória que o fóton se move, aumentando a chance de absorção (TAIZ; ZEIGER, 2009). Dessa forma quanto mais camadas de parênquima esponjoso, maior o ganho de carbono (FALSTER; WESTOBY, 2003).

As folhas são muito especializadas anatomicamente para a absorção da luminosidade (TERASHIMA; HIKOSAKA, 1995). Sendo a epiderme a camada celular mais externa e geralmente transparente à luz visível, possuindo células convexas (TAIZ; ZEIGER, 2013). A epiderme tem como sua principal função, o revestimento, além de ser responsável por outros processos fundamentais, como, controlar a perda de água e as trocas gasosas, através dos estômatos, absorção de água e sais minerais (APEZZATO DA GLÓRIA; CARMELLO- GUERREIRO, 2003).

A especialização funcional dos tecidos foliares à luminosidade é responsável por muitas alterações na morfologia, fisiologia e anatomia foliar. As células da epiderme com a cutícula são uma superfície refletiva que permite uma menor perda de água, além de manter a temperatura da folha em níveis adequados. Folhas submetidas a altos níveis de luminosidade possuem as paredes da epiderme mais espessas, além de uma camada cuticular mais desenvolvida (DICKISON, 2000).

A espessura do tecido epidérmico sofre variações conforme a intensidade luminosa a que é submetido (RAVEN; EVERT; EICCHORN, 2000). Maior espessura da epiderme na face adaxial da parede celular e da cutícula, submetida a alta luminosidade, permite manter níveis ótimos de temperatura foliar, para efetivação dos processos fisiológicos (DICKISON, 2000).

Ao comparar a anatomia foliar de doze espécies arbóreas, em condições luminosas distintas Cao (2000) constatou que, ao considerar a mesma espécie, as células da epiderme da face adaxial são mais espessas nas folhas de sol do que em folhas de sombra. Rôças; Scarano e Barros

(2001) ao estudar as variações anatômicas nas folhas de *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müller Arg. (Euphorbiaceae) em diferentes condições de luminosidade, verificaram um aumento em espessura da parede periclinal externa das células epidérmicas quando submetidas a maior teor de luminosidade.

Modificações na espessura epidérmica, no volume das células, no número de camadas do mesofilo, na quantidade de espaços intercelulares, na espessura das nervuras ou espessura da parede celular, podem causar modificações na espessura foliar (GOBBI et al., 2011)

.A esculpatura da superfície foliar, ou ornamentação da superfície epidérmica mais externa, em espécies de ambientes tropicais úmidos ou subtropicais, ocorre, pois, estas exibem uma tendência a ter uma esculpatura superficial menos conspícua, já as espécies herbáceas possuem esculturas mais elaboradas e as espécies suculentas têm incrustações de ceras e ornamentações proeminente (DICKISON, 2000).

As ceras cuticulares e epicuticulares têm papel fundamental na reflexão da irradiação solar (NULTSCH, 2000) as quais contribuem em conjunto com o posicionamento predominante dos estômatos na superfície abaxial da folha, para reduzir a transpiração (DICKISON, 2000).

Os estômatos têm relevante importância na regulação das trocas gasosas nas folhas. A luz é a responsável em controlar os movimentos estomáticos, nas folhas de plantas bem hidratadas que crescem em um ambiente natural, sendo a luz azul especificamente a estimulante dessa abertura. Muitas características dos movimentos estomáticos dependem da luz azul, de modo que as células-guarda são de muito valia ao estudar as respostas à luz azul, essa resposta regula os movimentos estomáticos por todo o ciclo de vida da planta (APPEZZATO DA GLÓRIA; CARMELLO- GUERREIRO, 2003).

Duz (2001), ao estudar plantas crescendo em diferentes níveis luminosos, observou que em *Bathysa australis* (St Hil.) Hook. Ex Sch (Rubiaceae) os estômatos diminuíram o seu tamanho com o aumento da luminosidade. Conforme Malone et al. (1993), com o aumento da luminosidade, aumenta a densidade estomática, isso pode ser considerado uma adaptação a maior captação de CO<sub>2</sub>, e aumento do processo fotossintético. O aumento na densidade estomática é relevante, já que permite à planta aumentar a condutância de gases evitando assim que a fotossíntese ocorra mesmo em condições ambientais adversas (LIMA JUNIOR et al., 2005). Estômatos localizados na face abaxial

caracterizam a folha como hipoestomática, isso pode ser considerado como uma estratégia de proteção a altos níveis luminosos (DICKISON, 2000).

Ao estudar as características das trocas gasosas, em quatro genótipos do mamoeiro *Carica papaya* L., (Caricaceae), Campostrini; Yamanishi e Martinez (2001) constatam que os valores de condutância estomática têm relações opostas com as temperaturas foliares corroborando a principal função do processo transpiratório no resfriamento foliar. A distância entre os estômatos tem influência na transpiração, onde estômatos mais próximos causam a diminuição na transpiração. Devido a maior umidade próxima aos estômatos, ocorre a formação de arcos de transpiração mais próximos entre si. Dessa forma, uma maior densidade estomática, sob maior taxa de luminosidade, pode proporcionar tanto um aumento quanto uma diminuição da transpiração, já que depende da estratégia usada pela planta (LARCHER, 2000).

A abertura e fechamento dos estômatos está ligada principalmente com a intensidade de luz, mas também está relacionado ao nível de hidratação foliar, assim o funcionamento dos estômatos e a área foliar tem influência na produtividade da planta. O primeiro fator porque exerce controle sobre a absorção de dióxido de carbono e o segundo porque determina a interceptação de luz (COSTA; MARENCO, 2007). Em altas temperaturas, os estômatos se fecham influenciando na taxa máxima de assimilação de carbono, a qual se inibe graças à diminuição da condutância estomática (MORAIS et al., 2003) Com o aumento da intensidade luminosa o tamanho do poro estomático é reduzido (ABRAMS; KLOEPEL; KUBISKE, 1992).

A assimilação de CO<sub>2</sub> também sofre variação com a intensidade luminosa e com a pressão parcial do gás (MENDES; MARENCO, 2010). Nogueira (2014) relata que conforme os estômatos se abrem e se fecham as folhas tem a oportunidade de alterar a pressão parcial de CO<sub>2</sub> nos locais de carboxilação bem como as taxas de transpiração. Estas alterações podem causar modificações no potencial hídrico e na temperatura foliar (NOGUEIRA, 2014). A radiação, a temperatura e a umidade sofrem variações constantemente, é possível que alguns desses fatores tenham influência no funcionamento dos estômatos durante o dia (MENDES; MARENCO, 2010).

Ao submeter espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa *Cecropia glazioui* Sneth (Urticaceae), *Bathysa australis* (St.Hil) Hook

ex Sch (Rubiaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), a diferentes intensidades luminosas durante o desenvolvimento da plântula, Duz (2001) observa que a densidade de estômatos tende a diminuir conforme o teor de luz diminui.

Ao comparar as dimensões dos estômatos entre espécies em estádios sucessionais distintos, constatou-se que nas espécies climáticas (plantas de sombra), *B. australis* e *Psychotria nuda* (Cham. & Schlecht.) (Wawra) (Rubiaceae), o comprimento das células-guarda é maior do que nas espécies pioneiras (plantas de sol), *C. glazioui* e *Trema micrantha* (L.), Blume (Ulmaceae) (FERMINO JUNIOR, 2002). O mesmo autor relata que em relação à largura das células-guarda e as dimensões do poro estomático, os resultados obtidos não apontam para tendência de menores valores em plantas de sol, quando comparadas às plantas de sombra.

Na maioria dos casos, as respostas observadas em folhas expostas a altas luminosidades, também estão relacionadas à carência hídrica, comuns em ambientes xerofíticos, onde também ocorre a mudança na localização, tamanho e quantidade dos estômatos, o aumento da massa seca em relação à área foliar (CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009; ROSSATO; KOLB, 2010).

A maior quantidade de estômatos evidencia um aumento da área fotossintetizante (KROLING et al., 2005), significando uma produção maior de fotoassimilados os quais são translocados para crescimento em altura, em diâmetro do coleto bem como para a formação da fitomassa seca (SILVA et al., 2007). O potencial hídrico foliar demonstra o seu estado energético, onde os gradientes explicam os fluxos da água no sistema solo-planta-atmosfera conforme relatado por Bergonci et al. (2000). Se a planta perde mais água do que consegue absorver e transportar, o potencial hídrico da folha diminui, assim os estômatos se fecham e a fotossíntese diminui (COSTA; MARENCO, 2007).

## 2.7 RESPOSTAS FISIOLÓGICAS EM FOLHAS E A LUMINOSIDADE

A fotossíntese é um dos processos mais importantes para manter a vida no planeta Terra, e pode ser definida basicamente como a absorção da luz solar pelas plantas, que a convertem em energia química. A atividade fotossintética está relacionada à respiração celular, e há um balanço entre esses dois processos, na biosfera. Isto gera energia química na forma de ATP, a qual é utilizada pelas plantas para a produção de

carboidratos que serão utilizados posteriormente na respiração (KLUGE, 2008). A temperatura, os teores de oxigênio e de gás carbônico, o nível de luminosidade, a disponibilidade hídrica entre outros fatores, interferem na atividade fotossintética (KLUGE; TEZOTTO ULIANA; SILVA, 2015).

O potencial fotossintético é uma característica própria de cada espécie vegetal, sendo que as trocas gasosas sofrem variações durante todo o desenvolvimento do indivíduo e dependem das flutuações ambientais como por exemplo luz, temperatura, entre outros fatores, que ocorrem diária ou anualmente em torno do vegetal (LARCHER, 2000).

A fotossíntese é a absorção de  $\text{CO}_2$  e a transpiração que é a perda de água, estão altamente relacionadas, pois, o  $\text{CO}_2$  vai para o interior da folha e a água difunde-se para fora da folha, devido a abertura dos estômatos. Mesmo que estes processos não sejam dependentes um do outro, durante a fotossíntese enorme teor de água é perdido, para haver a absorção de  $\text{CO}_2$ , essa perda de água retira o calor das folhas devido a evaporação, mantendo-as em baixas temperaturas, quando em luz solar plena (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Analisar o potencial fotossintético de uma planta e suas relações com o ambiente que crescem e se desenvolvem permite ampliar os conhecimentos sobre sua capacidade de se adaptar às condições ambientais (CASSOL; FALQUETO; BACARIN, 2007). A fotossíntese em folhas submetidas à intensidade luminosa baixa, necessita maximizar a absorção de luz e tomada de gás carbônico, e minimizar a perda de carbono pela respiração (ZHANG; MA; CHEN, 2003). Nos horários do meio dia, a taxa de fotossíntese diminui, isto pode estar relacionado à fotoinibição (DIAS; MARENCO, 2006) ou à diminuição da condutância dos estômatos (DIAS; MARENCO, 2007): já nas manhãs a taxa fotossintética em espécies pioneiras, é maior (RIBEIRO et al., 2005) quando o potencial hídrico foliar é maior (COSTA; MARENCO, 2007).

As temperaturas variando entre  $35^\circ\text{C}$  a  $42^\circ\text{C}$  consideradas altas, podem danificar diretamente o aparato fotossintético (WISE et al., 2004), pois modificam a membrana do tilacóide e das propriedades físico-químicas além de alterar a organização funcional dessas estruturas celulares (ARAUJO; DEMINICIS, 2009).

O tecido mais ativo fotossinteticamente em plantas superiores é o parênquima clorofilado no mesófilo foliar, onde suas células têm pigmentos especializados para a captação da luz, as clorofilas e carotenoides (KLUGE, 2008). As reações que acontecem para que esta

redução ocorra abrangem as reações nos tilacóides que geram ATP e NADPH, além das reações de fixação do carbono (KLUGE, 2008). O ATP gerado pela fotossíntese é sintetizado apenas em células clorofiladas também chamadas de fotossintetizantes e na presença da luz. Na ausência de luz e nas células não fotossintetizantes (como células de raiz), há a supressão da energia pela respiração, onde são usados os compostos de carbono produzidos pelas células na fotossíntese. No decorrer do processo respiratório muitos precursores indispensáveis para a biossíntese de outros compostos importantes, como hormônios vegetais e aminoácidos são sintetizados, assim as plantas, sobretudo as que estão crescendo, tem maior atividade fotossintética do que atividade respiratória (KLUGE; TEZOTTO ULIANA; SILVA, 2015).

Os processos de síntese ocorrem no estroma do cloroplasto, a qual é uma região aquosa que envolve as tilacóides, no cloroplasto, a energia luminosa é absorvida dos fotossistemas. Esta é usada no fornecimento de força à transferência de elétrons em uma série de compostos que atuam como doadores e aceptores de elétrons, os quais fazem a redução de NADP<sup>+</sup> em NADPH, além de ser usada para gerar uma força motiva de prótons ao longo da membrana do tilacóide, para produzir ATP (KLUGE, 2008).

Os pigmentos que são responsáveis pela fotossíntese são as clorofilas *a* e *b*, os carotenoides, a clorofila *b* e os carotenoides são pigmentos acessórios, a energia do sol que os pigmentos absorvem vai para os locais bem definidos na membrana tilacóide, que são os centros de reação. Os quais absorvem 680 *nm*, e 700 *nm* respectivamente, interagindo devido aos transportadores de elétrons. Os diferentes tipos de pigmentos presentes nas células fotossintetizantes fazem com que aproveitem a energia do sol por toda a toda a região da luz visível. As clorofilas têm a capacidade de absorver dois comprimentos de onda distintos, que são a luz azul que possui mais energia, e a luz vermelha que tem menos energia (KLUGE, 2008).

A luz exerce um papel relevante na regulação de muitas enzimas dos cloroplastos, mas quando em excesso, podem causar alterações danosas nos processos associados à fotossíntese, causando condições de estresse conhecida como fotoinibição (ARAUJO; DEMINICIS, 2009). Cerca de 90% da água que a planta absorve pode ser consumida pela transpiração, isso pode acontecer nas diversas partes do vegetal, sendo as folhas as principais responsáveis por essa absorção (LARCHER, 2004).

O processo de transpiração nas folhas ocorre devido à perda de

água da superfície das células do mesófilo, especialmente, através dos estômatos e cutícula, além de ocorrer também, em menor extensão, através das lenticelas e da casca (TATAGIBA, 2006). O aumento da densidade estomática juntamente com a menor distância entre os estômatos diminui a transpiração (LARCHER, 2000).

Em plantas de eucalipto por exemplo, assim como ocorre geralmente em muitas outras espécies de plantas, as perdas de água devido a transpiração estão relacionadas a demanda evaporativa da atmosfera, a qual resulta da interação de vários fatores como temperatura, velocidade do vento, níveis de radiação solar, déficit de saturação de vapor. Em horários com alta luminosidade, a oferta de água é alta bem como a radiação solar que incide sobre as folhas, isso favorece a atividade fotossintética, aumentando a demanda por CO<sub>2</sub> o que causa a abertura dos estômatos, proporcionando a diminuição da resistência estomática à difusão de CO<sub>2</sub> (TATAGIBA, 2006).

A perda de água devido à transpiração é essencial nessas condições, porém quando há a abundância de água, há mais vantagem para a planta intercambiar a água em troca de produtos da fotossíntese, os quais são indispensáveis para o seu crescimento e reprodução (TAIZ; ZEIGER, 2004). Os estômatos na superfície abaxial das folhas é um fator importante para diminuir as taxas de transpiração. A alta pubescência das folhas contribui para a reflexão solar, reduzindo as taxas de transpiração (DICKISON, 2000). Outras estruturas como, os tricomas e a franja cuticular, também estão relacionadas com a diminuição da transpiração, porém, em espécies pioneiras, as quais estão sujeitas a intensas taxas luminosas (FERMINO JUNIOR et al., 2004).



### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 MATERIAL DE ESTUDO E CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS

O experimento foi realizado no Viveiro e no Laboratório de Genética e Biotecnologia da Universidade Federal de Santa Catarina-Campus de Curitibanos. A área de estudo está situada a 27°16'58" S e 50°35'04" W, com altitude de 987 m, de clima Temperado (*Cfb*), pela classificação de Köppen, mesotérmico úmido, com inverno e verão bem definidos, temperatura média anual de 15°C. A temperatura média do mês de janeiro, o mês mais quente, é de 19,1°C e a temperatura média do mês de julho, o mês mais frio, é de 10,5°C. As chuvas são distribuídas ao longo do ano todo, sem estação seca definida, pois não há índices pluviométricos inferiores a 60 mm mensais. A pluviosidade média anual é de aproximadamente 1.676 mm, sendo que a precipitação no mês de julho, o mais seco, é em torno de 106 mm e no mês de janeiro, o mais chuvoso é em torno de 167 mm (Alvares, 2013).

As mudas de *E. dunnii* foram doadas pelo Viveiro de Mudanças Florestais Fraiburgo e as mudas de *E. benthamii* pelo Primon Mudanças Florestais. Estas se encontravam em tubetes e mediam aproximadamente 30 cm de comprimento da parte aérea, com aproximadamente 130 dias de idade. Após o transporte para a área experimental, as mesmas foram transferidas para vasos plásticos com furos na base para facilitar a saída do excesso de água, contendo substrato. O substrato utilizado para o acondicionamento das mudas foi o Mecplant produzido a partir de casca de Pinus, que melhora as propriedades físicas, físico-químicas e atividade biológica do solo. Este substrato é isento de patógenos, ervas daninhas e impurezas em geral, possui boa germinação e stand final, bem como apresenta um melhor desenvolvimento do sistema radicular (MECPREC, 2017).

Após o período de trinta dias de aclimação em viveiro dez mudas de cada espécie foram colocadas nos diferentes níveis de sombreamento/tratamentos (Figura 1 e Tabela 1), com a utilização de sombrite preto, sob 80%, 50% e 0% de sombra mensurada com auxílio de analisador portátil de fotossíntese (IRGA Li-Cor LI6400XT).

Figura 1 Mudas de *E. dunnii* e *E. benthamii* em condições de sombreamento em viveiro, com telado preto na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%.



**Fonte:** Autora (2019).

As irrigações foram realizadas diariamente durante toda a condução do experimento, em todos os tratamentos de sombreamento, para garantir a manutenção da capacidade de campo do substrato. Eram realizadas três irrigações por dia, por 1 minuto cada, com a vazão de 1 litro/minuto. O crescimento e desenvolvimento das plantas jovens em diferentes níveis de sombreamento ocorreram nos meses de fevereiro a agosto (verão/outono/inverno).

Após seis meses de desenvolvimento nas diferentes condições de sombreamento, no final do mês de agosto de 2018, as folhas foram analisadas com relação aos parâmetros morfofisiológicos. O delineamento experimental para cada espécie e cada nível de sombreamento utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC), com dez repetições, sendo cada repetição constituída de cinco plantas.

Tabela 1: Esquema da disposição dos tratamentos de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii*, sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina.

<b>Tratamentos</b>	<b>Espécies</b>	<b>Sombreamento</b>
1	<i>E. dunnii</i>	0%
2	<i>E. dunnii</i>	50%
3	<i>E. dunnii</i>	80%
4	<i>E. benthamii</i>	0%
5	<i>E. benthamii</i>	50%
6	<i>E. benthamii</i>	80%

**Fonte:** Autora (2019).

### 3.2 DETERMINAÇÃO DA ÁREA FOLIAR

A determinação da área foliar (AF) foi realizada com a coleta de 30 folhas obtidas de dez plantas jovens, totalmente expandidas do terceiro ao quinto nós caulinares, de cada um dos níveis de sombreamento (80%, 50% e 0% de sombreamento) para cada espécie (*E. dunnii* e *E. benthamii*). Em cada folha, foi realizado o seu contorno em papel com peso constante (tamanho ofício padrão 75 g/m<sup>2</sup>). Os moldes foram recortados e pesados em balança digital, relacionando o peso destes moldes, com o peso médio de área conhecida em centímetros quadrados do mesmo papel, para determinar a área foliar em centímetros quadrados (NAKAZONO et al., 2001).

### 3.3 PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS HISTOLÓGICAS E MENSURAÇÃO DOS TECIDOS

Para cada espécie de eucalipto, em cada nível de sombreamento (80%, 50% e 0% de sombreamento), 30 folhas totalmente expandidas de dez plantas jovens, localizadas do terceiro ao quinto nós caulinares foram coletadas, seccionadas com lâminas de aço para utilização do terço mediano. Em seguida, os fragmentos foliares do terço mediano foram fixados em FAA 70 %, composto por formaldeído 37%, etanol 70%, e ácido acético (JOHANSEN, 1940). Após 48 horas de fixação os

segmentos de folhas foram imersos em etanol 70% para conservação.

Lâminas temporárias para observação em microscopia de luz foram preparadas a partir de folhas recém-coletadas (*in vivo*) para a análise dos estômatos em vista frontal, e também para a análise da cutícula, em vista transversal. Secções paradérmicas e transversais da lâmina foliar foram realizadas à mão livre, com a técnica de impressão em esmalte incolor. Para a detecção da cutícula na epiderme, foi utilizado Sudan IV (O' BRIEN; FEDER; MCCULLY et al., 1965).

Lâminas permanentes foram preparadas para a análise dos tecidos do mesofilo, em vista transversal na microscopia de luz. Segmentos do terço mediano de lâminas foliares foram fixados e conservados em etanol 70%, sendo desidratados totalmente, em série etílica crescente, em seguida, imersos em xilol (3 vezes) e incluídos em blocos de parafina histológica em estufa (60°C). Posteriormente, os blocos foram seccionados em micrótomo de rotação (Leica RM2125RT) com 10  $\mu\text{m}$  de espessura, e os cortes distendidos em lâminas de vidro, sobre chapa aquecedora (40°C) com adesivo de Bissing para a adesão (BISSING, 1974). Após a secagem das lâminas realizou-se a coloração com safranina/fast-green e posteriormente, estas foram montadas entre lâmina-lâminula com bálsamo do Canadá sintético.

As lâminas temporárias e permanentes foram observadas em microscópio de luz, marca Olympus modelo BX53F com sistema digital de captura de imagem, e mensuração em  $\mu\text{m}$ , pelo software Cell Sens standard®. As lâminas temporárias em vista frontal foram utilizadas para determinar a densidade estomática, a dimensão das células guarda e do poro estomático, e a distância estomática (distância entre o centro de poros estomáticos adjacentes). Em vista transversal, a cutícula detectada teve a espessura determinada. As lâminas permanentes foram utilizadas para determinar a espessura da epiderme, em ambas às faces, a espessura do parênquima paliádico e do parênquima esponjoso.

As análises morfométricas histológicas para cada espécie de eucalipto foram feitas por meio de seis repetições por tratamento (80%, 50% e 0% de sombreamento), e cada repetição foi constituída da média de cinco lâminas histológicas, totalizando trinta medições.

### 3.4 EXTRAÇÃO E QUANTIFICAÇÃO DOS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS DE FOLHAS

A avaliação do teor de clorofila *a* e *b*, clorofila total e o teor de carotenoides totais foi realizada conforme a metodologia descrita por Hiscox e Israelstam (1979). Inicialmente, foi realizada a incubação em banho-maria de amostras de 100 mg de folhas frescas, saudáveis, com 7 mL de dimetilsulfóxido (DMSO), pelo período de duas horas a 65°C, sem maceração.

Após a filtragem, o volume total foi corrigido para 10 mL. A obtenção dos valores foi realizada por meio de espectrofotometria de UV-visível em microplaca (SpectraMax® Paradigm® Multi-mode Detection Platform) levando-se em conta a densidade óptica medida a 480 nm, 649 nm e 665 nm. Foram realizadas cinco repetições para cada nível de sombreamento em cada uma das duas espécies. Para estimar o teor de clorofilas e carotenoides foram utilizadas as equações 1,2,3,4 conforme Wellburn (1994):

$$(1) \text{ Chla} = [(12,19 \times A665) - (3,45 \times A649)];$$

$$(2) \text{ Chlb} = [(21,99 \times A649) - (5,32 \times A665)];$$

$$(3) \text{ ChlT} = (\text{Chla} + \text{Chlb})$$

$$(4) \text{ CaT} = [(1.000 \times A480) - (2,14 \times \text{Chla}) - (70,16 \times \text{Chlb})] / 220$$

Legenda: Clorofila *a*= (Chla); Clorofila *b*= (Chlb); Clorofilas totais= ChlT; Carotenoides totais= CaT, em mg/100mg.

### 3.5 ÍNDICE DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA

Para cada parâmetro avaliado em cada espécie de eucalipto foi calculado o índice de plasticidade fenotípica de acordo com Valladares et al. (2000), variando de zero a um, expresso pela equação 5:

$$(5) \text{ IP} = (M - m) / M$$

Legenda: IP= Índice de plasticidade; M= valor da maior média; m= valor da menor média.

### 3.6 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Os dados obtidos para cada parâmetro foram submetidos aos procedimentos de detecção de *Outliers* pelo teste de Grubbs (1969), sendo as médias submetidas ao teste de normalidade dos resíduos de Shapiro e Wilk (1965) e teste de homogeneidade de Bartlett (1937). As médias obtidas para cada espécie, em cada parâmetro, nos três níveis de sombreamento foram comparadas por ANOVA, seguida do teste de separação de médias de Tukey (1949) a 5% de probabilidade, por meio do programa computacional SISVAR (FERREIRA, 2003).

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 ANATOMIA FOLIAR

Em relação à ocorrência de estômatos em folhas de *E dunnii*, estas são classificadas como hipoestomáticas, ou seja, os estômatos desenvolvem-se apenas na face abaxial. A ocorrência de hipoestomatia em espécies arbóreas é bastante frequente (MAUSETH, 1988; PEAT; FITTER, 1994), como por exemplo em folhas jovens de *Eucalyptus globulus* subsp. *Bicostata* Maiden, Blakely e Simmonds (MALINOWSKI et al., 2009), e em *Eugenia umbelliflora* Berg., conforme Medeiros (2000), ambas da família Myrtaceae. Levando em conta o aspecto fisiológico, a ocorrência de estômatos na face abaxial das folhas é uma característica de grande importância para diminuir as taxas transpiratórias de acordo com Dickison (2000). Este posicionamento estomático pode facilitar a adaptação de determinada espécie em diferentes ambientes (RIBEIRO, 2019).

Porém no gênero *Eucalyptus*, folhas anfiestomáticas são bastante comuns (SANTOS et al., 2008; DÖLL-BOSCARDIN et al., 2010; SAULLE et al., 2018) ou seja folhas com estômatos em ambas as faces. Migacz (2018) confirmou isso, ao estudar seis espécies do gênero, que possuíam a característica de anfiestomatia: *Eucalyptus badjensis* Beuzev. & Welch, *E. grandis*, *E. dunnii*, *E. globulus*, *Eucalyptus saligna* Smith., *E. benthamii* (ambas espécies da família Myrtaceae). Porém foram observadas folhas de plantas em idade adulta.

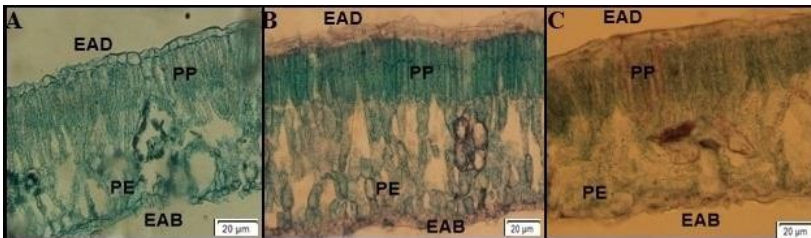
Döll-Boscardin et al. (2010) afirmam que o mesofilo de *E. benthamii* é isobilateral. Metcalfe e Chalk (1950) afirmam que o mesofilo das Myrtaceae são frequentemente isobilaterais. No gênero *Eucalyptus* mesofilo isobilateral tem sido relatado para várias espécies (Metcalfe e Chalk, 1950; Tantawy, 2004; Santos et al., 2008; Saulle et al., 2018).

Ao estudar *E. globulus*, James, Smith e Vogelmann (1999) observaram que as folhas jovens são hipoestomáticas e com mesofilo dorsiventral enquanto as folhas adultas são anfiestomáticas e com mesofilo isobilateral. Isso demonstra que em espécies do gênero *Eucalyptus* as folhas podem apresentar uma forma dorsiventral no início, tendendo a se tornarem isobilaterais no decorrer de seu desenvolvimento. Isto provavelmente ocorreu com ambas as espécies (*E. dunnii* e *E. benthamii*) que no presente estudo apresentaram mesofilo com simetria

dorsiventral, porém com tendência a isobilateralidade, lembrando que as folhas analisadas são folhas jovens. Segundo James et al. (1999) em espécies de *Eucalyptus*, a presença de folhas anfiestomáticas pode estar associada ao fato de possuir mesofilo isobilateral.

A epiderme é unisseriada (Figura 2) em *E. dunnii*, com paredes anticlinais retas recobertas por uma cutícula espessa com pequenas estrias. Os estômatos são anomocíticos, há a ocorrência de cavidades secretoras no mesofilo e no pecíolo as quais apresentaram conteúdo lipofílico. Os feixes vasculares são bicolaterais, apresentando um feixe maior em arco aberto. Na região da nervura principal, principalmente, há inclusões de oxalato de cálcio do tipo cristais prismáticos e drusas. Estes dados estão de acordo com Brisola et al. (2011).

Figura 2: Secções transversais do mesofilo de *E. dunnii* na mesorregião serrana de Santa Catarina. Folhas de indivíduos sob sombreamento, no tratamento: A. 0%, B. 50% C. 80%. Legenda: EAD: epiderme na face adaxial; EAB: epiderme na face abaxial; PP: parênquima paliçádico; PE: parênquima esponjoso.



Fonte: Autora (2019).

*E. benthamii* apresenta folhas em vista frontal, com estômatos anomocíticos, em ambas as faces, os quais se localizam no mesmo nível das demais células epidérmicas. Ainda na epiderme, não existem tricomas. As células epidérmicas possuem paredes celulares anticlinais retas com forma poliédrica, em ambas as faces. Há ainda a ocorrência de áreas circulares e concêntricas, escuras e salientes, que são formadas por células suberosas.

A epiderme é uniestratificada (Figura 3) e recoberta por uma cutícula delgada, em ambas as faces. O mesofilo é dorsiventral com tendência a isobilateralidade. Este é constituído de parênquima paliçádico voltado para a face adaxial e parênquima esponjoso voltado para a face abaxial. O parênquima paliçádico possui células de formato



isodiamétrico que se organizam de uma a três camadas logo abaixo da epiderme superior na maioria das vezes, mas pode ocorrer a presença de parênquima paliçádico também voltado para a face abaxial. As características do mesofilo de *E. benthamii* concordam com as descritas por Döll-Boscardin et al. (2010).

O parênquima esponjoso em *E. benthamii* pode estar disposto em até quatro estratos de células. Na porção mediana do mesofilo, há a presença de feixes vasculares colaterais, de pequeno e médio porte. Também são encontradas células idioblásticas, as quais contém cristais de oxalato de cálcio, próximas aos feixes vasculares. No mesofilo, há a ocorrência de cavidades secretoras, que possuem caráter lipofílico e/ou mucilaginoso, conforme Döll-Boscardin et al. (2010).

Figura 3: Seções transversais do mesofilo de *E. benthamii* na mesorregião serrana de Santa Catarina. Folha de indivíduos sob sombreamento, no tratamento: A. 0% B. 50% C. 80% . Legenda: EAD: epiderme na face adaxial; EAB: epiderme na face abaxial; PP: parênquima paliçádico; PE: parênquima esponjoso.



Fonte: Autora (2019).

#### 4.2 ÁREA FOLIAR

A área foliar não apresentou diferenças estatisticamente significativas nem entre os tratamentos nem entre as espécies do presente estudo (Tabela 2). Em *Maytenus ilicifolia* Mart. ex Reiss. (Celastraceae) e *Vitex megapotamica* (Spreng.) Moldenke (Verbenaceae) a área foliar também não variou em função dos níveis de sombreamento a que foi submetida (ALVES, 2006).

Tabela 2: Área foliar de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina.

Nível de Sombr.	<i>E. dunnii</i>			<i>E. benthamii</i>		
	0%	50%	80%	0%	50%	80%
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	51,42 a	75,62 a	69,69 a	42,90 a	53,21 a	38,33 a
<b>DESVPAD</b>	<b>12,61</b>			<b>7,62</b>		

**Fonte:** Autora (2019).

**Nota:** Letras diferentes na horizontal para cada espécie indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

Plantas que crescem e se desenvolvem em altas taxas luminosas exibem uma tendência em apresentar folhas com áreas menores, isto aumenta a convecção de calor dissipado, característica relevante para garantir a sobrevivência da planta, o que evita um superaquecimento interno da folha, dessa forma impede a desidratação pelo excesso de transpiração conforme Smith et al. (1997) e a foto destruição da clorofila (ASHTON; BERLYN, 1992).

Entretanto em folhas de *E. dunnii* e *E. benthamii*, não se observou esse padrão característico relatado pelos autores, indicando que possivelmente a grande variação de luz disponível que as folhas foram submetidas provavelmente não tenha sido capaz de promover modificações na área foliar das espécies.

#### 4.3 ESPESSURAS DA EPIDERMIS

As características morfométricas da cutícula e das células epidérmicas apresentaram respostas distintas em *E. benthamii* e *E. dunnii* (Tabela 3). A espessura da cutícula na face adaxial não diferiu estatisticamente, entre os níveis de sombreamento para *E. dunnii* (Figura 4), assim como em *Syzygium cumini* (L.) Skeels, (Myrtaceae), onde a espécie não é influenciada pelas intensidades luminosas a que foi submetida (LOVATTI et al., 2007).

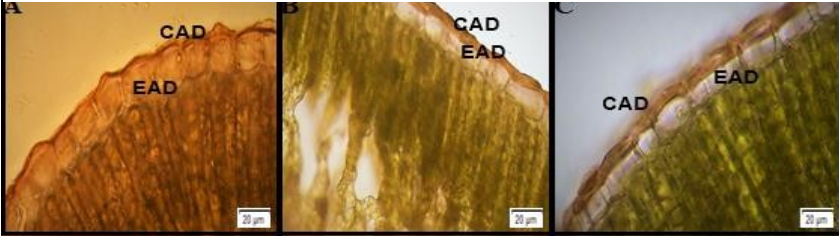
Tabela 3: Espessuras da cutícula e células epidérmicas em folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Valores em  $\mu\text{m}$ .

Nível de Somb.	<i>E. dunnii</i>			<i>E. benthamii</i>		
	0%	50%	80%	0%	50%	80%
<b>Cutícula da face adaxial</b>	1,86 a	1,94 a	2,3 a	1,24 b	2,92 a	2,3 a
<b>DESVPAD</b>	<b>0,23</b>			<b>0,86</b>		
<b>Cutícula da face abaxial</b>	1,7 a	1,80 a	1,82 a	1,92 a	1,78 a	1,56 a
<b>DESVPAD</b>	<b>0,04</b>			<b>0,18</b>		
<b>Epiderme da face adaxial</b>	8,74 a	8,88 a	8,74 a	6,0 b	5,92 b	8,66 a
<b>DESVPAD</b>	<b>0,08</b>			<b>1,54</b>		
<b>Epiderme da face abaxial</b>	6,85 b	7,02 b	8,44 a	6,0 a	6,45 a	6,67 a
<b>DESVPAD</b>	<b>0,87</b>			<b>0,31</b>		

**Fonte:** Autora (2019).

**Nota:** Letras diferentes na horizontal para cada espécie indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

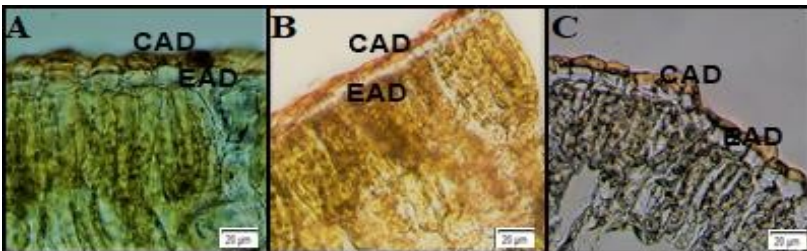
Figura 4 Seções paradérmicas da cutícula, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: CAD: cutícula da face adaxial; EAD: epiderme da face adaxial.



Fonte: Autora (2019).

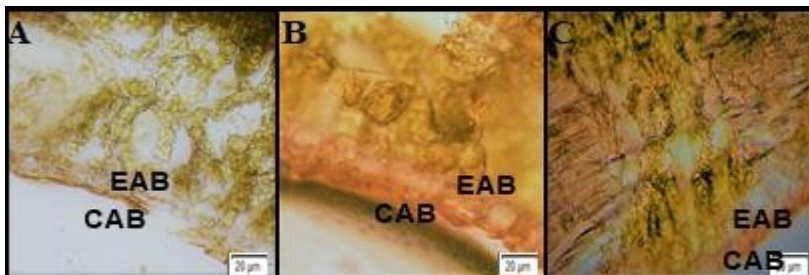
Entretanto, em *E. benthamii* (Figura 5) o sombreamento promoveu maior desenvolvimento da cutícula na face adaxial, diferindo do encontrado em *M. ilicifolia* sendo a cutícula 16,28% mais espessa que em folhas de plantas submetidas a sombra, assim como em *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), ocorrendo maiores espessuras de cutícula em plantas presentes na maior irradiância (SOARES, 2012). Outros exemplos são: *Cupania vernalis* Camb. (Sapindaceae), (LIMA JUNIOR et al., 2006) e *Andira legalis* (Vell.) Toledo (Leguminosae) (PEREIRA, BARROS e SCARANO et al. 2009).

Figura 5: Seções paradérmicas da cutícula, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: CAD: cutícula da face adaxial; EAD: epiderme da face adaxial.



Fonte: Autora (2019).

Figura 6: Secções paradérmicas da cutícula, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: CAB: cutícula da face abaxial; EAB: epiderme da face abaxial.

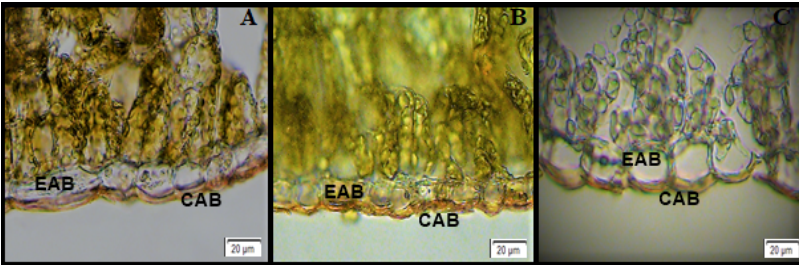


Fonte: Autora (2019).

A espessura da cutícula na face abaxial não apresentou diferenças significativas entre os níveis de sombreamento, para ambas as espécies (Figuras 6 e 7). Resultados semelhantes foram vistos também em *V. megapotamica* (ALVES, 2006). As células epidérmicas e seu revestimento hidrofóbico, a cutícula, refletem os raios solares, dificultam a perda de água para o ambiente e o aumento da temperatura foliar. Em folhas aclimatadas a altas taxas luminosas há um espessamento das paredes do tecido epidérmico e da camada cuticular (FERMINO JUNIOR et al., 2004; SABBI; ANGELO; BOEGER, 2010; CHAZDON; KAUFMANN, 1993).

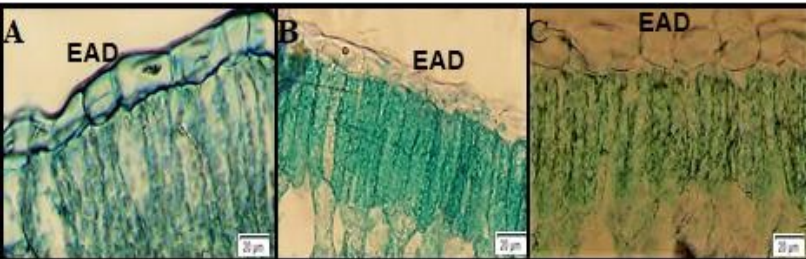
A espessura das células epidérmicas (Figuras 8 e 9), na face adaxial em *E. dunnii* não apresentou diferenças estatisticamente significativas entre os diferentes níveis de sombreamento (Tabela 3). Em *E. benthamii*, o maior espessamento das células epidérmicas (Figuras 10 e 11) na face adaxial foi registrado para o maior nível de sombreamento (80%) e os menores para os níveis de 0 e 50%.

Figura 7: Secções paradérmicas da cutícula, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%.  
Legenda: CAB: cutícula da face abaxial; EAB: epiderme da face abaxial.



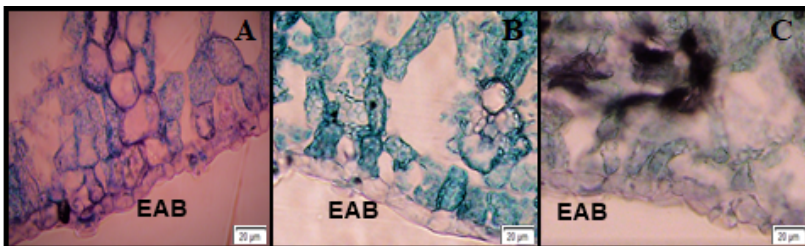
Fonte: Autora (2019).

Figura 8: Secções transversais da epiderme, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dumii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%.  
Legenda: EAD: epiderme da face adaxial.



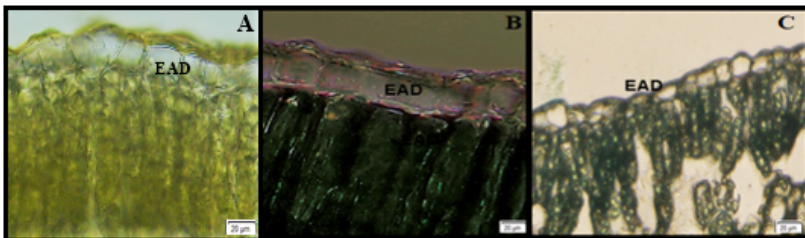
Fonte: Autora (2019).

Figura 9: Secções transversais da epiderme, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%.  
Legenda: EAB: epiderme da face abaxial.



Fonte: Autora (2019).

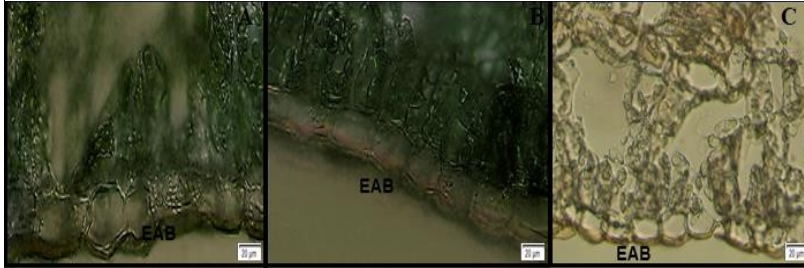
Figura 10: Secções transversais da epiderme, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii*, desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80% .  
Legenda: EAD: epiderme da face adaxial.



Fonte: Autora (2019).



Figura 11: Secções transversais da epiderme, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%. Legenda: EAB: epiderme da face abaxial.



Fonte: Autora (2019).

As células epidérmicas na face abaxial de *E. dunnii* foram mais espessas quando submetidas ao maior nível de sombreamento (80%). Em *E. benthamii* a espessura das células epidérmicas da face abaxial não apresentou diferenças estatisticamente significativas.

Resultado pouco comum, que também foi relatado por Gondim et al. (2008), ao analisar folhas de *Colocasia esculenta* (L.) Schott (Araceae), a porcentagem de epiderme, nas duas faces foliares aumentou com o sombreamento. Este aumento foi de 6,5%, 8,0% e 15,0% na face abaxial e 8,8%, 9,3% e 15,1% na face adaxial, respectivamente, em 18%, 30% e 50% de sombreamento em relação ao tratamento pleno sol. A espécie *C. esculenta*, que apesar de não ser uma espécie arbórea, foi uma das poucas espécies em que o aumento da luminosidade não proporcionou o aumento da espessura das células epidérmicas.

A plasticidade da epiderme é uma característica que pode sofrer variações em função da intensidade luminosa, podendo diminuir (DICKISON, 2000; GRATANI; COVONE; LARCHER, et al., 2006) ou aumentar (MORAIS et al., 2004) sua espessura dependente do grau de sombreamento. O aumento da área da epiderme sob sombreamento sugere uma tentativa de aclimação da planta a essa condição (GONDIM et al., 2008). Em *Shorea* (Dipterocarpaceae) houve uma menor espessura das células epidérmicas de ambas as faces com a diminuição da luminosidade. Dessa forma os resultados obtidos em *E. dunnii* na epiderme da face abaxial e em *E. benthamii* na face adaxial não está de acordo com essa afirmação (ASHTON; BERLYN, 1992).



#### 4.4 MORFOMETRIA DOS ESTÔMATOS

Os estômatos em folhas de *E. dunnii* (Figura 9) apresentaram variações na morfometria com relação aos diferentes níveis de sombreamento (Tabela 4). Os maiores valores de densidade estomática (1051,9 e 886 estômatos/mm<sup>2</sup>) ocorreram com maior luminosidade (0% e 50%), e a menor densidade estomática (791,8 estômatos/mm<sup>2</sup>) com o uso de tela de 80% de sombreamento.

Nesse contexto, a distância entre os estômatos foi maior com o uso de 80% de sombreamento (18,63 µm), e as menores com maior luminosidade (0% e 50%). O comprimento e a largura dos estômatos em *E. dunnii* não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os níveis de sombreamento. Entretanto, o comprimento do poro estomático foi maior (11,32 e 11,26 µm) com o uso de telas de sombreamento (50% e 80%). A largura do poro estomático não apresentou diferenças estatisticamente significativas entre os níveis de sombreamento.

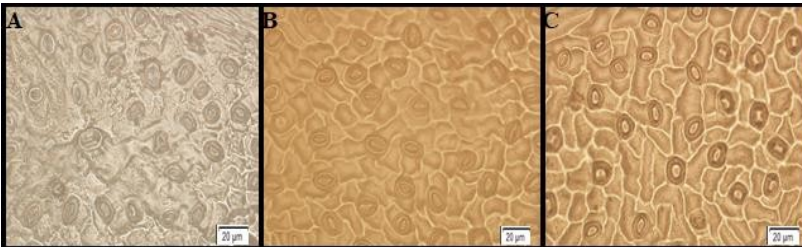
Tabela 4: Morfometria dos estômatos, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. Valores em  $\mu\text{m}$ .

Nível de Sombr.	0%	50%	80%
Densidade estomática (est./mm <sup>2</sup> )	886,0 ab	1051,9 a	791,8 b
DESVPAD	<b>131,69</b>		
Distância estomática	14,36 b	13,10 b	18,63 a
DESVPAD	<b>2,90</b>		
Comprimento do estômato	15,01 a	13,72 a	14,79 a
DESVPAD	<b>0,69</b>		
Largura do estômato	11,03 a	12,58 a	11,77 a
DESVPAD	<b>0,78</b>		
Comprimento do poro estomático	10,01 b	11,32 a	11,26 a
DESVPAD	<b>0,74</b>		
Largura do poro estomático	7,32 a	8,08 a	7,90 a
DESVPAD	<b>0,40</b>		

Fonte: Autora (2019).

Nota: Letras diferentes na horizontal indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste de Tukey a 5%.

Figura 12: Secções paradérmicas, dos estômatos, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%.



Fonte: Autora (2019).

As características morfológicas estomáticas em folhas de *E. benthamii* diferiram em relação aos níveis de sombreamento (Tabela 5), sendo mais expressivas ocorreram na face adaxial. A densidade estomática (Figuras 13 e 14) na face adaxial, exposta diretamente a luz solar, foi maior nos tratamentos com maior luminosidade, ou seja, 0% e 50% (545,6 e 445,3 estômatos/mm<sup>2</sup>). Na face abaxial, a menor densidade foi observada com o uso de telado a 50% de sombreamento, e as maiores com 0% e 80%.

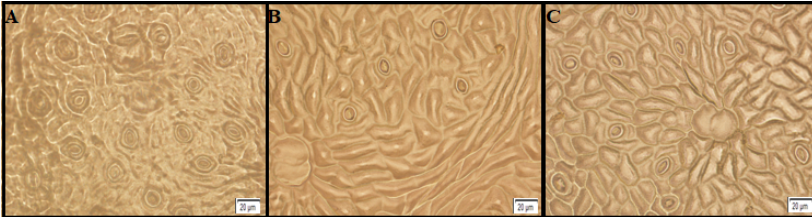
Tabela 5: Morfometria dos estômatos, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. Valores em  $\mu\text{m}$ .

Nível de Sombr.	Face adaxial			Face abaxial		
	0%	50%	80%	0%	50%	80%
<b>Densidade estomática (est./mm<sup>2</sup>)</b>	545,6 a	445,3 ab	346,5 b	639,0 a	445,3 b	715,4 a
<b>DP</b>		<b>99,55</b>			<b>139,29</b>	
<b>Distância estomática</b>	20,54 b	43,04 a	39,71 a	24,26 a	20,57 a	19,15 a
<b>DP</b>		<b>12,14</b>			<b>2,64</b>	
<b>Comprimento do estômato</b>	15,57 a	13,98 b	13,76 b	13,78 a	13,72 a	13,16 a
<b>DP</b>		<b>0,99</b>			<b>0,34</b>	
<b>Largura do estômato</b>	13,29 a	12,28 a	12,55 a	13,02 a	13,6 a	12,43 a
<b>DP</b>		<b>0,52</b>			<b>0,59</b>	
<b>Comprimento do poro estomático</b>	9,66 a	10,44 a	8,29 b	8,57 a	9,71 a	8,38 a
<b>DP</b>		<b>1,09</b>			<b>0,72</b>	
<b>Largura do Poro estomático</b>	7,50 a	7,30 a	6,10 b	6,36 a	7,30 a	6,16 a
<b>DP</b>		<b>0,75</b>			<b>0,61</b>	

Fonte: Autora (2019).

Nota: Letras diferentes na horizontal para cada face da lâmina foliar indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

Figura 13: Secções paradérmicas, dos estômatos, na face adaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%.



Fonte: Autora (2019).

Figura 14: Secções paradérmicas, dos estômatos, na face abaxial, de folhas de plantas jovens de *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. 0% B. 50% C. 80%.



Fonte: Autora (2019).

A densidade estomática é um parâmetro de grande relevância ecofisiológica que influencia na fotossíntese e nas trocas gasosas (CAMARGO; MARENCO, 2011). Algumas espécies vegetais utilizam o processo de fechamento dos estômatos para retardar a perda de água, o que torna possível classificá-las como espécies com maior sensibilidade estomática. Porém a redução do volume de água perdida pelas plantas tem influência no tamanho e distribuição dos estômatos (LAKE et al., 2001). Larcher (2000) afirma que a densidade estomática é maior quanto maior for a intensidade luminosa. O parâmetro densidade estomática, pode variar em folhas de plantas da mesma espécie (AL AFAS; MARRON, CEULEMANS et al., 2006).

A densidade estomática tende a se elevar em plantas expostas a

altas irradiâncias (LEE et al., 1997), o que proporciona um aumento na absorção de CO<sub>2</sub>, conforme Abrams et al. (1992), quanto em uma diminuição na transpiração, devido a sobreposição da área de difusão do vapor d'água devido a maior proximidade dos estômatos (LARCHER 1995). Em *Ficus benjamina* L. (Moraceae) também se observou um aumento da densidade estomática em folhas de plantas submetidas a sol pleno, na face abaxial (GUARIZ et al., 2007).

Este aumento no número de estômatos conforme aumenta-se o nível de luminosidade também é relatado por Duz et al. (2004) ao estudar *C. fissilis* onde a densidade estomática aumentou com o aumento do nível de luminosidade de 2% para 30%. Em *B. australis* a densidade estomática com 30% de luminosidade foi de 237 estômatos/mm<sup>2</sup> e a 2% foi de 92 estômatos /mm<sup>2</sup>, sendo maior com o aumento do nível de luz. Em *M. ilicifolia* as folhas de plantas submetidas a 100% de luminosidade apresentaram uma densidade estomática de 48,81% e 28,28% maior por unidade de área que as folhas de plantas do tratamento sombra e meia sombra. Em *V. megapotamica* folhas de plantas do tratamento sol pleno apresentaram 46,91% mais estômatos por unidade de área do que as folhas de plantas do tratamento sombra (ALVES, 2006).

Os resultados obtidos para *E. dunnii* e *E. benthamii* também concordam com Camargo e Marengo (2012) que ao estudar *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae) encontraram maior densidade estomática em folhas submetidas à alta irradiância. Lima e Marengo (2010), também relataram maior ocorrência de estômatos em *Eugenia stipitata* McVaugh. (1100 a 1600 estômatos/ mm<sup>2</sup>) e *Myrciaria dúbia* (Kunth) McVaugh (900 a 1400 estômatos/ mm<sup>2</sup>) ambas da família Myrtaceae.

O maior número de estômatos em folhas de plantas que crescem e se desenvolvem em ambientes sob alta irradiância pode estar relacionado à adaptação do vegetal, para tornar mais eficiente a troca de gases por períodos maiores conforme Schluëter et al. (2003) e devido a maior atividade fotossintética (CUSTODIO, 2012).

Com relação a distância estomática na face adaxial, as maiores distâncias foram registradas nos tratamentos com sombreamento, ou seja, 50% e 80% (43,04 e 39,71 µm). Na face abaxial, não foram registradas diferenças estatisticamente significativas nas distâncias estomáticas.

O comprimento dos estômatos na face adaxial foi maior com 0% de sombreamento (15,57 µm) e menor com 50% e 80%. Resultados semelhantes de dimensões estomáticas maiores em ambientes com maior disponibilidade de radiação também foram observados por Gratani,

Covoni e Larcher et al. (2006) nas espécies *Quercus ilex* L. (Fagaceae) e *Phillyrea latifolia* L. (Olaeaceae). Já Camargo e Marengo (2012) relataram em *C. guianensis* menores dimensões em estômatos submetidos a maiores níveis de luminosidade. Já em *S. cumini* não houve diferenças significativas entre os tratamentos.

Na face abaxial, o comprimento não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos. A largura dos estômatos na face adaxial e abaxial também não apresentaram diferenças. Estômatos menores tem poros estomáticos menores, isto proporciona respostas mais rápidas a quedas no potencial hídrico foliar. Estômatos maiores em espécies florestais tropicais, em geral respondem mais lentamente aos efeitos ambientais, isto pode elevar significativamente a chance de a planta sofrer estresse hídrico em ambientes secos (AASAMAA et al., 2002; HETHERINGTON; WOODWARD 2003).

O comprimento e a largura do poro estomático na face adaxial foram maiores nos tratamentos com 0% e 50% de sombreamento, ou seja, em condições com maiores luminosidades. Ao estudar pares congêneros de espécies de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central, Rossato, Hoffmann e Franco (2009), relataram que espécies crescendo no cerrado (ambiente altamente iluminado) apresentaram maior comprimento do poro estomático que seus congêneros, sendo eles *Guapira* (Nyctaginaceae), *Myrcia* (Myrtaceae) e *Tabebuia* (Bignoniaceae) crescendo na mata de galeria (ambiente mais sombreado). O aumento do poro estomático aumenta a transpiração. Com isso há uma diminuição da temperatura foliar, conforme Dickison (2000), o que é relevante para a efetivação dos mecanismos bioquímicos da fotossíntese (DEMMIG-ADAMS et al., 1996).

Entretanto, o comprimento e a largura do poro estomático na face abaxial não apresentaram diferenças estatisticamente significativas. Em *E. benthamii* as características morfométricas dos estômatos indicam que os menores sombreamentos (maiores luminosidades) submetidos na face adaxial de folhas possibilitam estômatos mais numerosos e maiores em tamanho. Esses dados indicam que o aumento da luminosidade deve permitir maior troca gasosa e transpiração em folhas dessa espécie.

Dessa forma os resultados obtidos comprovam a afirmação de que a quantidade, o tamanho e o formato dos estômatos e sua distribuição, são características próprias de cada espécie, as quais podem ou não ser modificadas em função das adaptações às condições ambientais, como

por exemplo, disponibilidade de radiação solar conforme Larcher (2004), decorrente de sua história evolutiva (ARAGÃO et al., 2014).

#### 4.5 ESPESSURAS DOS TECIDOS DO MESOFILO

Os tecidos do mesofilo, representados em *E. dunnii* e *E. benthamii* por parênquima paliçádico e esponjoso apresentaram variação no arranjo de suas células. O parênquima paliçádico nos tratamentos sem sombreamento (0% sombreamento) mostrou se com células mais estreitas e mais compacto (menos espaços intercelulares) em ambas as espécies. O parênquima esponjoso evidenciou células com formas irregulares, e amplos espaços intercelulares nos diferentes níveis de sombreamento em ambas as espécies.

Com relação a morfometria dos tecidos do mesofilo, as variações em ambas as espécies foram pouco frequentes nos diferentes níveis de sombreamento (Tabela 6). O parênquima paliçádico em *E. dunnii* não apresentou diferenças estatisticamente significativas entre os diferentes níveis de sombreamento.

Tabela 6: Espessuras dos tecidos do mesofilo de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. Valores em  $\mu\text{m}$ .

Nível de Sombr.	<i>E. dunnii</i>			<i>E. benthamii</i>		
	0%	50%	80%	0%	50%	80%
<b>Parênquima paliçádico</b>	47,93 a	43,03 a	44,19 a	38,16 b	53,29 a	38,16 b
<b>DP</b>	<b>2,58</b>			<b>2,74</b>		
<b>Parênquima esponjoso</b>	72,3 a	69,52 a	75,97 a	86,29 a	82,58 a	98,66 a
<b>DP</b>	<b>3,24</b>			<b>8,42</b>		
<b>Mesofilo</b>	126,5 a	123,81 a	128,5 a	143,25 a	126,46 a	145,74 a
<b>DP</b>	<b>2,35</b>			<b>10,49</b>		
<b>Razão PP/PE</b>	0,67	0,62	0,59	0,49	0,64	0,38

Fonte: Autora (2019).

Nota: Letras diferentes na horizontal para cada espécie indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

Resultado também encontrado por Alves (2006) ao estudar *M. ilicifolia*. Em *E. benthamii*, o parênquima paliçádico foi mais espesso (53,29  $\mu\text{m}$ ) com o uso de telado a 50% de sombreamento, sendo menos espesso a 0% e 80% de sombreamento, o que difere do encontrado por Alves (2006) analisando *V. megapotamica*, onde relata que no tratamento pleno sol, a espessura do parênquima paliçádico foi 59,22% e 14,48% mais espessa em folhas das plantas do tratamento pleno sol que nas folhas de plantas dos tratamentos de sombra e meia sombra.

De acordo com Voltan (1992) o aumento do nível de luz proporciona aumentos na espessura da folha, na massa foliar específica, no desenvolvimento da epiderme e do parênquima, e no número total de células das folhas. Entretanto em *E. benthamii* o nível sol pleno não proporcionou o aumento da espessura desse parâmetro. Resultado semelhante foi relatado por Guariz (2007), ao estudar *F. benjamina*, Taiz e Zeiger (2004) afirmam que a espessura dos parênquimas paliçádico e esponjoso em folhas submetidas a altas irradiâncias é muito maior que



em folhas sob baixas irradiâncias.

Os mesmos autores relatam que as células do parênquima paliçádico são muito mais longas em folhas submetidas a altos teores luminosos, proporcionando maior espessura a esse tecido. O aumento da espessura do parênquima paliçádico e em consequência do limbo foliar, é relevante para a fotossíntese (NASCIMENTO et al., 2006). O ajuste da espessura, geometria e disposição das células do parênquima paliçádico conforme Smith, Bell e Shepherd, (1998) permite uma organização da folha que facilita a distribuição da luz no mesófilo e máxima absorção e fixação de carbono conforme as condições de luz do ambiente (VOGELMANN; NISHIO; SMITH, 1996).

A espessura do parênquima esponjoso e do mesófilo não apresentaram diferenças significativas entre os níveis de sombreamento, em ambas as espécies. O mesmo foi relatado por Alves (2006) ao estudar *M. ilicifolia* e *V. megapotamica* em relação ao parênquima esponjoso.

A razão entre parênquima paliçádico e parênquima esponjoso (razão PP/PE) em *E. dunnii* evidencia que o investimento em paliçada praticamente foi constante entre os diferentes níveis de sombreamento, com valores próximos a 0,6.

Já em *E. benthamii*, a razão PP/PE evidencia um maior investimento em paliçada quando as folhas estão submetidas a 50% de sombreamento. É possível que o uso de telado com redução de 50% de sombreamento em *E. benthamii* induziu uma aclimação no sentido de otimizar a captura de energia luminosa, em níveis energéticos mais adequados para os processos fotossintéticos, tornando as células mais alongadas (espessas), fato que favorece a captura de CO<sub>2</sub>.

Sobre a razão parênquima paliçádico/ parênquima esponjoso, Boeger et al. (2006) ao estudar espécies do sub-bosque de um remanescente da floresta ombrófila mista visando avaliar as estratégias usadas para se desenvolverem em ambientes sombrios (9,4% de intensidade luminosa), observaram que em *Myrcia rostrata* DC (Myrtaceae) o valor foi de 1,46 o que segundo Taiz e Zeiger (2004) em lugares menos iluminados, ter esta razão maior que 1 é vantajoso pois otimiza a captura de luz, pois, conforme Vogelmann et al. (1996), as células do parênquima esponjoso distribuem de forma mais eficiente a luz difusa no interior da folha do que as células do parênquima paliçádico, dessa forma quanto mais camadas do parênquima esponjoso maior esta eficiência.

## 4.6 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

Tabela 7: Concentrações dos pigmentos fotossintéticos de folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento, em telado preto, na mesorregião serrana de Santa Catarina. Valores em  $\mu\text{m}$ .

Nível de Sombr.	<i>E. dunnii</i>			<i>E. benthamii</i>		
	0%	50%	80%	0%	50%	80%
<b>Clorofila a</b> (mg/100 mg)	13,3 a	14,35 a	13,23 a	13,28 a	10,99 b	12,86 a
<b>DESVPAD</b>	<b>0,63</b>			<b>1,22</b>		
<b>Clorofila b</b> (mg/100 mg)	4,60 c	8,07 a	6,50 b	7,86 a	4,41 c	6,20 b
<b>DESVPAD</b>	<b>1,74</b>			<b>1,73</b>		
<b>Clorofilas totais</b> (mg/100 mg)	17,9 b	22,4 a	17,9 b	21,1 a	15,4 c	19,0 b
<b>DESVPAD</b>	<b>2,60</b>			<b>2,88</b>		
<b>Carotenoides totais</b> (mg/100 mg)	3,92 a	1,18 c	2,93 b	2,18 a	2,54 a	2,47 a
<b>DESVPAD</b>	<b>1,39</b>			<b>0,18</b>		
<b>Razão Cl.a/Cl.b</b>	2,91	1,77	2,01	1,69	2,49	2,08

**Fonte:** Autora (2019).

**Nota:** Letras diferentes na horizontal para cada espécie indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

Em *E. dunnii* a clorofila *a* não apresentou diferenças estatisticamente significativas, entretanto em *E. benthamii*, o tratamento 0% de sombreamento apresentou o maior valor de clorofila *a*. Este resultado está de acordo com o relatado por Dousseau et al. (2007) que ao estudar *Tapirira guianensis* Alb. (Anacardiaceae) com o aumento da luminosidade obtiveram o maior valor de clorofila *a*.

A clorofila *b* que é um pigmento acessório diferiu em ambas as espécies. Em *E. dunnii* com 0% de sombreamento houve menores teores de clorofila *b*, quando comparados aos demais tratamentos. Esse

resultado concorda com Lima Junior et al. (2005) ao estudar *C. vernalis* e Alves (2006) ao estudar *V. megapotamica*, onde as plantas cultivadas a pleno sol apresentaram a menor concentração de clorofila *b*. Entretanto Carvalho (1996) observou um maior teor de clorofila *b* em níveis mais sombreados em *Cabralea canjarana* (Vell.) Mart. (Meliaceae) e *Centrolobium robustum* (Vell.) Mart. (Fabaceae) ambas espécies arbóreas.

A redução dos teores de clorofila ocorre para compensação da planta à menor quantidade de radiação disponível (ALMEIDA et al., 2005). Além disso, em condições de luminosidade adequada, as moléculas de clorofilas são sintetizadas e degradadas na mesma proporção e em condições de intensa radiação, a degradação é mais acentuada (FERREIRA et al., 2012).

Em *E. benthamii* o nível de sombreamento de 50%, foi o nível que as folhas apresentaram o menor teor de clorofila. O teor de clorofila total em *E. dunnii* foi maior com 50% de sombreamento. Isto também foi relatado em mudas de *C. vernalis*, onde as plantas cultivadas sob 50 e 70% de sombreamento tiveram maiores teores de clorofila total (LIMA JUNIOR et al., 2005). Almeida et al. (2004) relataram que em *Cryptocarya aschersoniana* Mez. (Lauraceae), o teor de clorofila total foi maior em plantas cultivadas a 70% de sombreamento. Martinazzo et al. (2007), ao estudar *Eugenia uniflora* Linn. (Myrtaceae) observou maiores teores de clorofila total, no tratamento a 50%, onde no tratamento 0% houve uma queda brusca nos teores dessa variável. Esse resultado também foi encontrado por Scalon et al. (2002) ao estudar mudas de *Bombacopsis glaba* (Pasq) A. Robyns (Bombacaceae).

O maior acúmulo de clorofila em níveis mais sombreados pode ser devido ao efeito compensatório da espécie a menor quantidade de radiação disponível. Boardman (1977) reforça a ideia de que folhas cultivadas sob baixas intensidades de luz, apresentam maiores teores de clorofila por unidade de peso. A redução no teor de clorofilas, seja por unidade de massa e, ou por unidade de área, em níveis mais elevados de irradiância é muito abordado na literatura, assim como relatado por Atroch et al. (2001), Kitajima e Hogan (2003) e Alvarenga et al. (2003), na maioria em espécies florestais.

Em *E. benthamii* todos os tratamentos se diferenciaram estatisticamente quanto aos teores de clorofila total. Com 50% de sombreamento ocorreram as menores concentrações. Em folhas de *C. vernalis*, a clorofila total apresentou maior concentração em folhas

submetidas a 50% e 70% de sombreamento (LIMA JUNIOR et al., 2005).

Dessa forma os resultados obtidos para *E. benthamii* não sustentam essa afirmação. A relação clorofila *a/b*, geralmente tende a diminuir conforme diminui a intensidade luminosa, pois, há uma maior proporção relativa de clorofila *b* em ambientes sombreados, já que a clorofila *b* sofre uma degradação mais lenta em plantas de sombra, do que a clorofila *a*, conforme Engel e Poggiani (1991).

Os mesmos autores relatam que os pigmentos mais importantes que são responsáveis pela absorção da luz nas membranas tilacóides são as clorofilas, proporcionando adaptação a diferentes ambientes e eficiência fotossintética. Quando combinadas, clorofila *a* e *b*, proporcionam uma maior absorção da luz solar disponível (TAIZ e ZEIGER, 2004). Os teores de carotenoides não se diferenciaram estatisticamente em *E. dunnii*, assim como em *E. benthamii*.

#### 4.7 ÍNDICE DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA

Plasticidade fenotípica é a habilidade que um organismo possui em alterar sua fisiologia e/ou morfologia em virtude da sua interação com o ambiente (BRADSHAW 1965; SCHILICHTING 1986; STEARNS

1989; SCHEINER, 1993). Ainda pode ser dita como a capacidade que um mesmo genótipo possui de produzir diferentes fenótipos de modo que o organismo consiga ajustar seu desenvolvimento, fisiologia e história de vida em resposta às características ambientais (SULTAN, 2000; GRATANI, 2014).

Espécies mais plásticas possuem maior probabilidade de sobreviver às condições ambientais adversas devido a suas adaptações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (VALLADARES et al., 2005).

Espécies com maior potencial para a plasticidade em caracteres ligados à sua sobrevivência tem vantagens adaptativas em ambientes que não mantem estabilidade, heterogêneos ou de transição, uma vez que que as mudanças produzidas podem facilitar a exploração de novos nichos, resultando no aumento da tolerância ambiental (VIA, 1993; VIA et al., 1995). Variações na morfologia e proporções de folhas em plantas terrestres e heterofilia em folhas aéreas e submersas de espécies aquáticas, são exemplos de plasticidade fenotípica (BRADSHAW, 1965).

A análise do índice de plasticidade fenotípica (Tabela 8) em folhas de *E. dunnii* indica que os carotenoides apresentaram o maior índice (0,77) seguido pela área foliar (0,61), enquanto a clorofila *a* tem o menor

índice (0,21). Em *Siparuna guianensis* Aublet (Siparunaceae) os teores de carotenoides apresentaram resultados significativamente maiores nos indivíduos que se desenvolveram em ambientes mais iluminados (VIEIRA, 2013).

Entretanto em *Bertholletia excelsa* Blonp (Lecythidaceae) os autores afirmam que tanto as plantas que se desenvolveram em ambientes sombreados quanto as em pleno sol apresentam maiores teores de carotenoides como estratégia adaptativa. Demonstrando assim a capacidade desse parâmetro em expressar sua capacidade de adaptação em diferentes ambientes (ALBUQUERQUE, EVANGELISTA, ALBUQUERQUE NETO, 2015).

A área foliar é um parâmetro bastante variável em resposta as condições luminosas do ambiente. A expansão da área foliar, é um tópico muito relatado em plantas sob condições de sombreamento (WALTERS; KRUGER; REICH, 1993; DUZ et al., 2004; POORTER; NAGEL, 2000; KELLY et al., 2009; FINI et al., 2010).

A adaptação à baixas intensidades luminosas é fundamental para a permanência e desenvolvimento de espécies em ambientes sombreados (OSUNKOYA et al., 1994). Por exemplo, as espécies arbóreas de matas de galerias possuem a capacidade de ajustar sua fisiologia em relação a disponibilidade de luz, isso resulta na sua aclimatação a altas e baixas intensidades luminosas (ROSSATO et al., 2010). Dessa forma é possível afirmar que a área foliar é um parâmetro de alta plasticidade fenotípica, capaz de se adaptar as condições luminosas do ambiente.

A clorofila *a* em *E. dunnii* foi o parâmetro que apresentou o menor índice de plasticidade fenotípica. Em ambientes sombreados a clorofila *a* geralmente tem maiores teores em relação aos ambientes de sol pleno, pois essas plantas não necessitam investir na produção de pigmentos coletores de energia luminosa, num ambiente saturado por luz (TAIZ; ZEIGER, 2010). Assim como os teores de carotenoides, o teor de clorofila é maior, em plantas que crescem em ambientes bem sombreados e a pleno sol pois funciona como uma forma de adaptação destas, a diversidade ambiental (VIEIRA, 2013). No presente estudo as variações nos níveis de intensidades luminosas nos diferentes ambientes a que as plantas foram submetidas, provavelmente não tenham sido suficientes para promover alterações na anatomia da espécie *E. dunnii*.

Dentre os parâmetros relacionados aos estômatos, os maiores IP foram registrados para a densidade estomática (0,46) e a largura do poro estomático (0,45). A densidade estomática é influenciada por fatores

genéticos e ambientais segundo Hetherington e Woodward, (2003) e geralmente é maior em folhas de ambientes ensolarados, pois a alta disponibilidade de luz durante o crescimento é capaz de aumentar a frequência estomática (BOARDMAN, 1977). Aos 90 dias de tratamento, em *Handroanthus crysotrichus* Mart. ex DC. (Bignoniaceae) a densidade estomática foi um dos parâmetros que teve o menor índice de plasticidade fenotípica (0,03 e 0,22), na face adaxial e abaxial respectivamente, entretanto aos 200 dias de tratamento esse parâmetro apresentou um dos maiores índices de plasticidade (0,74 na face adaxial e 0,67 na face abaxial) entre os demais avaliados (SOARES, 2012). Isto comprova o elevado índice de plasticidade fenotípica em estômatos.

Com relação às espessuras dos tecidos da folha, os maiores IP foram observados na espessura da cutícula da face adaxial (0,52) e espessura da cutícula da face abaxial (0,46). A espessura do parênquima paliçádico apresenta IP maior (0,42) que a espessura do parênquima esponjoso (0,34). Em folhas de *H. crysotrichus*, aos 200 dias de tratamento, a espessura do parênquima paliçádico foi maior nas folhas novas, submetidas ao pleno sol, porém com sombreamento severo as folhas apresentaram uma diminuição na espessura desse parâmetro. Nesse mesmo estudo a autora relatou que a espessura da cutícula nas duas faces da folha fora superior tanto a pleno sol quanto sob sombreamento moderado (SOARES, 2012).

Esses resultados concordam com os do estudo em questão, sendo possível afirmar que há uma elevada plasticidade fenotípica na espessura do parênquima paliçádico e da cutícula em ambas as faces foliares. Nesse contexto, em *E. dunnii* de modo geral, os parâmetros fisiológicos avaliados tendem a apresentar maior plasticidade em comparação aos parâmetros morfológicos.

Tabela 8: Índice de plasticidade fenotípica (IP) de características morfométricas e fisiológicas em folhas de plantas jovens de *E. dunnii* na mesorregião serrana de Santa Catarina desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento 0%, 50% e 80%. Valores em  $\mu\text{m}$ .

<b>Parâmetro</b>	<b>IP</b>
Carotenóides	0,77
Área Foliar	0,61
Clorofila B	0,52
Cutícula Adaxial	0,52
Densidade Estomática abaxial	0,46
Cutícula Abaxial	0,46
Largura do Poro Estomático abaxial	0,45
Lâmina Foliar	0,42
Distância Estomática abaxial	0,42
Parênquima Paliçádico	0,41
Mesofilo	0,36
Epiderme Abaxial	0,35
Parênquima Esponjoso	0,34
Clorofila Total	0,30
Comprimento do Poro Estomático abaxial	0,25
Largura do Estômato abaxial	0,24
Comprimento do Estômato abaxial	0,23
Epiderme Adaxial	0,22
Clorofila A	0,21
Razão clorofila a/b	0,45
Razão PE/PP	0,48

**Fonte:** Autora (2019).

A análise dos índices de plasticidade fenotípica em *E. benthamii* (Tabela 9) indicam que os maiores valores foram registrados para a espessura da cutícula adaxial (0,79) e a área foliar (0,72), enquanto que os menores valores foram para o comprimento dos estômatos na face adaxial (0,19). A área foliar média de *Plectranthus neochilus* Schltr.

(Lamiaceae) cultivado sob duas intensidades luminosas (sol intenso e sombreamento) apresentou área foliar duas vezes menor que sob sombreamento, em Niterói (RJ). Em Teresópolis (RJ) a área foliar média da mesma espécie cultivado sob sol intenso também foi de 1,8 vezes menor que na área de sombra.

Analisando os padrões fenotípicos verificou-se que, com a redução na disponibilidade de luz solar, a espécie aumenta a sua área foliar para aproveitar de forma mais eficiente a disponibilidade de luminosidade para o processo fotossintético (LIMA et al., 2017). Em *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) crescendo em duas formações de restinga no sul do Brasil, a área foliar foi o atributo que apresentou um dos maiores IP (0,33) (BÄCHTOLD; MELLO JUNIOR, 2015). Com relação aos parâmetros estomáticos, os maiores IP tendem a ser para aqueles na face adaxial em comparação a face abaxial. Os maiores IP foram para a distância estomática adaxial (0,65) e densidade estomática adaxial (0,55).

A distância estomática é um parâmetro pouco abordado nos trabalhos. Esta é menor quanto maior for a densidade estomática. A distância estomática em *Ilex paraguariensis* A. St. Hil. (Aquifoliaceae) variou quando desenvolvendo-se em diferentes períodos sazonais (outono/inverno e primavera/verão), em dois ambientes (Floresta e Sistema Agroflorestal). A distância estomática foi maior nos dois períodos sazonais, nos dois ambientes (RIBEIRO; BIREAHL; FERMINO JUNIOR, 2018). Isso comprova que a espécie é capaz de ajustar a distância entre os estômatos conforme o ambiente a que é submetida, conforme a disponibilidade de luz.

Assim como no presente estudo, demonstrando alto grau de plasticidade fenotípica. A densidade estomática na face adaxial foi um dos parâmetros que apresentou um alto índice de plasticidade fenotípica, isto significa que a espécie *E. benthamii* é capaz de ajustar a ocorrência estomática conforme a quantidade de luz disponível. Com relação às espessuras dos tecidos da folha em *E. benthamii*, os maiores IP foram identificados para a cutícula adaxial (0,79) e a cutícula abaxial (0,55).

A espessura do parênquima paliçádico apresenta IP maior (0,41) que a espessura do parênquima esponjoso (0,40). Soares (2012) como citado anteriormente, relatou para a espécie *H. crysotrichus* ajusta a espessura do parênquima paliçádico e da cutícula conforme as condições luminosas do ambiente. Entretanto em *Paratecoma peroba* (Record &



Mell) Kuhlman (Bignoniaceae) e *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze. (Lecythidaceae), após 60 dias de cultivo em dois ambientes (pleno sol e à sombra) as folhas das plantas exibiram um IP baixo (0,08 e 0,16 respectivamente) em relação aos demais parâmetros observados. Segundo Valladares et al. (2000) espécies que apresentam índices de plasticidade mais próximos de 0,6 são consideradas mais plásticas.

Nesse contexto, em *E. benthamii* de modo geral, os parâmetros morfológicos avaliados tendem a apresentar maior plasticidade em comparação aos parâmetros fisiológicos. Em geral os parâmetros relacionados aos tecidos epidérmicos foram os mais plásticos (epiderme propriamente dita, cutícula, estômatos).

De acordo com a tabela 10, é possível observar que a espécie *E. benthamii* é mais plástica em relação à *E. dunnii*, pois a maioria dos valores de IP, apresentaram maiores valores numéricos. Para os parâmetros: densidade estomática, distância estomática, comprimento do estômato, largura do estômato, comprimento do poro estomático e largura do poro estomático (ambos da face adaxial) não foi possível efetuar o cálculo da média, pois, em *E. dunnii* no presente estudo não há estômatos na face adaxial.

Tabela 9: Índice de plasticidade fenotípica (IP) de características morfofisiológicas em folhas de plantas jovens de *E. benthamii* na mesorregião serrana de Santa Catarina, sob diferentes níveis de sombreamento 0%, 50% e 80%. Valores em  $\mu\text{m}$ .

<b>Parâmetro</b>	<b>IP</b>
Cutícula Adaxial	0,79
Área Foliar	0,72
Distância Estomática adaxial	0,65
Densidade Estomática adaxial	0,55
Cutícula Abaxial	0,55
Clorofila <i>b</i>	0,54
Epiderme Adaxial	0,52
Distância Estomática abaxial	0,52
Densidade Estomática abaxial	0,48
Largura do Poro Estomático abaxial	0,43
Parênquima Paliçádico	0,41
Comprimento do Poro Estomático abaxial	0,40
Parênquima Esponjoso	0,40
Epiderme Abaxial	0,39
Comprimento do Poro Estomático adaxial	0,36
Clorofila Total	0,36
Carotenoides	0,33
Largura do Poro Estomático adaxial	0,33
Comprimento do Estômato abaxial	0,26
Mesófilo	0,25
Largura do Estômato abaxial	0,25
Clorofila <i>a</i>	0,25
Largura do Estômato adaxial	0,22
Comprimento do Estômato adaxial	0,19
Razão clorofila <i>a/b</i>	0,41
Razão PE/PP	0,58

**Fonte:** Autora (2019).

Tabela 10: Médias dos valores de índice de plasticidade fenotípica (IP) de características morfométricas e fisiológicas em folhas de plantas jovens de *E. dunnii* e *E. benthamii* na mesorregião serrana de Santa Catarina desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreamento 0%, 50% e 80%. Valores em  $\mu\text{m}$ .

<b>Parâmetros avaliados</b>	<b><i>E.</i> <i>dunnii</i></b>	<b><i>E.</i> <i>benthamii</i></b>	<b>Média (IP)</b>
Área foliar	0,61	0,72	0,67
Cutícula da face adaxial	0,52	0,79	0,66
Carotenoides	0,77	0,33	0,55
Clorofila <i>b</i>	0,52	0,54	0,53
Cutícula da face abaxial	0,46	0,55	0,51
Densidade estomática abaxial	0,46	0,48	0,47
Distância estomática abaxial	0,41	0,52	0,47
Largura do poro estomático abaxial	0,45	0,43	0,44
Espessura do parênquima paliçádico	0,42	0,41	0,42
Epiderme da face adaxial	0,22	0,52	0,37
Epiderme da face abaxial	0,35	0,39	0,37
Parênquima esponjoso	0,34	0,40	0,37
Comprimento do poro estomático abaxial	0,25	0,40	0,33
Clorofilas totais	0,30	0,36	0,33
Mesofilo	0,36	0,25	0,31
Comprimento do estômato abaxial	0,23	0,26	0,25
Largura do estômato abaxial	0,24	0,25	0,25
Clorofila <i>a</i>	0,21	0,25	0,23

**Fonte:** Autora (2019).

## 5 CONCLUSÃO

Os resultados demonstraram que a espessura das células epidérmicas se mostrou maior em *E. benthamii* na face adaxial e em *E. dunnii* na face abaxial, em ambas as espécies com 80% de sombreamento. A cutícula teve maior desenvolvimento na face adaxial em *E. benthamii*, entretanto em *E. dunnii*, esta não apresentou variações significativas.

Em relação aos parâmetros estomáticos a maioria destes, apresentaram diferenças significativas, quando as plantas foram submetidas ao nível de 0 ou 50% de sombreamento, como por exemplo em *E. dunnii*, apresentando as maiores densidades estomáticas na face abaxial e em *E. benthamii* na face adaxial, o comprimento do poro estomático também se mostrou maior assim como o comprimento dos estômatos na face adaxial. Entretanto a distância entre os estômatos foi menor com este nível de sombreamento. Isso demonstra que os parâmetros aumentaram com o aumento da luminosidade.

A razão parênquima paliçádico/ esponjoso em *E. dunnii* teve o investimento em paliçada constante em todos os tratamentos e em *E. benthamii*, esta razão diferiu com 50% de sombreamento. Com 80% a clorofila *a* teve seu maior teor em *E. benthamii* e menores teores de clorofila *b* em *E. dunnii*. Com 50% de sombreamento em *E. benthamii* houve o menor teor de clorofila total e em *E. dunnii* o maior teor.

A análise do índice de plasticidade fenotípica (IP) em folhas de *E. dunnii* indica que os carotenoides apresentaram o maior índice seguido pela área foliar, quanto aos parâmetros estomáticos a densidade estomática apresentou o maior IP, a clorofila *a* tem o menor IP. A espessura do parênquima paliçádico, apresentou IP maior que a espessura do parênquima esponjoso em ambas as espécies. Em *E. benthamii* os maiores IP, foram para a distância estomática adaxial e os menores valores foram para o comprimento dos estômatos na face adaxial.

A espessura do parênquima esponjoso e do mesofilo, área foliar, teores de carotenoides não se diferenciaram estatisticamente em ambas as espécies. Em *E. dunnii* teores de clorofila *a*, comprimento e largura dos estômatos e largura do poro estomático na face abaxial, espessura da cutícula em ambas as faces não apresentaram diferenças estatisticamente significativas. Em *E. benthamii* o comprimento e largura do poro estomático, o comprimento do estômato, distâncias estomáticas, na face abaxial, e a largura dos estômatos em ambas as faces, também não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos.

Com estes resultados é possível afirmar que as espécies do presente estudo, apresentam características distintas, e que dependendo do nível de luminosidade a que são submetidas apresentam modificações em seus caracteres morfofisiológicos para garantir a sua adaptação e sobrevivência ao ambiente onde estão inseridas.

Este estudo pode servir como base fundamental para o aprofundamento das questões anatômicas em *E. dunnii* e *E. benthamii*, já que estes estudos são escassos na literatura e podem fundamentar a aclimação de outras espécies da família Myrtaceae na mesorregião serrana de Santa Catarina, uma vez que ambas as espécies são de grande interesse econômico e tem um bom desenvolvimento nestas condições climáticas.

Dessa forma conclui-se que para tanto para *E. dunnii* quanto para *E. benthamii* a condição de sombreamento mais recomendada é a condição de 0% de sombreamento ou sol pleno, pois com a observação da variação da maioria dos parâmetros, estes apresentaram modificações quando submetidos a luminosidade plena ou moderada (50%), e alguns parâmetros se mostraram indiferentes quanto aos tratamentos, dessa forma pensando pelo lado econômico, não há necessidade de investir em estrutura para a montagem de um viveiro com telas de sombrite, se as espécies se desenvolvem bem a pleno sol.

A espécie mais plástica ou seja a que apresentou maiores IP, foi *E. benthamii*, considerando-se então que esta seja a espécie que melhor se desenvolve na mesorregião serrana de Santa Catarina, pois, apresenta uma maior adaptação ao ambiente que está inserido, ajustando suas características anatômicas, isso se comprova através do alto valor de índice de plasticidade que apresenta na maioria dos seus parâmetros.

## **6 RECOMENDAÇÕES FUTURAS**

Através dos resultados obtidos com este trabalho, recomenda-se que sejam realizados outros estudos para aprofundamento do tema, utilizando este trabalho como base para tal. Sugere-se que seja estudado assuntos como: dimorfismo foliar em *E. benthamii*, avaliar taxas de crescimento, diâmetro e altura de plantas de eucalipto, entre outros assuntos que sejam possíveis de exploração.

## REFERÊNCIAS

AASAMAA, K; A, SÖBER, A Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO<sub>2</sub> concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, p. 72-78, 2011.

AASAMAA, K. et al. Rate of stomatal opening, shoot hydraulic conductance and photosynthetic characteristics in relation to leaf abscisic acid concentration in six temperate deciduous trees. **Tree Physiology**, Victoria, v. 22, p.267-276, 2002.

ABAURRE, G. W. **Crescimento de espécies florestais pioneiras e não pioneiras sob diferentes espaçamentos em plantio de recomposição florestal**. 2009. 25 f. TCC (Graduação) - Curso de Engenharia Florestal, Instituto de Florestas -Departamento de Silvicultura, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2009.

ABRAMS, M. D.; KLOEPEL, B. D.; KUBISKE, M. E. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in to contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. **Tree Physiology**, [s.l]. v. 10, p.343-355, 1992.

AL AFAS, N.; MARRON, N.; CEULEMANS, R. 2006. Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (*Populus*) clones in a short rotation coppice culture. **Environmental and Experimental Botany**, 58: 279-286

ALBUQUERQUE, T. COSTA S. DE; EVANGELISTA, TENNYSON COSTA; NETO, ALBUQUERQUE NETO A. A. R de. Níveis de sombreamento no crescimento de mudas de castanheira do Brasil. **Revista Agro@ambiente On-line**, Boa Vista, v. 9, n. 4, p.440- 445, 2015.

ALENCAR, J. da. C.; ARAUJO, V. C. de. Comportamento de espécies florestais amazônicas quanto à luminosidade. *Acta Amazonica*. **Acta Amazônica**, Amazonas, v. 10, n. 3, p.435-444, 1980.

ALFENAS, A. C.; et al. **Clonagem e doenças do eucalipto.**

Viçosa:UFV, 2004. 442 p.

ALMEIDA, L. P. de et al. Crescimento inicial de plantas de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. submetidas a níveis de radiação solar. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, n. 1, p.83-88, 2004.

ALMEIDA, S. M. Z., et al. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. *Ciência Rural*, Santa Maria, v.35, n.1, jan.- fev, 2005.

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

ALVARES, C.A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v.22, n.6, 2013.

ALVES, A. C. A. **Efeito das diferentes intensidades luminosas na morfoanatomia foliar de duas espécies de plantas medicinais em consórcio com *Ilex paraguariensis*.** 2006. 61 p. Dissertação (Mestrado) - Curso de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.

ALZATE, S. B. A; TOMAZELLO FILHO, M.; PIEDADE, S. M. de S. Variação longitudinal da densidade básica da madeira de clones de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, *E. saligna* Sm. e *E. grandis x urophylla*. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 68, p.87-95, 2005.

AMATA INTELIGÊNCIA DA FLORESTA VIVA. São Paulo: **Mercado de Florestas Plantadas**, 55 p, 2009.

AMORIM, M. W.; MELLO JUNIOR, J. C. F. de. Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de restinga. **Rodriguésia**, v. 68, n. 2, p. 545-555, 2017



APPEZZATO DA GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. Anatomia Vegetal. 2003. Viçosa: UFV, 2003. 438p.

ARAGÃO, D. de S.; et al. Efeito do sombreamento na anatomia foliar de plantas jovens de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.).

**Revista Árvore**, Viçosa, v. 38, n. 4, p.631-639, 2014.

ARANDA, I.; et al. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica*. **Acta Oecologica**, v. 25, p.187-195, 2004.

ARAUJO, S. A. do C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da Fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009

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

ASSIS, A. L. de. **Avaliação de modelos polinomiais segmentados e não segmentados na estimativa de diâmetros e volumes comerciais de *Pinus taeda***. 2000. 198 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Engenharia Florestal, Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2000.

ASSIS, T. F. de; MAFIA, R. G. Hibridação e Clonagem. **Biotecnologia Florestal**. Viçosa: Aluizio Borém, 2007. p. 93-121.

ATROCH, E. M. A. C.; et al. Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link. submetidas a diferentes condições de sombreamento. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 25, n. 4, p.853-862, 2001.

BÄCHTOLD, B. A.; MELO JÚNIOR, J. C. F. de. Plasticidade morfológica de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) em duas formações de restinga no sul do Brasil. **Acta Biológica Catarinense**, Joinville, v. 2, n. 2, p.21-32, 2015.

BATISTA, C. do. R.; DUTRA.; L. F.; HANSEL, F. A.

**Estabelecimento de sementes de *Eucalyptus benthamii* e *Eucalyptus badjensis* em meio de cultura** MS. V EVENTO DE INICIAÇÃO CIENTIFICA DA EMBRAPA FLORESTAS. Colombo. Evento de Iniciação Científica. Colombo, 2006, p. 1-4.

BARTLETT, M. S. Properties of sufficiency and statistical tests.

**Proceedings of the Royal Society of London A**, v.160, p.268-282, 1937.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. 2. ed. Jaboticabal: Funep, 2003. 41 p.

BERGONCI, J.I.; et al. Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 8, p. 1531-1540, 2000

BERLYN, G. P.; CHO, J. Light, moisture, and nutrient use by plants. In: ASHTON, M; MONTAGNINI, F. **The Silvicultural basis for agroforestry systems**. Londres: CRC Press, 2000. Cap. 2. p. 9-39.

BERTOLA, A. Eucalipto - 100 Anos de Brasil. **Falem mal, mas continuem falando de mim!** ” 2004.

BIANCHI, M. A.; FLECK, N. G.; DILLENBURG, L. R. Partição da competição por recursos do solo e radiação solar entre cultivares de soja e genótipos concorrentes. **Planta Daninha**, Viçosa, v. 24, n. 4, p.1-11, 2006.

BISSING, D.R. 1974. Haupt's Gelatin Adhesive Mixed with Formalin for Affixing Paraffin Sections to Slides. **Stain Technology**, **49**: 116-7.

BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual Review of Plant Physiology, Palo Alto, v.28, p.355-377, 1977.

BOEGER, M. R. T. et al. Estrutura foliar de seis espécies do subosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. **Hoehnea**, Curitiba,

v. 33, n. 4, p.521-531, 2006.

BONAMIGO, T.; SCALON, S. de P. Q.; PEREIRA, Z. V. Substratos e níveis de luminosidade no crescimento inicial de mudas de *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum. (Rubiaceae). **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 26, n. 2, p.501-511, 2016.

BOSCHILI, S. M.; THOMAZ, S. M.; PIANA, P. A. Plasticidade morfológica de *Salvinia herzogii* (de La Sota) em resposta à densidade populacional. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, Maringá, v. 28, n. 1, p.35-39, 2006.

BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In *Advances in genetics*. (E.M. Caspary & J.M. Thoday, eds.). Academic Press, New York. p.115-155.

BRANT, R.S.; et al. Adaptações fisiológicas e anatômicas de *Melissa officinalis* L. (Lamiaceae) cultivadas sob malhas termorrefletoras em diferentes intensidades luminosas. **Revista Brasileira de Plantas Medicinai**s, Botucatu, v.13, n.4, p.467-474, 2011.

BRIME, P.S.; et al. Influência de diferentes substratos no desenvolvimento de mudas de *Eucalyptus benthamii*. In: I EVENTO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA EMBRAPA FLORESTAS. Colombo –03 a 05 de dezembro de 2002.

BRITES, D.; VALLADARES, F. Implications of opposite phyllotaxis for light interception efficiency of Mediterranean woody plants. *Trees*, vol. 19, p. 671-679, 2005.

BRISOLA, S.H.; DEMARCO, D. Análise anatômica do caule de *Eucalyptus grandis*, *E. urophylla* e *E. grandis* x *urophylla*: desenvolvimento da madeira e sua importância para a indústria. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 39, n. 91, p.317-330, 2011.

CAMARGO, M. A. B.; MARENCO, R. A. Growth, leaf and stomatal traits of crabwood (*Carapa guianensis* Aubl.) in central Amazonia. **Revista Árvore**, v.36, n.1, p.7-16, 2012.

CAO, K.F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal Of Botany**, [s.l.], v. 78, n. 10, p.1245-1253, 2000.

CAMPOSTRINI, E.; YAMANISHI, O. K; MARTINEZ, C. A. Leaf gas exchange characteristics of four papaya genotypes during different stages of development. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 23, n. 3, p.522-525, 2001.

CARVALHO, A. M. de; NAHUZ, M. A. R. Valorização da madeira do híbrido *Eucalyptus grandis* x *urophylla* através da produção conjunta de madeira serrada em pequenas dimensões, celulose e lenha. **Scientia Forestalis**, [s.l.], n. 59, p.1-16, 2001.

CARVALHO, N.O.S et al. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 30, n. 3, p.351-357, 2006. CASSOL, D; FALQUETO, A. R;

BACARIN, M. A. Fotossíntese em *Mentha piperita* e *Melissa officinalis* sob Sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, p.576-578, 2007.

CASTRO, E. M. de; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia Vegetal: Estrutura e função de órgãos vegetativos**. Lavras: UFLA, 2009. 234 p.

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

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

COSTA, G. F. da.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba

(*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, [s.l.], v. 37, n. 2, p.229-234, 2007.

CRAVEN, D.; GULAMHUSSEIN, S.; BERLYN, G. P. Physiological and anatomical responses of *Acacia koa* (Gray) seedlings to varying light and drought conditions. **Environmental And Experimental Botany**, [s.l.], v. 60, n. 2, p.205-213, 2010.

CUSTODIO, R. A. **Produtividade, morfologia e anatomia foliar de abacaxizeiro cultivado sob sombreamento natural de mandioca consorciada**. 2012. 45 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Agronomia, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, 2012.

DAVID, A. C.; SILVA, E. A. A. **Produção de sementes e mudas de espécies florestais**. Lavras: UFLA, 2008, 175 p.

DAVIDSON, A. M; JENNIONS, M. D; NICOTRA, A. B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptative? **Ecology Letters**, Austrália, v. 14, n. 4, p.419-431, 2011.

DELAGRANGE, S.; et al. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: Importance of plant size and light availability. **Tree Physiology**, Victoria, v. 24, n. 3, p.775-784, 2004.

DEMMIG-ADAMS, B. et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. **Physiolgya Plantarum**, Sweden, v. 2, p.253-264, 1996.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Photoinhibition of photosynthesis in *Minuartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica**, Amazonas, v. 44, n. 2, p.235- 240, 2006.

DIAS, D. P; MARENCO, R. A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p.305-311, 2007.

DICKISON, W. **Integrative Plant Anatomy**. San Diego: Academic Press, 2000. 533 p.

DÖLL-BOSCARDIN, P. M et al. Estudo Anatômico e Prospecção Fitoquímica de Folhas de *Eucalyptus benthamii* Maiden et Cambage. **Latin American Journal Of Pharmacy**, Buenos Aires, v. 1, n. 29, p.94-101, 2010.

DOUSSEAU, S.; et al. Influência de Diferentes Condições de Sombreamento sobre o Crescimento de *Tapirira guianensis* Alb. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, n. 2, p.477-479, 2007.

DURAND, L. Z.; GOLDSTEIN, G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. **Oecologia**, [s.l.], v. 126, n. 3, p.345-354, 2001. Springer Nature.

DUZ, S. R. Respostas de Crescimento de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica à variação na quantidade de luz. 2001. 76 p. Dissertação (Mestrado) - Curso de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2001.

DUZ, S R.; et al. Crescimento Inicial de Três Espécies Arbóreas da Floresta Atlântica em Resposta à Variação na Quantidade de Luz. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 3, p. 587-596, 2004.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Florestas (Curitiba, PR). **Zoneamento ecológico para plantios florestais no estado do Paraná**. Brasília, 1986, 89p. (EMBRAPA-CNPQ. Documentos, 17).

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

EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of

plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell And Environment**, [s.l], v. 24, p.755-767, 2001.

EVERT, R.F. **Esau's plant anatomy: meristems, cells and tissues of plant body: their structure, function and development**. 3. ed. New Jersey: Wiley-interscience, 2006. 601 p.

FAHN, A. Structural and Functional Properties of Trichomes of Xeromorphic Leaves. **Annals Of Botany**, [s.l] v. 57, n. 5, p.631-637, 1986.

FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, [s.l.], v. 158, n. 3, p.509-525, 2003.

FERMINO JUNIOR, P. C. P. **Densidade estomática e outras características morfométricas em quatro espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais da Floresta Atlântica**. 2002. 44 p. TCC (Graduação) - Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2002.

FERMINO JUNIOR, P. C. P. **Anatomia ecológica comparada de folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) na vegetação de restinga e na Floresta Ombrófila Densa**. 2004. 69 p. Dissertação (Mestrado) - Curso de Biologia Vegetal, Centro de Ciências Biológicas -Departamento de Botânica, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2004.

FERMINO JUNIOR, P. C. P.; et al. Espécies pioneiras e climácicas da floresta ombrófila densa: anatomia foliar comparada. **Insula**, Florianópolis, n.33, p. 21-37, 2004.

FERREIRA, D.F. **Programa Sisvar.exe: sistema de análise de variância**. Versão 3.04. Lavras: 2003.

FERREIRA, M. das G. R.; et al. Influência do substrato no crescimento de mudas de cupuaçu (*Theobroma grandiflorum Schum*). **Acta**

**Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 31, n. 4, p.677-681, 2009.

FERREIRA, W. N.; et al. Crescimento inicial de *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke (Mimosaceae) e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. cebil (Griseb.) Altshul (Mimosaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 26, n. 2, p.408- 414, 2012.

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

FLORES, T.B. et al. Eucalyptus no Brasil: Zoneamento climático e guia para identificação. IPEF, Piracicaba, São Paulo, 2016.

FLORIANI, M. M. P. **RELAÇÃO DA TOLERÂNCIA AO FRIO DE *Eucalyptus* spp. COM A CONCENTRAÇÃO FOLIAR DE CARBOIDRATOS SOLÚVEIS TOTAIS E PROLINA**. 2009. 56 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Biologia, Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, 2009.

FREITAS, G. A. de.; et al. Influência do sombreamento na qualidade de mudas de *Sclerobium paniculatum* Vogel para recuperação de área degradada. **Journal Of Biotechnology And Biodiversity**, [s.l.], v. 3, n. 3, p.5-12, 2012.

GALVÃO, A. P. M. (Org.). **Reflorestamento de propriedades rurais para fins produtivos e ambientais: Um guia para ações municipais e regionais**. Brasília: Colombo: Embrapa Florestas, 2000. 351 p.

GALVEZ, D.; PEARCY, R. W. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. **Oecologia**, [s.l.], v. 135, p.22-29, 2003.

GARDINER, C. Genetic research for conservation of Camden white Gum. **Australian Tree Resources News**, [s.l.], n. 7, 2002.



GOBBI, K. F.; et al. Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, [s.l.], v. 40, n. 7, p.1436-1444, 2011.

GOMES, J. M.; et al. Crescimento de mudas de *Eucalyptus grandis* em diferentes tamanhos de tubetes e fertilização N-P-K. **Árvore**, Viçosa, v. 27, n. 2, p.113-127, 2003.

GOMES, J. M.; et al. Parâmetros morfológicos na avaliação da qualidade de mudas de *Eucalyptus grandis*. **Revista Árvore**, v. 26, n. 6, p. 655-664, 2002.

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

GONÇALVES, J. F. de C.; et al. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka beans under two light environments. **Acta Amazonica**, [s.l.] v. 35, n.1, p.23-27, 2005.

GONÇALVES, J. F. de C.; GUIMARÃES, D.G.; BERNARDES, R.S. Análise dos transientes da fluorescência da clorofila a de plantas jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. **Acta Amazonica**, [s.l.], v. 40, n. 1, p.89-98, 2010.

GOMDIM, A.R.O.; et al. Plasticidade anatômica de folha de taro cultivado sob diferentes condições de sombreamento. **Bragantia**. São Paulo, v. 67, p. 1037-1045, 2008.

GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, v.20, n.5, p.549-558, 2006.

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany** v. 2014, p.1-17, 2014.

GRUBBS, F. E. Procedures for detecting outlying observations in

samples. **Technometrics**, v.11, n.1, p.1-21, 1969.

GUARIZ, H. R et al. Efeito do nível de sombreamento sob a formação de folhas em diferentes posicionamentos na copa de árvore adulta de *Ficus benjamina*. In: XI ENCONTRO LATINO AMERICANO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA E VII ENCONTRO LATINO AMERICANO DE PÓS-GRADUAÇÃO, 1., 2007, Paraíba. **Anais...** Paraíba: 2007. v. 1, p. 1 - 4.

HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand. **Plant, Cell And Environment**, [s.l.], v. 25, n. 8, p.1021-1030, 2002.

HERNANDES, J. L.; PEDRO JÚNIOR, M. J; BARDIN, L. Variação estacional da radiação solar em ambiente externo e no interior de floresta semidecídua. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 28, n. 2, p.167-172, 2004.

HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, v. 424, n. 6951, p. 901, 2003.

HIGA, R. C. V.; et al. Resistência e resiliência a geadas em *Eucalyptus dunnii* Maiden plantados em Campo Tenente, PR. Boletim de Pesquisa Florestal, n.40, p. 67-76, 2000.

HISCOX, J. D.; ISRAELSTAM, G. F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Can. J. Bot.**, v. 57, n. 12, p. 1332-1334, 1979.

IBÁ, Industria Brasileira de Árvores. **Relatório IBÁ 2017**. Brasília: Indústria Brasileira de Árvores, 2017. 80 p.

IBÁ, Industria Brasileira de Árvores. Sumário Executivo **IBÁ 2018- Ano-base 2017**. Brasília: Indústria Brasileira de Árvores, 2018. 6 p.

IPEF. Governo do Estado de São Paulo. Secretaria do Meio

Ambiente. Projeto Microbacias. **Florestas nativas com finalidade econômica**: Modelos de florestas nativas ou mistas; Indicadores de avaliação de funções ecológicas em florestas plantadas, São Paulo, 2012, v.1, n.1, 100 p. (Produto Técnico).

JAMES, S. A.; SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C. Ontogenetic differences in mesophyll structure and chlorophyll distribution in *Eucalyptus globulus* Ssp. Globulus (Myrtaceae)1. **American Journal Of Botany**, (S.L), v. 2, n. 86, p.198-207, 1999.

JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw Hill Book Company, Inc. 523p.

JOHNSON, D. M.; et al. Leaf architecture and direction of incident light influence mesophyll fluorescence profiles. **American Journal of Botany**, v.92, n.9, p.1425-1431, 2005.

JOVANOVIC, T.; BOOTH, T. H. **Improved species climatic profiles. [s.l]: Rural Industries Research And Development Corporation**, 2002. 74 p.

KELLY, J.; et al. Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. **Forest Ecology And Management**, [s.l.], v. 257, n. 1, p.287-293, 2009.

KIM, G.; et al. Photomorphogenesis of leaves: shade-avoidance and differentiation of sun and shade leaves. **Photochemistry, Photobiology and Science**, [s.l.], v.4, n.9, p.770-774, 2005.

KITAJIMA, K.; HOGAN, K.P. Increases of chlorophyll *a/b* ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.26, n.6, p.857-865, 2003.

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

KLUGE, R. A. Fotossíntese. Universidade de São Paulo, Escola Superior “Luiz De Queiroz” Departamento de Ciências Biológicas. ESALQ/USP Piracicaba, 2008.

KLUGE, R. A.; TEZOTTO-ULIANA, J.V.; SILVA, P. P. M. da. Physiological and Environmental Aspects of Photosynthesis. **Revista Virtual de Química**, [s.l.], v. 7, n. 1, p.56-73, 2015. Sociedade Brasileira de Química (SBQ).

KRAUSE, G. H.; et al. Physiological and Environmental Aspects of Photosynthesis. **Functional Plant Biology**, [s.l.], v. 31, p.743-756, 2001.

KROLING, C. L.; et al. Desenvolvimento inicial de *Lafoensia glyptocarpa* Koene submetidas a diferentes condições de sombreamento. **Natureza on line**, Santa Tereza, v. 3, n. 2, p. 41-47, 2005.

LAKE, J.A.; Signals from mature to new leaves. *Nature*, vol. 411, p. 154, 2001.

LAMBERS, H.; CHAPIN, S. T.; PONS, T. J. Plant Physiological Ecology. New York: Springer-Verlag, 2008. 540p.

LANG, D. Z.; BOTREL, M. C. G. Desenvolvimento de mudas de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden em diferentes substratos. **Cultivando o Saber**, v. 1, n. 1, p. 107-117, 2008.

LARCHER, L. Arquitetura foliar comparativa de *Odontonema strictum* (Nees) O. Kuntze (Acanthaceae) em diferentes condições de luminosidade. 15p. Trabalho de Graduação (Bacharelado em Biologia). Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.

LARCHER, L., BOEGER, M.R. Arquitetura foliar de *Odontonema strictum* (Nees) O. Kuntze (Acanthaceae) em duas condições de luminosidade. *Hoehnea*, vol. 36, n. 2, p. 321 – 327, 2009.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima 2000. 531 p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima, 2004. 531 p.

LARCHER, W. **Physiological Plant Ecology**. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 514 p.

LEE, W. D. Irradiance and spectral quality affect asian tropical rain forest tree seedling development. **Ecology**, v.77, n.2, p.568-580, 1996.

LEE, D.W.; et al. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. **Oecologia** v. 110 p.1-9, 1997.

LIMA, N. R. W.; et al. Plasticidade Fenotípica. **Revista de Ciência Elementar**, Porto, v. 5, n. 2, p.1-8, 2017.

LIMA JUNIOR, E. C.; et al. Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 30, n. 1, p. 33-41, 2006.

LIMA JUNIOR, E.C.; et al. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Ciência Rural**, v. 35, n. 5, p. 1092-1097, 2005.

LIMA, P. S; MARENCO, R. A. XIX Jornada de Iniciação Científica PIBIC INPA -CNPq/FAPEAM. Manaus, 2010. Densidade estomática e comprimento das células-guarda ao longo da folha em *Myrciaria dubia* e *Eugenia stipitata* em resposta à alta irradiância. In: XIX JORNADA DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA PIBIC INPA -CNPQ/FAPEAM, 1., 2010, Manaus. **Anais...** Manaus, 2010. p. 1 - 2.

LONGUE JÚNIOR, D; COLODETTE, J. L. Importância e versatilidade da madeira de eucalipto para a indústria de base florestal. Universidade Federal de Viçosa, Laboratório de Celulose e Papel, Viçosa, MG, Brasil. Pesquisa Florestal Brasileira. **Brazilian Journal of Forestry Research**, 2013.

LORENZI, H. et al. **Árvores Exóticas no Brasil: madeireiras, ornamentais e aromáticas**. 4. ed. São Paulo: Instituto Plantarum, 2003. 368 p.

LOVATTI, L. P et al. Aspectos anatômicos de folhas de sol e de sombra de jamelão. In: XI ENCONTRO LATINO AMERICANO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA E VII ENCONTRO LATINO AMERICANO DE PÓS-GRADUAÇÃO – UNIVERSIDADE DO VALE DO PARAÍBA, 1., 2007, Paraíba. **Anais...** Paraíba: 2007. p. 1 - 3.

MABBERLEY, D. J. **Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classifications, and uses.** 3. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 1040 p.

MALINOWSKI, L.R.L., NAKASSHIMA, T., ALQUINI, Y., 2009. Caracterização morfo-anatômica de folhas jovens de *Eucalyptus globulus* Labill ssp. bicostata (Maidenet al.) J.B. Kirkpat (Myrtaceae). *Lat. Am. J. Pharm.* n. 28, p. 756–761

MALYSZ, M.; et al. Disinfestation and micropropagation of *Eucalyptus dunnii* Maiden. **Perspectiva**, Erechim, v. 35, n. 131, p. 69-77, 2011.

MALONE, S. R.; et al. Stomatal density and aperture length in four plant species grown across a subambient CO<sub>2</sub> gradient. **American Journal of Botany**, v.80, p.1413-1418, 1993.

MARQUES, A. R.; GARCIA, Q. S.; FERNANDES, G.W. Effects of Sun and Shade on Leaf Structure and Sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim de Botânica**, São Paulo, v. 18, p.1-7, 27 jun. 1999. Universidade de São Paulo, Sistema Integrado de Bibliotecas

MARTINAZZO, E. G et al. Efeito do Sombreamento sobre o Crescimento Inicial e Teor de Clorofila Foliar de *Eugenia uniflora* Linn (Pitanga) – Família Myrtaceae. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre-rs, v. 5, n. 2, p.162-164, 2007.

MARTINI, A. J.; **O plantador de eucaliptos: a questão da preservação florestal no Brasil e o resgate documental do legado de Edmundo Navarro de Andrade.** 2004. 320 p. Dissertação (Mestrado) - Curso de História Social, Faculdade de Filosofia, História e Ciências Humanas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

MARTINS, S. V.; Recuperação de matas ciliares. Viçosa, 2007.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**: The benjamin/cummings publishing company, Inc., 1988.

MC COMB, J.A.; BENNETT, I.J. Eucalyptus, (*Eucalyptus* spp.). In: BAJAJ, Y.P.S. Biotechnology in Agriculture and Forestry. **Tress 1**, Berlin: Springer- Verlag, 1986, v.1, p.340-362.

MECPREC. **Condicionadores de solo- Mec Plant**. 2017. Disponível em: <<http://mecplant.com.br/condicionador-solo.htm>>. Acesso em: 30 jul. 2017.

MEDEIROS, J. de D. Anatomia foliar de *Eugenia umbellifera* Berg. (Myrtaceae). **Biotemas**, Florianópolis, v. 1, n. 13, p.1-14, 2000.

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

MENDES, K. R.; MARENCO, R. A. Leaf traits and gas exchange in saplings of native tree species in the Central Amazon. **Sci. Agric.**, Piracicaba, v. 67, n. 6, p. 624-632, 2010.

METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of Dicotyledons**. 1 ed. v. 2, Oxford: Clarendon Press, 1950. 806 p.

MIGACZ, I.P et al. Comparative leaf morpho-anatomy of six species of Eucalyptus cultivated in Brazil. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, Curitiba, v. 28, n. 3, p.273-281, 2018.

MORAIS, H.; et al. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 10, p. 1131-1137, 2003.

MORAIS, H.;et al.. Modifications on Leaf Anatomy of

*Coffea arabica* caused by Shade of Pigeonpea (*Cajanus cajan*). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.47, n. 6, p. 863-871, 2004.

NASCIMENTO, E.A.; et al. Alterações morfológicas em folhas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) consorciado com seringueira (*Heveabraziliensis* Muell. Arg.). **Ciência Rural**, Santa Maria, v.36, n.3, p.852- 857, 2006.

NAKAZONO, E.M.; et al. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 2, p.1-7, 2001.

NIINEMETS, Ü., VALLADARES, F., CEULEMANS, R. Leaf-level phenotypic variability in plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* cooccurring at two contrasting European sites. **Plant, Cell and Environment**, [s.l.] vol. 26, p. 941-956, 2003.

NOGUEIRA, G. de S. **Estrutura foliar e trocas gasosas de *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton sob diferentes intensidades luminosas**. 2014. 40p. TCC (Graduação) - Curso de Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2014.

NULTSCH, W. **Botânica Geral**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2001. 560 p.

O' BRIEN, T.P.; FEDER, N.; McCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, v.59, n.2, p.368- 373, 1965.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, Cell and Environment**, [s.l.], v.26, n.4, p.505-512, 2003.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. **Plant Cell Environment**, [s.l.], v.28, p.916–927, 2005.



OHMART, C. P.; EDWARDS, P.B. Insect Herbivory on Eucalyptus. *Annual Review of Entomology*, v. 36, p. 637-657, 1991.

ONOFRE, F. F.; ENGEL, V. L.; CASSOLA, H. Regeneração de espécies da Mata Atlântica em sub-bosque de *Eucalyptus saligna* Smith. em uma antiga unidade de produção florestal no Parque das Neblinas, Bertiooga, SP. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 85, p.39-52, 2010.

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

PACHECO, M. V.; et al. Efeito de temperatura e substrato na germinação de sementes de *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. (Anacardiaceae). **Revista Árvore**, [s.l], v.30, n.3, p.359-367, 2006.

PAIVA, E. A. S.; et al. The influence of light intensity on anatomical structure and pigmente contentes os *Tradescantia pallid* (Rose) Hunt. cv. Purpurea Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Achives of Biology and Technology**, [s.l], v.46, p.617-624, 2003.

PALUDZYSZYN FILHO, E.; SANTOS, P. E. T.; FERREIRA, C. A. Eucaliptos indicados para plantio no Estado do Paraná. **Colombo: Embrapa Florestas**, 2006. 45p.

PAULILO, M. T. S. Ecofisiologia de plântulas e plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae): Comportamento em relação à variação de radiação solar. **Sellowia**, [s.l], n. 49-52, p.93-105, 2000.

PEAT, H. J.; FITTER, A. H. A comparative study of the distribution and density of stomata in the British flora. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 52, p. 377-393, 1994.

PEREIRA, D. C.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two

neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. **Acta bot. bras.**, v. 23, n. 1, p. 267-273, 2009.

PEARCE, D. W.; et al. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. **Tree Physiology**, [s.l.], v.26, p. 211-218, 2006.

POORTER, H.; NAGEL, O. 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.** v. 27, p. 595-607, 2000.

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

QUEIROZ, S. E. E.; et al. Efeito do sombreamento na germinação e desenvolvimento de mudas de canzeiro (*Platypodium elegans* Vog). **Enciclopédia Biosfera**, Centro Científico Conhecer, Goiânia, v.11 n.22; p. 2015.

RAVEN, P. H.; EVERT, R.F.; EICCHORN S. E. 2000. **Biologia Vegetal**. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara-Koogan S.A., 2000. 906 p.

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

RIBEIRO, L.; BIREAHLS, A.; FERMINO JUNIOR, P.C.P. Caracterização estomática em folhas de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. na mesorregião serrana de Santa Catarina. In: SEMANA DE APERFEIÇOAMENTO EM ENGENHARIA FLORESTAL, 1., 2018, Curitiba. **Caracterização estomática em folhas de *Ilex paraguariensis* St.-Hil. na mesorregião serrana de Santa Catarina**. Curitiba: UFPR, 2018. v. 1, p. 1 - 5.

RIBEIRO, R. V.; et al. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, v.28, n.1 p. 149-161, 2005.

RIBEIRO, L. Anatomia ecológica de folhas de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. na mesorregião serrana de Santa Catarina. 2019. 124 p. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ecossistemas Agrícolas e Naturais, Universidade Federal de Santa Catarina, Curitiba, 2019.

RICHARDS, C. L.; et al. Jack of all trades, masters of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. **Ecology Letters**, [s.l], v. 9, p. 981-993, 2006.

RÔÇAS, G.; SCARANO, F. R.; BARROS, C. F. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [s.l], v.136, p. 231-238, 2001.

RODRIGUEZ CALCERRADA, J.; et al. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. **Tree Physiology**, [s.l], v.28, n.5, p.761-771, 2008.

ROSSA, U. B. **Produtividade e compostos foliares de erva-mate sob efeitos de luminosidade e fertilização**. 2013. 208 p. Curitiba, 2013. Tese (Doutorado). Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2013

ROSSATO, D.R et al. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, Brasília, v. 3, n. 24, p.640-647, 2010.

ROSSATO, D.R.; HOFFMAN, W.A.; FRANCO, A.R.; Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil central. **Acta Bot. Bras**, v.23, n.2, p.499-508, 2009.

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

SABBI, L. B. C.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R. Influência da

luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, [s.l], v. 65, n. 2, p. 171-181, 2010.

SANTOS, A. F dos et al. **Transferência de Tecnologia Florestal**: Cultivo de eucalipto em propriedades rurais: diversificação da produção e renda. Colombo-PR: Embrapa Florestas, 2014. 140 p.

SANTOS, C. B. et al. Efeito do volume de tubetes e tipos de substratos na qualidade de mudas de *Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don. **Ciência Florestal**, [s.l], v. 10, n. 2, p. 1-15, 2000.

SANTOS, L.D.T. Foliar anatomy and histochemistry in seven species of Eucalyptus. *Revista Árvore* v. 32, p.769-779, 2008.

SANTOS, U. F.; et al.; Níveis de sombreamento na produção de mudas de pau-de-balsa (*Ochroma pyramidale*). **Bioscience Journal**, [s.l], v. 30, n. 30, p. 129-136, 2014.

SAULLE, C.C et al. Anatomy and volatile oil chemistry of *Eucalyptus saligna* cultivated in South Brazil. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, v. 28 n. 2, p. 132-134, 2018.

SBRAVATTI JUNIOR, J.A.; et al. Redução da severidade do mofo cinzento em mudas de *Eucalyptus benthamii* tratadas com *Trichoderma atroviride*. **Summa Phytopathol.**, Botucatu, v. 42, n. 4, p. 363-365, 2016.

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

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

- SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; LIMA, A. A, 2012. [s.l]. Anais... [s.l]: Germination of *Croton urucurana* L. seeds exposed to different storage temperatures and pre-germinative treatments. ANAIS DA ACADEMIA BRASILEIRA DE CIÊNCIAS, [s.l], v.84, n.1, p.191- 200, 2012.
- SCHEINER, S.M. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.24, p. 35-68, 1993.
- SCHLICHTING, C. D. The evolution phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 17, p. 667-693, 1986.
- SCHLUETER, et al. Photosynthetic performance of an Arabidopsis mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. Journal of Experimental Botany, **Oxford**, v. 54. n. 383, p. 867- 874, 2003.
- SCHOCK, A.A.; et al. Crescimento e fotossíntese de plantas de pinhão- manso cultivadas em diferentes condições de luminosidade. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 18, n. 1, p. 3-9, 2014.
- SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, v.52, n.3-4, p.591-611, 1965.
- SEARLE, S.Y.; et al. Leaf respiration and alternative oxidase in field- grown alpine grasses respond to natural changes in temperature and light. **New Phytologist**, v. 189, p. 1027-1039, 2011.
- SILVA, R. R.; et al. Desenvolvimento inicial de plântulas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum. sob influência de sombreamento. **Acta Amazonica**, Amazônia, v. 37, n. 3, p. 365-370, 2007.
- SILVA E SILVA, B. M.; et al. Efeito da luz no crescimento de mudas de *Hymenaea parvifolia* Huber. **Revista Árvore**, [s.l], v. 31, n. 6, p. 1019- 1026, 2007.

SILVA, H. D. da.; et al. Alocação de biomassa e ajuste de equações para estimativa de biomassa em compartimentos aéreos de *Eucalyptus benthamii*. **Bol. Pesq. Fl.**, Colombo, n.49, p. 83-95, 2004.

SMITH, W. K.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K. A. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 85, n. 1, p. 56-63, 1998.

SOARES, M. G. Plasticidade fenotípica de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex DC.) Matos (Bignoniaceae) em resposta a radiação solar. 2012. 91 p. Dissertação (Mestrado) – Curso de Biologia Vegetal, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2012.

SOUZA, C.R.; Desempenho de espécies florestais para uso múltiplo na Amazônia. **Scientia Forestalis** (IPEF), v.36, p. 7-14, 2008.

SOUZA, G. M.; et al. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. **Acta Botânica Brasileira**, n. 23, v.2, p.474-485, 2009.

STEARNS, A.D. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* v. 39, n. 7, p. 436-445.

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

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, [s.l.], v. 5, n. 12, p. 537-542, 2000.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719 p.

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

2009. 819 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 954 p.

TAKENAKA, A.; TAKAHASHI, K.; KOHYAMA, T. Optimal leaf display and biomass partitioning for eficiente light capture in an understory palm, *Licuala arbuscula*. **Functional Ecology**, v. 15, p. 660-668, 2001.

TANTAWY, M.E., 2004. Morpho-anatomical study on certain taxa of Myrtaceae. *Asian J. of Plant Science*, v. 3, n. 3, p. 284-285, 2017.

TATAGIBA, S. D.; 2006. Crescimento inicial, trocas gasosas e status hídrico de clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação, 2006. 128p. Dissertação (Mestrado) - Curso de Produção Vegetal, Universidade Federal do Espírito Santo, Alegre, 2006.

TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S.; HANBA, Y. Why are sun leaves thicker than shade leaves? – Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, v.114, p.93-105, 2001.

TERASHIMA, I.; HIKOSAKA, K. Comparative ecophysiology of leaf and canop photosynthesis. **Plant Cell Enviromen**, n. 18, p.1111-1128, 1995.

TUKEY, J. W. Comparing individual means in the analysis of variance. **Biometrics**, v.5, n.1, p.99-114, 1949.

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*: v. 114, p. 1-10.

VALLADARES, F.; et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. **Ecology**, [s.l.], v. 81, n. 7, p. 1925–1936, 2000.

VALLADARES, F.; et al. Shade tolerance photoinhibition sensivity and

phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. **Tree Physiology**, [s.l.], v. 25, p.1041-1052, 2005.

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

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

VALVERDE, A. E. L.; et al. Cadeia produtiva de celulose. In: REZENDE, J. B. Cadeias produtivas do complexo agroindustrial de florestas plantadas em Minas Gerais: estrutura e dinâmica. Viçosa: EPAMIG, 2012. p. 71-92.

VAN ZANTEN, M.; et al. On the relevance and control of leaf angle. **Critical reviews in Plant Sciences**, v. 29, n. 5, p. 300-316, 2010.

VENDRAMINI, F.; et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. **New Phytologist**, [s.l.], v. 154, p. 147- 157, 2002.

VENDRUSCOLO, D. G. S., et al. Estimativa da altura de eucalipto por meio de regressão não linear e redes neurais artificiais. **Revista Brasileira de Biometria**, [s.l.], v. 33, n. 4, p. 556-569, 2015.

VIA, S. Adaptive phenotypic plasticity: target or byproduct of selection in a variable environment. **The American Naturalist** v. 142, p. 352-365, 1993.

VIA, S.; et al. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends in Ecology and Evolution** v. 19, n. 5, p. 212-217, 1995.

VIEIRA, T. de O. **Plasticidade fenotípica e aclimação de *Siparuna guianensis* em resposta a gradiente de luz**. 2013. 89 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ecologia e Recursos Naturais, Centro de



Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campo dos Goytacazes, 2013.

VITAL, M. H. F. Impacto ambiental das florestas de eucalipto. **Revista do BNDES**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 28, p. 235-276, 2007.

VOGELMANN, T. C.; NISHIO, J. N.; SMITH, W. K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in plant Science**, Oxford, v. 1, n. 2, p. 65-70, 1996.

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

VOGELMAN, T. C. Plant tissue optics. **Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, [s.l.], v. 44, p. 231-251, 1993.

VOLTAN, R.B.Q.; et al. Variação na Anatomia Foliar de Cafeeiros Submetidos a Diferentes Intensidades Luminosas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**. 1992.

XAVIER, T. M. T. **Efeito da restrição hídrica sobre o crescimento de clones de eucalipto**. 2010. 80 f. Dissertação (Mestrado) 2010. Curso de Produção Vegetal, Universidade Federal do Espírito Santo, Alegre, 2010.

WALTERS, M. B.; KRUGER, E. L.; REICH, P. B. 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**, v. 94, p. 7-16, 1993.

WELLBURN, A. R. 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**, v.144, p.307-313, 1994.

WERNER, C.; et al. Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. **Acta Oecologica**, [s.l.], v.22, p.129-138, 2001.

WISE, R. R.; et al. 2004. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown *Pima cotton* plants at high temperature. **Plant, Cell and Environment**, [s.l.], v. 27, p. 717-724.

YAMASHITA, N.; et al. Acclimation to sudden increase in light favoring in invasive over native trees in subtropical islands, Japan. **Oecologia**, [s.l.], v. 125, p. 412-419, 2000.

YANO, S.; TERASHIMA, I. Developmental process of sun and shade leaves in *Chenopodium album* L. **Plant Cell and Environment**, Kyoto, v. 27, p. 781-793, 2004.

ZHANG S.; MA, K.; CHEN, L. 2003. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. **Environmental and Experimental Botany**, [s.l.], v.49, p.121-133.