



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA**

**Instituto de Biologia**

**Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal**

**Fluorescência da clorofila e crescimento inicial de duas espécies de lianas, *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) L.G. Lohmann e *Fridericia florida* (D.C) L.G. Lohmann, sob diferentes níveis de luminosidade**

Sandro Mayrink Paula

Maria Cristina Sanches  
Orientadora

**UBERLÂNDIA – MG  
2014**



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA**

**Instituto de Biologia**

Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal

**Fluorescência da clorofila e crescimento inicial de duas espécies de lianas, *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) L.G. Lohmann e *Fridericia florida* (D.C) L.G. Lohmann, sob diferentes níveis de luminosidade**

Sandro Mayrink Paula

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Cristina Sanches  
Orientadora

Dissertação apresentada à  
Universidade Federal de Uberlândia  
como parte dos requisitos para a  
obtenção do título de Mestre em  
Biologia Vegetal.

**UBERLÂNDIA – MG  
2014**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

---

- P324f  
2014 Paula, Sandro Mayrink, 1987-  
Fluorescência da clorofila e crescimento inicial de duas espécies de lianas, *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) L.G. Lohmann e *Fridericia florida* (D.C) L.G. Lohmann, sob diferentes níveis de luminosidade / Sandro Mayrink Paula. - 2014.  
23 f. : il.
- Orientadora: Maria Cristina Sanches.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.  
Inclui bibliografia.
1. Biologia vegetal - Teses. 2. Plantas - Efeito da luz - Teses. 3. Botânica - Teses. I. Sanches, Maria Cristina. II. Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. III. Título.

---

CDU: 581

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA****Instituto de Biologia**

Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal

**Fluorescência da clorofila e crescimento inicial de duas espécies de lianas, *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) L.G.Lohmann e *Fridericia florida* (D.C) L.G.Lohmann, sob diferentes níveis de luminosidade**

Sandro Mayrink Paula

**COMISSÃO EXAMINADORA**

Presidente (Orientador):

Prof.<sup>a</sup>. Dr.<sup>a</sup>. Maria Cristina Sanches (UFU)

Examinadores:

Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke (UESC)

Prof. Dr. André Rosalvo Terra Nascimento (UFU)

Dissertação aprovada em: 11 / 03 / 2014

**UBERLÂNDIA – MG  
2014**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha família pelo apoio e paciência.

Agradeço a minha orientadora Maria Cristina Sanches pelo acompanhamento imprescindível ao longo de todas as etapas deste trabalho, desde o projeto, passando pela coleta de dados em campo, até a parte escrita.

Agradeço a CAPES pela bolsa fornecida durante todo o mestrado e também a FAPEMIG, principalmente pelo fornecimento dos equipamentos utilizados.

Agradeço a empresa Uni-Algar que cedeu parte de seu espaço para a realização de nossos experimentos.

Agradeço ao Prof. Dr. Glein Monteiro de Araújo por ter corrigido o meu projeto.

Agradeço ao técnico zelador da casa de vegetação do INBIO, Lázaro Maria Peres, que me ajudou a cuidar das mudas no início do experimento e me forneceu as ferramentas necessárias.

Agradeço aos professores doutores André Rosalvo Terra Nascimento (Instituto de Biologia da UFU) e Marcelo Schramm Mielke (UESC) por terem aceitado fazer parte da banca examinadora, bem como a Dr<sup>a</sup> e docente do curso de pós-doutorado do Programa de pós-graduação em Ecologia Vegetal da UFU, Ana Paula de Oliveira, por se dispor a ser suplente da mesma banca.

Agradeço aos amigos que me ajudaram pontualmente com o trabalho, Júlio Henrique Magalhães e João Custódio Fernandes.

Agradeço a meu colega Lucas Ferreira Santos que também me auxiliou no transporte das mudas para o campo.

Agradeço aos motoristas da UFU, que por diversas vezes nos conduziram ao campo, ajudando também no transporte do material.

Agradeço a Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Denise Garcia do Instituto de Agronomia da UFU pelas aulas de estatística, cujo aprendizado foi importante na análise dos dados. Agradeço também a Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup> Denise por ter disponibilizado recursos do laboratório de sementes no qual eu mantive as minhas armazenadas, bem como pelo empréstimo de material para o transporte das mudas.

Agradeço ao Prof. Dr. Rogério de Melo Costa Pinto, do Instituto de matemática da UFU, com quem também tive aulas de estatística e que me atendeu para esclarecimento de dúvidas em relação à estatística da minha dissertação.

Agradeço à secretária do Programa de Pós-graduação de Biologia Vegetal da UFU, Nívea Mara Silva Rodrigues, sempre solícita e diligente em relação aos trâmites administrativos, e também por ter me auxiliado na resolução de certos problemas.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal pela oportunidade de realização do meu mestrado e da execução desta pesquisa em especial, bem como pelas disciplinas ofertadas ao longo desses dois anos.

Por fim agradeço a Universidade Federal de Uberlândia como um todo, onde estudo há seis anos e meio, tendo feito, além do meu mestrado, toda a minha graduação, considerando que em grande parte foram os recursos da UFU que me possibilitaram realizar e fechar todo este ciclo.

## SUMÁRIO

Resumo.....	2
Abstract.....	3
1. Introdução.....	5
2. Material e Métodos.....	8
2.1. Obtenção das plântulas.....	8
2.2. Condições experimentais.....	9
2.3. Medidas da fluorescência da clorofila.....	10
2.4. Medidas de crescimento.....	11
2.4.1. Altura, número de folhas, diâmetro do caule e área foliar.....	11
2.4.2. Matéria seca e distribuição de fotoassimilados.....	11
2.4.3. Taxa de crescimento relativo, razão da área foliar e área foliar específica.....	12
2.5. Análise dos dados.....	12
3. Resultados.....	13
3.1.1. Radiação fotossinteticamente ativa.....	13
3.1.2. Rendimento quântico potencial.....	14
3.1.3. Taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II.....	16
3.1.4. Medidas de crescimento.....	19
3.1.4.1. Número de folhas, altura e diâmetro do caule.....	20
3.1.4.2. Matéria seca e distribuição de fotoassimilados.....	20
3.2. Aclimatação.....	23
3.2.1. Radiação fotossinteticamente ativa.....	23
3.2.2. Rendimento quântico potencial.....	23
3.2.3. Taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II.....	25
3.2.4. Medidas de crescimento.....	27
3.2.4.1. Número de folhas, altura e diâmetro do caule.....	27
4. Discussão.....	29
5. Conclusão.....	36
6. Referências bibliográficas.....	37
7. Anexo.....	45

**SIGLAS**

$F$ : Fluorescência nas condições de *Steady state* (estado estável)

$F_m'$ : Fluorescência máxima da amostra adaptada à luz

$F_m$ : Fluorescência máxima

$F_v$ : Fluorescência variável

$F_0$ : Fluorescência inicial

$\Delta F$ : Variação da fluorescência

UFU: Universidade Federal de Uberlândia

TCR: Taxa de crescimento relativo

RFA: Radiação fotossinteticamente ativa

FSII: Fotossistema II

ETR: Electrons transport rate (Taxa de transporte de elétrons)

R/PA: Razão da massa seca da raiz pela massa seca da parte aérea

RMC: Razão da massa seca do caule (massa seca do caule / massa seca total da planta)

RMF: Razão da massa seca foliar (massa seca da folha / massa seca total da planta)

RMR: Razão da massa seca da raiz (massa seca da raiz / massa seca total da planta)

RAF: Razão da área foliar (área foliar total / massa seca total da planta)

AFE: Área foliar específica (área foliar / massa seca foliar)



## RESUMO

Dentre os fatores que influem no desenvolvimento da vegetação, a luz é um dos mais importantes. Quando escassa tende a reduzir as taxas fotossintéticas, e em demasia pode causar fotoinibição. Nas florestas estacionais semidecíduais a disponibilidade de luz apresenta grande variação, tanto espacial quanto temporal. Nesse ambiente encontram-se espécies vegetais incluídas nos mais diversos níveis do gradiente de sucessão ecológica, conforme sua afinidade pela luz e sua capacidade de aclimação. As lianas são comumente encontradas na borda e clareiras dessas florestas, o que sugere que as mesmas sejam heliófitas. Contudo, ainda são escassos os dados acerca da fisiologia e da capacidade de aclimação das lianas nas florestas estacionais semidecíduais em resposta às diferentes condições de luz. Nesse contexto, o objetivo do presente estudo foi avaliar o crescimento inicial e a aclimação de duas espécies de lianas das florestas estacionais semidecíduais do Triângulo Mineiro (*Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum*) a diferentes condições luminosas. Para tanto, vários indivíduos juvenis de cada espécie foram organizados de modo a formar três tratamentos (sol pleno, sombra e borda) no domínio de uma floresta estacional semidecidual da região. As plantas foram monitoradas durante nove meses em campo, ao longo dos quais tiveram diversas medidas morfológicas e fisiológicas realizadas periodicamente, tais como contagem do número de folhas, altura, diâmetro do caule, e a massa seca das folhas, caules e raízes. O rendimento quântico potencial ( $F_v/F_m$ ) e taxa de transporte de elétrons (ETR) foram medidos utilizando-se medidor de fluorescência de clorofila modulado. Paralelamente, foram tomadas medidas acerca da radiação fotossinteticamente ativa (400-700 nm) nos três tratamentos. Ao final do experimento todas as plantas foram utilizadas para obtenção dos dados relativos à área foliar específica, razão da área foliar, razão da massa foliar, razão da massa do caule e razão da raiz pela parte aérea. A taxa de crescimento relativo também foi calculada (TCR). Por volta do 180º dia em campo criou-se um novo tratamento para as duas espécies, no intuito de se investigar a aclimação. Assim, metade dos indivíduos crescendo sob a sombra foi transferida para o ambiente de sol pleno, onde permaneceu até o final do experimento. Os resultados mostraram que em geral ambas as espécies foram capazes de sobreviver e se adaptar às três condições luminosas, embora tenham apresentado baixas taxas de crescimento relativo. Quanto à aclimação, constatou-se que as duas espécies possuem alta plasticidade morfofisiológica, porém, por meio de estratégias distintas. Enquanto *C. sceptrum* substitui todas as suas folhas quando transferida da

sombra para sol pleno, *F. florida* mantém as suas folhas. A segunda espécie se mostrou ainda ligeiramente mais tolerante à fotoinibição, uma vez que ao ser transferida da sombra para o sol pleno apresentou queda dos valores de rendimento quântico potencial menor em relação a *C. sceptrum*. Esse quadro é compatível com o regime heterogêneo de luz característico das florestas estacionais semidecíduais.

**Palavras-chave:** aclimação, distribuição de biomassa, fotoinibição, florestas estacionais semidecíduais, taxa de crescimento relativo, tolerância ao sombreamento, trepadeiras.

## ABSTRACT

Among the factors which influence the development of the vegetation, light is one of the most important. When the light is scarce, the photosynthetic rates tend to decrease, and in excess, light may cause photoinhibition. In the semideciduous forests the light availability varies widely, changing continuously in time and space. This environment harbors plant species in the various levels of the ecological successional gradient, according their demand for light and acclimation capacity. The lianas are commonly found in the edges and gaps of these forests, which suggests they are heliophyte. However, little is known about the morphological and physiological responses of the lianas to changes in light intensity. In this context, the objective of this study was to assess the initial growth and the acclimation of two lianas species present in semideciduous forests of the Triângulo Mineiro, MG, Brazil, *Fridericia florida* and *Cuspidaria sceptrum*, at different levels of light. For this, several juvenile individuals were organized to form three treatments (full sun light, shade and forest edge) in the field of a semideciduous forest of the region. The plants were monitored for nine months in field, along which they had several morphological and physiological measurements periodically performed, such as number of leaves, height, diameter of the stem and dry mass of leaves, stem and roots. The potential quantum yield and electrons transport rates were measured using a pulse-amplitude modulated photosynthesis yield analyzer. At the same time, measurements about photosynthetic active radiation (400-700 nm) were recorded under full sun, shade and forest edge. At the end of the experiment, plants were harvested and the following parameters recorded: specific leaf area, leaf area ratio, leaf mass ratio, stem mass ratio and root/shoot ratio. The relative growth ratio was also calculated. Around the 180° day in field it was set up a new

treatment for the two species in order to investigate the acclimation. Thus, half of the individuals growing under shade were transferred to sun light environment, where it remained until the end of the experiment. The results show that in general both species were able to survive and adapt to three light conditions, although they have exhibited low values of relative growth rates. It was found that two species have high morphophysiological plasticity, however, by distinct strategies, while *C. sceptrum* substitutes all of the leaves along the process when it was transferred from shade to full sun, *F. florida* keeps its. Besides, the tolerance to photoinhibition of the second species was a little higher due to smaller drops of the values of potential quantum yield observed in this species after transfer to full sun comparing with *C. sceptrum*. This scenery is compatible with the heterogeneous light regime of the semideciduous season forests.

**Key-words:** acclimation, climbers, biomass distribution, photoinhibition, relative growth rate, shade tolerance, semideciduous forest.

## 1. INTRODUÇÃO

A vegetação sofre influência de diversos fatores ambientais, dentre os quais, a luz, considerando sua intensidade e qualidade (faixas de comprimento de onda), pode ser considerada vital, pois atua diretamente na taxa fotossintética, além de influir na abertura estomática, na síntese de clorofila e em outros processos. (Ferreira *et al.*, 1977; Kozlowski *et al.*, 1991; Vilela & Ravetta, 2000).

Nas florestas tropicais a luz apresenta grande heterogeneidade em sua distribuição, como bem demonstraram MacDougall e Kellman (1992) por meio de estudo realizado em fragmentos de matas de galeria em Belize, constatando que os níveis de luz caíam rapidamente da borda para o interior. Em se tratando de florestas estacionais semidecíduais, a heterogeneidade é ainda maior, pois durante a estação seca, com a abscisão das folhas, a incidência de luz cresce no sub-bosque. Gandolfi (2000) observou variação na taxa luminosa de 2,8 até 10,9 mol m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup> em áreas com predominância de espécies decíduas no sub-bosque de uma floresta estacional semidecidual no sudeste do Brasil. Em contraste, em florestas úmidas, Chazdon e Fetcher (1984) não reportaram diferenças sazonais significativas no regime luminoso de sub-bosque, com valores em torno de 0,21 a 0,32 mol m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup>.

Quanto à sobrevivência das plantas em relação a essas diferenças de condições luminosas, existem espécies tolerantes à sombra que podem germinar, crescer e sobreviver sob baixa incidência luminosa e espécies com alta demanda de luz, que precisam de um ambiente altamente iluminado para se estabelecer. Todavia, considera-se que esses dois grupos representam os extremos ao longo de um contínuo de respostas à luz (Osunkoya *et al.* 1994).

A aclimação de plantas em resposta à mudança de luz ocorre no sentido de maximizar o ganho total de carbono. Esse processo se dá por meio de alterações nas propriedades de assimilação de carbono através de ajustes fisiológicos e morfológicos, bem como em função de mudanças na alocação de biomassa em favor da parte vegetativa mais severamente afetada (Osunkoya *et al.* 1994; Duz *et al.*, 2004). Nesse contexto, plantas sombreadas apresentam uma maior alocação de biomassa para a parte aérea (Popma & Bongers, 1988; Osunkoya *et al.* 1994; Lambers, 2008). Em locais de sombra as plantas também tendem a apresentar um maior comprimento do caule por unidade de massa do mesmo órgão. Essa adaptação constitui um mecanismo de escape da sombra para um ambiente mais iluminado (Sasaki & Mori, 1981; Lambers *et al.*, 2008). Por outro lado, plantas sob maior irradiância tendem a apresentar diminuição na

área foliar em relação à sua massa e maior alocação de biomassa para as raízes (Lee *et al.*, 1996; Lee *et al.*, 2000; Poorter, 1999, Ishida *et al.* 1999). Em suma, a plasticidade em relação a mudanças na intensidade luminosa é um fator que varia conforme a espécie e pode depender do gradiente de luz ao qual estão submetidas (Poorter, 1999).

A exposição de plantas de sombra, por exemplo, a altos níveis de radiação solar pode causar fotoinibição, que se manifesta como clorose foliar, e, finalmente, as folhas morrem (Taiz & Zeiger, 2009). Tal situação pode ocorrer em função do surgimento de uma clareira, por exemplo. A fotoinibição pode ser dinâmica ou crônica (respectivamente reversível ou irreversível) e consiste, basicamente, em uma diminuição do rendimento quântico da fotossíntese em consequência das alterações nas atividades do fotossistema II (Krause & Weis, 1991). Sua ocorrência pode ser inferida pela detecção de radiação fluorescente na região da luz visível (vermelho e vermelho extremo), uma vez que a clorofila, ao absorver a luz, dissipa sua energia por três vias que competem entre si: fotoquímica (correspondente ao fluxo normal de elétrons através do aparato fotossintético), calor e fluorescência (Lüttge, 2008). Nesse sentido, a emissão excessiva de fluorescência representa uma redução no aproveitamento da luz pela via fotoquímica, o que indica a ocorrência de dano nos fotossistemas.

As medidas de fluorescência da clorofila *a* em diferentes horários do dia fornecem, portanto, informações sobre a eficiência da fotossíntese. Quantitativamente, a razão entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima ( $F_v/F_m$ ) tem sido usada como uma medida de fotoinibição, e valores da razão  $F_v/F_m$  próximos a 0,8 indicam a ocorrência de folhas saudáveis e não fotoinibidas (Krause *et al.*, 2001). Essas medições podem ser feitas através do uso de aparelhos específicos, e, sendo um método não destrutivo, constituem uma técnica amplamente utilizada para avaliar a fisiologia de diferentes espécies e genótipos às mais diversas condições ambientais (Costa *et al.*, 2003; Cai *et al.*, 2007; Azevedo & Marengo, 2012).

Nas florestas tropicais as árvores são o principal componente da vegetação, correspondendo ao hábito mais estudado em relação à ecofisiologia. Alguns pesquisadores, no entanto, apontam a importância de se estudar espécies que pertençam a outros hábitos, como as lianas (Avalos & Mulkey, 1999; Schintzer & Bongers, 2002).

Lianas (trepadeiras lenhosas) são plantas que enraízam no solo e usam outras plantas, especialmente árvores, como suporte para o seu crescimento e ascensão ao dossel (Holbrook & Putz, 1996). Em comparação com as árvores, a abundância e diversidade de lianas são maiores em áreas perturbadas, como as clareiras (Hegart &

Caballe, 1991; Schnitzer & Carson, 2001). Esse fato sugere que em geral essas plantas são heliófitas e pioneiras dependentes de clareira (Lüttge, 2008; Dewalt *et al.*, 2000).

Várias espécies de lianas, especialmente aquelas oriundas de florestas tropicais, realmente apresentam características que as tornam competitivas nesses ambientes, como altas taxas fotossintéticas e um adequado balanço na eficiência do uso de água (relação entre a absorção líquida de CO<sub>2</sub> e o teor de água perdido por transpiração) sob alta luminosidade e grande déficit de pressão de vapor d'água, (Sanches & Válio, 2008; Cai *et al.*; 2009). Algumas, contudo, formam sementes capazes de germinar no sub-bosque e muitas podem sobreviver neste ambiente como plantas eretas que se auto-sustentam (Dewalt *et al.*, 2000; Sanches & Válio, 2002b).

As lianas são freqüentemente apontadas como danosas à estrutura das florestas. Por reduzir o crescimento e a fecundidade das árvores, elas sempre foram consideradas pragas do ponto de vista do manejo florestal. O corte e eliminação das lianas têm sido operações rotineiras dentre os tratamentos silviculturais voltados à produção de madeira, visando tanto à diminuição da competição com as árvores quanto à redução dos danos à colheita de madeira (Fonseca & Oliveira, 1998).

Por outro lado, os papéis ecológicos das lianas são de grande relevância na manutenção das comunidades que compõem. Em processos ecossistêmicos elas têm fundamental importância na transpiração total da floresta e no sequestro de carbono (Schnitzer & Bongers, 2002). São também particularmente importantes na ciclagem de nutrientes florestais devido à alta eficiência na captação e utilização de nitrogênio e água do solo na estação seca, ao seu rápido crescimento e elevada biomassa de folhas em relação à biomassa de caule (Putz, 1983; Zhu & Cao, 2010). Outro importante papel ecológico das lianas diz respeito à manutenção da fauna. De acordo com Morellato e Leitão-Filho (1996), os padrões de florescimento e frutificação de lianas e árvores são marcadamente diferentes. Desse modo, seus padrões fenológicos são complementares aos das árvores, resultando em uma constante oferta de néctar, pólen e frutos ao longo do ano.

Os estudos das respostas morfofisiológicas e fotossintéticas em função de diferentes intensidades luminosas têm sido úteis na agricultura, ecologia, reflorestamento e horticultura (Aleric & Kirkman, 2005). Nesse contexto, levando-se em conta a importância ecológica e mesmo econômica das lianas, é de grande relevância a realização de estudos acerca de sua ecofisiologia. Esses estudos poderiam proporcionar uma melhor compreensão dos ecossistemas em que as lianas estão

presentes, bem como gerar informações úteis para atividades de manejo, recuperação e restauração de florestas.

Em levantamento florístico realizado por Vargas *et al.* (2013) foram contabilizadas em uma região de Cerrado do Triângulo Mineiro, no interior de fragmentos de mata ciliar e florestas semidecíduais, mais de 60 espécies de trepadeiras (herbáceas e lenhosas), incluídas em 41 gêneros e 20 famílias, sendo as mais representativas delas - por ordem decrescente - Malpighiaceae, Bignoniaceae, Convolvulaceae, Apocynaceae e Sapindaceae.

Para este trabalho foram selecionadas duas espécies de lianas, *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) L.G. Lohmann e *Fridericia florida* (D.C) L.G. Lohmann. Ambas pertencem à família Bignoniaceae e são comumente encontradas florestas semidecíduais do bioma Cerrado, sendo vistas especialmente na borda dessas formações vegetais. *C. sceptrum* apresenta inflorescências róseas de março a maio. *F. florida*, por sua vez, apresenta inflorescências brancas entre os meses de janeiro e abril, com formação de frutos de março a outubro, e tem como uma de suas principais características a presença de glândulas interpeciolares (Rodrigues *et al.*, 2012).

Com base nesses preceitos, o presente estudo teve por objetivo investigar as seguintes questões acerca da morfofisiologia e aclimação de *F. florida* e *C. sceptrum*: a) Apesar de serem encontradas em ambientes típicos de plantas pioneiras (borda de mata), como se dá o crescimento inicial e as respostas fisiológicas das duas espécies sob diferentes regimes de luz? b) Como as plantas aclimatadas à sombra respondem fisiológica e morfológicamente a um aumento súbito de luz?

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Obtenção das plântulas**

As sementes das espécies estudadas (*F. florida* e *C. sceptrum*) foram coletadas na borda de uma floresta estacional semidecidual nos arredores da cidade de Uberlândia, na fazenda experimental do Glória, durante o mês de setembro de 2012. Após a coleta as sementes foram levadas ao laboratório de sementes do Instituto de Agronomia da Universidade Federal de Uberlândia (UFU) para limpeza, triagem e contagem. Para a germinação foram utilizadas 15 placas de gerbox contendo vermiculita, e em cada uma delas foram enterradas 25 sementes. Em seguida o material foi armazenado em câmara de germinação à temperatura de 25° C. Após emergirem, as

plântulas foram transplantadas para sacos de polietileno com capacidade de 3L contendo solo peneirado oriundo da floresta da fazenda experimental do Glória, onde as sementes foram coletadas, e substrato orgânico na proporção de 3:1.

Cada saco abrigou uma plântula, e os mesmos foram dispostos em uma casa de vegetação do Instituto de Biologia da UFU até a formação do primeiro par de folhas. Logo após esse processo em número suficiente, dez plântulas de cada espécie foram utilizadas para o registro da massa seca total inicial. Esse dado foi usado posteriormente para o cálculo da taxa de crescimento relativo (TCR). Para isso, essas plântulas foram armazenadas em estufa de secagem à temperatura de 70° C por 48 horas. A pesagem foi feita em balança analítica de precisão com quatro casas decimais.

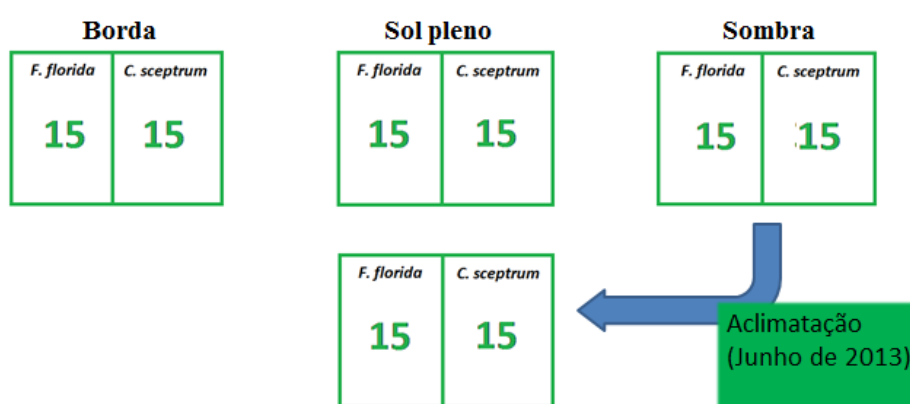
## **2.2. Condições experimentais**

Após o estabelecimento na casa de vegetação, em meados de dezembro de 2012 as plântulas foram transferidas para um fragmento urbano de floresta estacional semidecidual, que corresponde às seguintes coordenadas: 18°52'S e 48°14'O. Para avaliação da influência do regime luminoso sobre o crescimento inicial, 180 vasos foram divididos em três grandes grupos, sendo dois de 30 e um de 60. Cada um desses três grandes grupos foi dividido em outros dois subgrupos (cada um correspondendo a uma espécie). Desse modo, um de cada três grandes grupos foi disposto em um ambiente com intensidade de luz diferente, sendo eles: sol pleno; ambiente de borda; e ambiente de sombra. O tratamento de sol pleno consistiu na manutenção de plantas em uma área aberta adjacente à floresta semidecidual supracitada. As plantas do tratamento de borda foram mantidas no entorno dessa floresta e o seu dossel proporcionou o ambiente de sombra do sub-bosque para o terceiro tratamento.

Nos respectivos tratamentos, sol pleno, borda e sombra (sub-bosque) a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (400-700 nm) foi obtida com o uso de sensor quântico (Licor LI 190SA) acoplado a um Datalogger LI-250. No tratamento de sombra registrou-se a radiação fotossinteticamente ativa tanto nas áreas não iluminadas diretamente pelo sol quanto nas manchas de luz solar direta (*sunflecks*). As medidas foram realizadas em dias de ausência parcial ou total de nuvens a intervalos de aproximadamente duas horas. A porcentagem da radiação em cada tratamento foi calculada a partir do valor da radiação atingida em sol pleno. Adicionalmente foram tomados dados da temperatura do ar e da umidade relativa com um termohigromêtro (Instrutherm HT-270).



Ao longo de nove meses em campo (aproximadamente 270 dias, de dezembro de 2012 a setembro de 2013) as plantas foram regadas frequentemente. Por volta do 180º dia, em junho de 2013, metade dos indivíduos do sub-bosque (15 de cada espécie) foi transferida para o ambiente de sol pleno, no intuito de se avaliar o grau de aclimação dos mesmos. No decorrer do experimento as medidas fisiológicas associadas à fotossíntese, em particular à atividade da fluorescência da clorofila *a*, foram efetuadas. Ao final do período experimental, todos os indivíduos foram levados de volta à Universidade Federal de Uberlândia, onde as medidas de crescimento como altura, número de folhas, área foliar, diâmetro do caule e massa seca dos diferentes órgãos das plantas foram registradas.



**Figura 1.** Delineamento experimental. Os três grupos de cima correspondem ao experimento relativo à avaliação do crescimento inicial sob regimes diferentes de luz, sendo que nos tratamentos de sombra o 'n' amostral era de 30 inicialmente. O grupo de baixo corresponde ao experimento de aclimação e foi montado transferindo-se 15 indivíduos do tratamento de sombra para o de sol pleno cerca de 180 dias após o início do estabelecimento das plantas em campo.

### 2.3. Medidas da fluorescência da clorofila

A fluorescência da clorofila *a* foi registrada utilizando-se um medidor de fluorescência modulado (Mini-PAM, Heinz Walz, Effeltrich, Germany). A máxima fluorescência ( $F_m$ ) e a fluorescência inicial ( $F_o$ ) foram determinadas antes do amanhecer e após 30 minutos de adaptação das folhas ao escuro. Esta adaptação foi proporcionada em apenas uma área circular do limbo foliar com o uso de pinças apropriadas para este fim. Estes dados foram utilizados para compor os valores do rendimento quântico potencial do fotossistema II, como  $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$  (Ribeiro *et al.*, 2005). A fluorescência nas condições de *steady state* ( $F$ ) e a máxima fluorescência da amostra

adaptada à luz ( $F_m'$ ) foram determinadas com o uso de uma câmara foliar (modelo 2030-B). A taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II (FS II) (ETR -  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) foi obtida como  $\text{ETR} = \Delta F/F_m' \cdot 0,5 \cdot \text{RFA} \cdot 0,84$ , onde 0,5 é um fator de multiplicação no qual se assume que a fotoquímica do fotossistema I equipara-se à fotoquímica do fotossistema II (White e Critchley, 1999), e a RFA é a densidade de fluxo de fótons que atinge a superfície da folha. Conforme explicado anteriormente, para a elaboração de cursos diários da fluorescência da clorofila *a* das duas espécies, e para comparação entre os tratamentos de sol pleno, borda e sub-bosque, foram realizadas várias medidas com o Mini-PAM ao longo do dia (de cinco a sete medidas), desde antes do amanhecer até o final da tarde - em três datas (23/04/2013, 04/06/2013 e 30/08/2013). Também foram medidos esses parâmetros em sete datas logo após a transferência de mudas da sombra para o sol pleno, pretendendo-se com isso analisar a aclimação das mudas à nova condição ambiental. Nesse caso, as medições foram feitas apenas no amanhecer e ao meio-dia, comparando-se os tratamentos de sombra, sol pleno e das transferidas.

## **2.4. Medidas de crescimento**

### **2.4.1. Altura, número de folhas, diâmetro do caule, e área foliar**

Ao final do experimento todos os indivíduos mantidos nas condições de sol pleno, borda de floresta e sub-bosque, bem como os indivíduos que foram transferidos da sombra para o sol pleno tiveram a medição da sua altura feita desde o colo da planta até o seu ápice, com utilização de régua milimetrada. Registrou-se também o número de folhas e o diâmetro do caule com um paquímetro. Após essas medidas, as folhas foram coletadas para determinação da área foliar. Para isso, as mesmas foram digitalizadas e a área determinada com o auxílio do *software* Image J 1.31v (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>).

### **2.4.2. Matéria seca e distribuição de fotoassimilados**

As plantas coletadas foram separadas em folhas (lâminas foliares), caule (incluindo pecíolo) e raiz. Após a lavagem do sistema radicular em água corrente para a remoção total do substrato, cada parte, individualizada em sacos de papel, foi colocada para secar em estufa a 70° C por cerca de 48 horas, e a massa seca foi determinada em balança analítica. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea - R/PA as massas secas do caule e pecíolo e das lâminas foliares foram somadas para perfazer a parte aérea. A partir dos dados primários de massa seca do caule e pecíolo, folhas e raízes foi

determinada a distribuição de fotoassimilados para as diferentes partes da planta, obtendo-se a razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca das folhas (RMF) e razão de massa seca da raiz (RMR), através das seguintes fórmulas Hunt, (1982):

$$RMC = MS_{caule}/MS_{total};$$

$$RMF = MS_{folhas}/MS_{total};$$

$$RMR = MS_{raiz}/MS_{total}.$$

\*MS = massa seca.

Nestas razões, ambas as partes da fração apresentam a mesma unidade. Desta forma o valor é um simples índice da importância de um componente da planta em relação à planta toda. Logo, RMC, RMF e RMR referem-se respectivamente à massa total da planta que é investida para o caule, folhas e raiz respectivamente (Hunt, 1982).

#### 2.4.3. Taxa de crescimento relativo, razão da área foliar e área foliar específica

A taxa de crescimento relativo (TCR), que expressa o incremento da massa seca por unidade de tempo em relação ao peso inicial da planta, foi calculada através da seguinte fórmula, conforme Hunt (1982):

$$TCR = \frac{\ln M_2 - \ln M_1}{t_2 - t_1} \quad (gg^{-1} dia^{-1})$$

Onde:  $M_1$  = massa da matéria seca total no tempo 1 (mg),  $M_2$  = massa da matéria seca total no tempo 2 (mg),  $t_1$  = tempo da primeira coleta (dias),  $t_2$  = tempo da segunda coleta (dias), ln = logarítimo natural.

A razão da área foliar foi calculada dividindo-se a área foliar total das plantas pela sua massa seca total ( $RAF = A_{folhas}/MS_{total} \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ). A RAF expressa a quantidade de área foliar total pelo total de peso da planta. Já a área foliar específica, que trata da relação entre área foliar por unidade de massa da folha ( $AFE \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ), foi calculada através da razão entre a área das folhas e a massa seca foliar.

#### 2.5. Análise dos dados

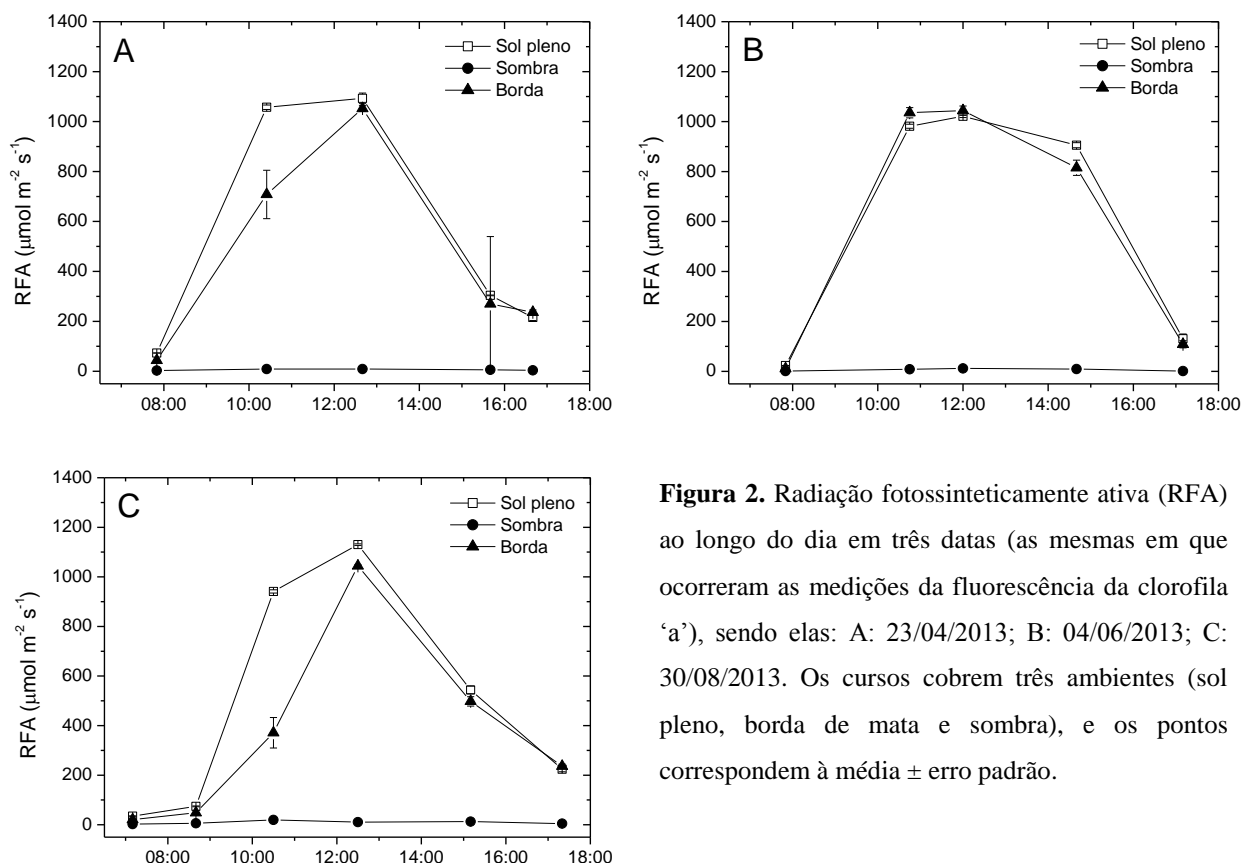
Após a verificação da normalidade dos dados pelo teste de Lilliefors (1967) aplicou-se ANOVA (paramétrico) ou Kruskal-Wallis (não-paramétrico) - seguido de análise *post-hoc* pelo teste de Tukey - para verificação de ocorrência de diferença

significativa para cada espécie entre os diferentes tratamentos (sol pleno, borda, sombra e das plantas transferidas da sombra para o sol pleno). Essas análises estatísticas foram aplicadas para influência do regime luminoso sob parâmetros de crescimento. Já para as medidas da fluorescência da clorofila *a* foi aplicada estatística descritiva com apresentação das médias e erro padrão.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1.1. Radiação fotossinteticamente ativa

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) do primeiro dia de medição (Figura 2A) foi mais alta durante o período da manhã sob sol pleno, começando com média de  $73,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  às 7h50 e atingindo seu pico por volta de 12h40 com  $1092,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A partir desse horário a RFA caiu até  $215,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em torno das 16h40. Na borda florestal o comportamento da RFA foi similar, começando com uma média muito próxima àquela sob sol pleno, mas permanecendo abaixo da mesma durante a manhã. Perto de 12h40, a RFA da borda também atingiu seu pico, com média de  $1052,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e daí em diante exibiu níveis de irradiância praticamente iguais aos de sol pleno até o final da tarde (Figura 2A). Na sombra, a RFA apresentou médias de  $2,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no início da manhã, alcançando seu nível mais alto às 10h25 com  $9,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e decaindo até  $4,00 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  na última medida do dia, às 16h40 (Figura 2A).



**Figura 2.** Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) ao longo do dia em três datas (as mesmas em que ocorreram as medições da fluorescência da clorofila 'a'), sendo elas: A: 23/04/2013; B: 04/06/2013; C: 30/08/2013. Os cursos cobrem três ambientes (sol pleno, borda de mata e sombra), e os pontos correspondem à média  $\pm$  erro padrão.

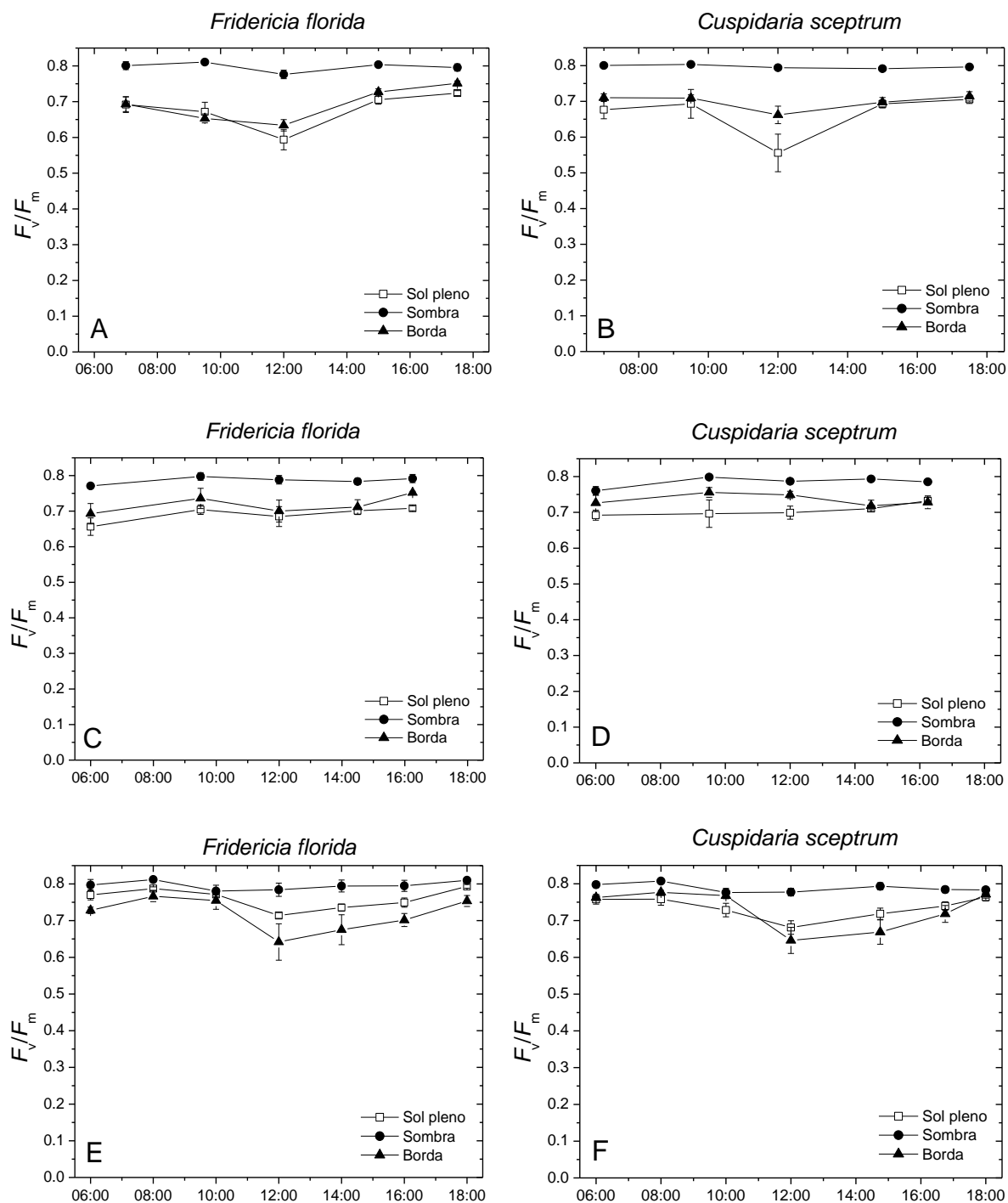
A medição do segundo dia (Figura 2B) mostra que a RFA da borda e sob sol pleno foi muito parecida, exibindo cursos semelhantes ao longo de todo o dia. A RFA de ambos os tratamentos na primeira medida, às 7h50, teve médias entre 11 e 23  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ficando em torno de 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  às 10h45 e atingindo seu ponto máximo por volta de 12h, com médias entre 1020 e 1045  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A partir daí, a RFA dos dois ambientes declinou até pouco mais de 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . No ambiente de sombra, por sua vez, a RFA variou de 1,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  na primeira medida da manhã (7h50) até 11,9 no meio do dia, caindo até o final da tarde (17h10) para 1,3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

No terceiro dia de medição (Figura 2C) pode-se observar que o cenário geral foi mais similar ao do primeiro dia (Figura 2A). No ambiente de borda a RFA se iniciou com valores próximos aos de sol pleno, 20,9 e 35  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente. A RFA na borda permaneceu em um patamar inferior até cerca de 12h30, quando novamente se aproximou dos valores de sol pleno (1044,3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para borda e 1130,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para sol pleno). A partir de então a RFA de cada ambiente manteve os cursos semelhantes entre si, caindo até cerca de 230  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no horário de 17h20. Quanto ao ambiente de sombra, a RFA apresentou variação com médias de 2,4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no início da manhã (7h10) até 19,4 por volta das 10h30. A mesma caiu até 10,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  às 12h30, subiu um pouco até as 15h10 (12,71  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), e, por fim, declinou novamente até 4,7 na última medição, perto das 17h20 (Figura 2C).

É importante destacar que no ambiente de sombra (sub-bosque) havia incidência de fachos de luz (*sunflecks*), contrastando com o denso sombreamento do respectivo tratamento. Na sombra, a RFA variava normalmente em torno de 1% do total da irradiância sob sol pleno, enquanto os *sunflecks* apresentavam variação entre 8 a 20%.

### 3.1.2. Rendimento quântico potencial

De forma geral, tanto *F. florida* como *C. sceptrum* mantidas sob sombreamento apresentaram valores do rendimento quântico potencial ( $F_v/F_m$ ) em torno de 0,8 durante todos os dias de medidas (Figura 3), destacando-se das plantas sob sol pleno e borda principalmente nas medidas do primeiro dia (23/04/2013). Nesse caso, tanto para *C. sceptrum* quanto para *F. florida*, nota-se que no horário perto do meio-dia os valores da razão  $F_v/F_m$  das plantas sob sol pleno e borda atingiram os menores níveis. Sob sol pleno a razão  $F_v/F_m$  ficou em torno de 0,60 e na borda foi de 0,65 para as plantas de *F. florida*, ao passo que para *C. sceptrum* os valores da razão  $F_v/F_m$  nas plantas sob sol pleno ficaram abaixo de 0,60 e sob borda próximos a 0,70 (Figura 3A e 3B).



**Figura 3.** Cursos diários do rendimento quântico potencial de *Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum* em três dias (A e B: 23/04/2013; C e D: 04/06/2013; E e F: 30/08/2013) para três tratamentos (sol pleno, sombra e borda). Cada ponto representa a média e o erro padrão em cinco plantas/tratamento/espécie.

Os cursos diários da razão  $F_v/F_m$  realizados 43 dias depois, já próximo ao inverno, se mostraram mais estáveis ao longo do dia, sem um pico ou declive nos valores da razão  $F_v/F_m$  considerando-se as duas espécies (Figura 3C e 3D). Observa-se

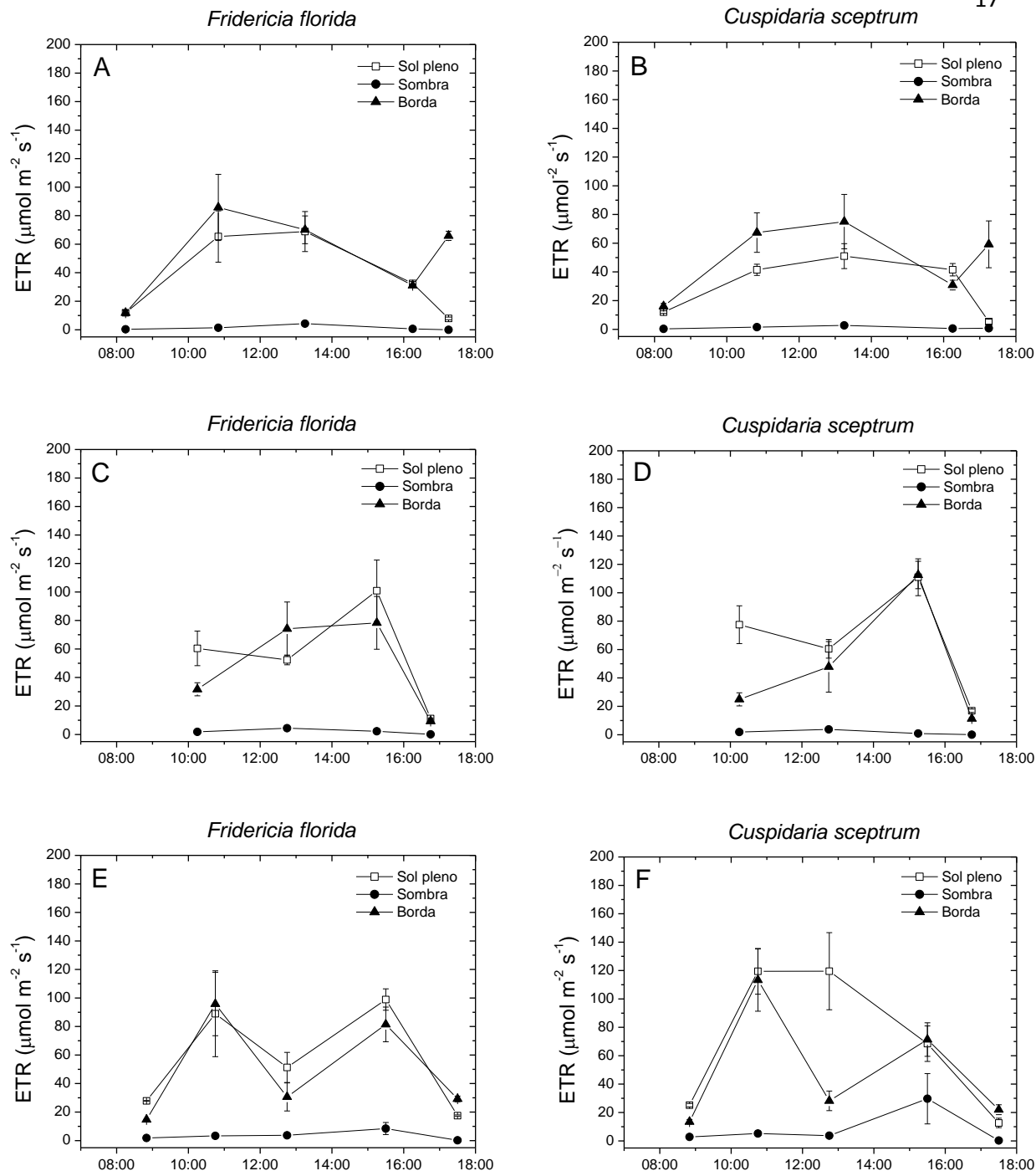
no caso de *F. florida* cursos bem similares entre os tratamentos de borda e sol pleno, começando o dia com médias da razão  $F_v/F_m$  em torno de 0,65 e 0,70 e terminando com valores entre 0,70 e 0,75. Ao longo do dia os valores da razão  $F_v/F_m$  nas plantas de *F. florida* sob sol pleno se mantiveram discretamente abaixo daqueles obtidos para as plantas da borda (Figura 3C).

Em se tratando da *C. sceptrum*, embora o padrão seja semelhante, pode-se notar que durante o período da manhã até o início da tarde o curso diário das plantas mantidas na borda se manteve com valores da razão  $F_v/F_m$  ligeiramente acima dos valores obtidos no curso das plantas sob sol pleno, com médias em torno de 0,75 e 0,70 respectivamente (Figura 3D).

No que diz respeito aos cursos diários realizados em agosto de 2013 (Figura 3E e 3F), as plantas das duas espécies mantidas na borda e em sol pleno apresentaram valores um pouco abaixo daquelas sob sombreamento, principalmente no período da tarde. Nota-se que nesse contexto, assim como nas medidas do primeiro dia, tanto *F. florida* como *C. sceptrum* mantidas sob sol pleno e borda apresentaram um efeito depressor dos valores de  $F_v/F_m$  ao meio-dia (figura 3E e 3F). No entanto, ao final da tarde, os valores da razão  $F_v/F_m$  em ambas as espécies sob sol pleno e borda apresentaram-se bem próximos aos valores obtidos nas plantas sob sombreamento, com valores da razão  $F_v/F_m$  acima de 0,75.

### 3.1.3. Taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II

O curso da taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II se manteve - considerando todos os dias de medidas e as duas espécies - bem abaixo nas plantas do tratamento de sombra em relação às da borda e sob sol pleno (Figura 4). Na maioria dos pontos, a média da ETR não passou de  $5,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , valendo destacar uma exceção, que foi encontrada para *C. sceptrum* no terceiro dia (Figura 4F) por volta das 15h30. Nesse ponto a ETR para as plantas de sombra atingiu uma média de  $29,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .



**Figura 4.** Taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II (ETR) de *Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum* ao longo do dia. Os cursos correspondem a três tratamentos (sol pleno, sombra e borda) e as medidas foram feitas em três datas (A e B: 23/04/2013; C e D: 04/06/2013; E e F: 30/08/2013) - as mesmas datas em que foi medido o  $F_v/F_m$ . Cada ponto representa média  $\pm$  erro padrão em cinco plantas/tratamento/espécie.

No primeiro dia de medidas para *F. florida* (Figura 4A) as plantas sob sol pleno e na borda exibiram médias de ETR muito similares no primeiro ponto, 11,92 e 11,84  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente. Sob sol pleno o pico da ETR foi no horário das 13h15, com média de 68,88  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , já na borda o mesmo foi perto das 10h50, com média



de  $85,68 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A ETR das plantas sob sol pleno caiu continuamente até a última medida (média de  $7,98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), enquanto a das plantas na borda caiu até às 16h15 e subiu novamente, atingindo seu segundo patamar mais alto no dia, com média de  $65,86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , às 17h15 (Figura 4A). *C. sceptrum*, por sua vez, também apresentou médias de ETR semelhantes nas plantas da borda e sob sol pleno no início do dia (Figura 4B), com médias respectivas de  $16,04$  e  $11,96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  às 8h15. Nos horários das 10h50 e das 13h15 a ETR dos indivíduos na borda se manteve nitidamente acima da ETR dos indivíduos sob sol pleno, sendo que o seu pico em ambos os tratamentos se deu no horário das 13h15. Em seguida, as plantas sob sol pleno apresentaram queda continua até a última medida, quando atingiram uma média de  $5,36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ao passo que as plantas na borda tiveram uma queda acentuada às 16h15 e um novo aumento até 17h15, sendo que sua média foi de  $59,22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nesse ponto (Figura 4B).

No segundo dia de medidas para *F. florida* (Figura 4C), a ETR na primeira medida do dia teve média de  $60,40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nas plantas sob sol pleno e de  $31,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nas plantas da borda. Para as plantas de ambos os tratamentos o pico ocorreu no horário das 15h15, com médias de  $100,86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sob sol pleno e  $78,32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  na borda. Na última medida do dia, às 16h45, a ETR dos indivíduos dos dois tratamentos esteve no seu nível mais baixo, com médias parecidas em torno de  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 4C). Quanto a *C. sceptrum*, observa-se que a diferença entre as ETRs das plantas sob sol pleno e na borda foi maior na primeira medida, com médias de  $77,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $24,92 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente (Figura 4D). Em seguida, enquanto sob sol pleno as plantas apresentaram queda de suas taxas, na borda houve um aumento, que levou a uma aproximação de suas médias no horário das 12h45, com a ETR sob sol pleno ainda um pouco acima. As plantas de ambos os tratamentos atingiram seu pico da ETR no horário seguinte, às 15h15, com médias parecidas em torno de  $110 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e mantiveram seus valores similares na última medida (médias perto de  $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Esse ponto corresponde a ETR mais baixa do dia, tanto para plantas sob sol pleno quanto para plantas na borda (Figura 4D).

A ETR das plantas sob sol pleno e na borda da *F. florida* no último dia de medida (Figura 4E) apresentou comportamento bem semelhante. Pode-se observar para ambos os tratamentos cursos em forma de ‘M’, com três pontos baixos, no início, meio e fim do dia, e dois pontos altos nos horários intercalados. A média da ETR nesse contexto variou entre  $17,5$  e  $98,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nas plantas sob sol pleno e entre  $14,7$  e

95,8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nas plantas na borda (Figura 4E). Em se tratando da espécie *C. sceptrum* (Figura 4F), observa-se que nos dois primeiros horários de medida a ETR das plantas na borda esteve próxima a das plantas sob sol pleno, com a ETR sob sol pleno ligeiramente acima. Nesse caso as médias para os indivíduos de ambos os tratamentos foi em torno de 20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  às 8h50 e perto de 115  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  às 10h45. A partir de então, as plantas sob sol pleno apresentaram estabilidade até às 12h45, exibindo em seguida queda acentuada até a última medida, com média de 12,64  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As plantas na borda, por sua vez, tiveram um grande declínio da sua ETR às 12h45 (média de 28,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), que foi seguido de uma recuperação com valores perto de 70  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e um novo declínio no último horário, com média de 22  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

### 3.1.4. Medidas de crescimento

#### 3.1.4.1. Número de folhas, altura e diâmetro do caule

Observa-se que ao final do experimento as plantas da borda florestal da espécie *F. florida* apresentaram maior número médio de folhas em relação à sombra, enquanto as plantas de sol pleno não diferiram em relação aos indivíduos de sombra e borda (Tabela 1). Quanto à altura, para a mesma espécie, as plantas na borda alcançaram média superior em comparação às plantas sob sol pleno e sombra, as quais não diferiram entre si. Ainda se tratando de *F. florida*, os indivíduos sob sol pleno apresentaram média semelhante aos situados na borda em relação ao diâmetro do caule, sendo que esses dois tratamentos foram estatisticamente superiores às plantas do tratamento de sombra (Tabela 1).

**Tabela 1.** Número de folhas, altura e diâmetro do caule de *Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum* após 180 dias nas condições experimentais. Letras distintas indicam diferença estatística entre os tratamentos para cada espécie ao nível de 5% de significância. Os dados indicam a média e erro padrão em 10 plantas por tratamento.

Espécie	Tratamento	Nº de folhas	Altura (cm)	Diâmetro (mm)
<i>F. florida</i>	Sol pleno	11,4 ( $\pm$ 0,62) ab	6,73 ( $\pm$ 0,38) b	2,22 ( $\pm$ 0,13) a
	Sombra	9,1 ( $\pm$ 0,74) b	5,5 ( $\pm$ 0,24) b	1,32 ( $\pm$ 0,08) b
	Borda	12,8 ( $\pm$ 1,17) a	8,2 ( $\pm$ 0,35) a	2,65 ( $\pm$ 0,17) a
<i>C. sceptrum</i>	Sol pleno	34,5 ( $\pm$ 2,93) a	17,7 ( $\pm$ 1,47) a	2,55 ( $\pm$ 0,19) a
	Sombra	6,3 ( $\pm$ 0,54) b	10,3 ( $\pm$ 0,72) b	1,51 ( $\pm$ 0,05) b
	Borda	27,5 ( $\pm$ 2,46) a	18,2 ( $\pm$ 1,71) a	2,53 ( $\pm$ 0,14) a

Para *C. sceptrum* observa-se um mesmo padrão nos três parâmetros (número de folhas, altura e diâmetro do caule), em que as plantas do tratamento sob sol pleno e na borda não diferiram estatisticamente entre si, mas tiveram médias superiores ao tratamento de sombra (Tabela 1).

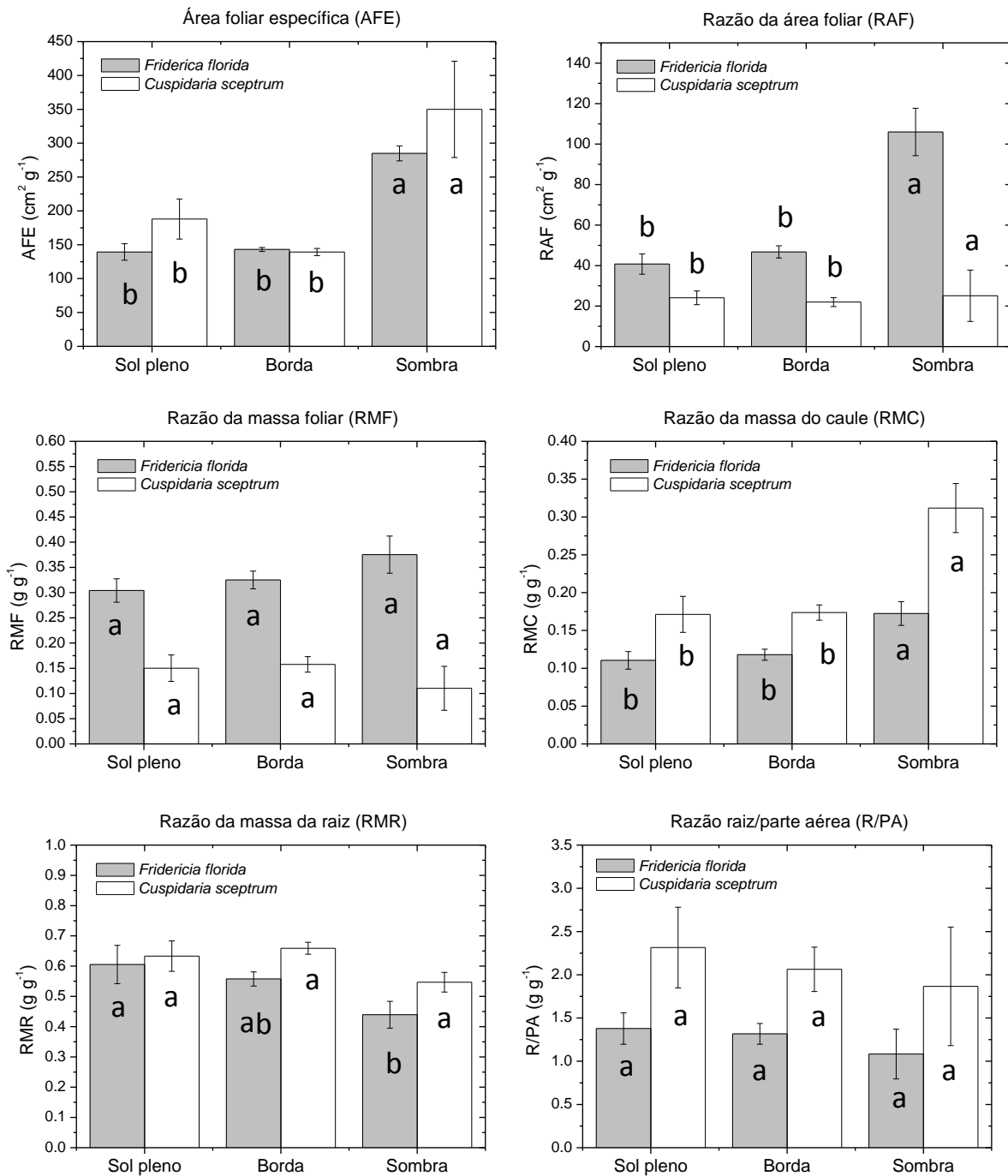
### 3.1.4.2. Matéria seca e distribuição de fotoassimilados

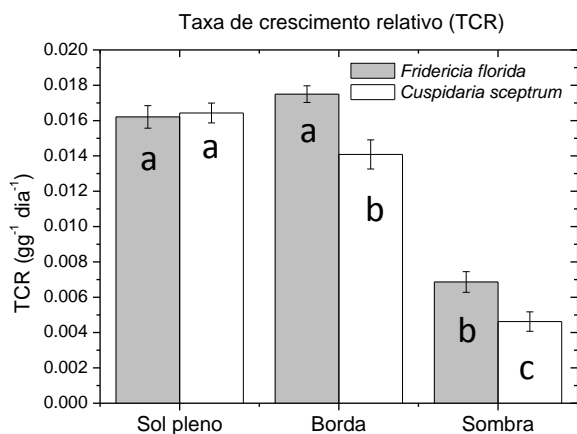
#### *Fridericia florida*

Os dados apresentados na Figura 5 revelaram que a área foliar específica (AFE) foi superior no tratamento de sombra (Kruskal-Wallis: qui-quadrado = 25,252;  $n - 1 = 2$ ;  $p < 0,05$ ) - com valores médios de  $284,88 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  em comparação aos tratamentos de sol pleno e borda, que não apresentaram diferença entre si e tiveram valores médios iguais a  $139,34 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  e  $143,10 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ , respectivamente. O mesmo padrão é observado para a razão da área foliar (RAF) (ANOVA:  $F = 95,460$ ;  $p < 0,05$ ), com valores superiores nas plantas mantidas sob a sombra em relação às plantas mantidas sob sol pleno e borda.

A distribuição de fotoassimilados revelou que apesar da razão de massa foliar (RMF) ter apresentado valores em torno de 0,38 nas plantas sob sombreamento, este valor não foi estatisticamente diferente do encontrado nas plantas mantidas a sol pleno e borda (ANOVA:  $F = 0,348$ ;  $p > 0,05$ ), cujos valores médios da RMF foram 0,30 e 0,33, respectivamente. Assim como no caso da AFE e da RAF, a razão da massa seca do caule (RMC) nas plantas mantidas sob a sombra foi significativamente superior (Kruskal-Wallis: qui-quadrado = 9,682;  $n - 1 = 2$ ;  $p < 0,05$ ) com valores de 0,17 em comparação às plantas mantidas sob sol pleno e borda, cujos valores médios foram 0,11 e 0,19, respectivamente, e não diferiram entre si. Também foi encontrada diferença significativa para a razão da massa seca da raiz (RMR) entre os tratamentos (ANOVA:  $F = 4,113$ ;  $p < 0,05$ ), sendo que as plantas sob sol pleno apresentaram média de 0,61, que diferiu apenas das plantas no tratamento de sombra (0,44). A média da RMR das plantas na borda (0,56), por sua vez, não apresentou diferença em comparação a sol pleno e nem à sombra. Os valores da razão raiz/parte aérea nas plantas de *F. florida* variaram entre 1,1 a 1,4. Apesar de ter sido ligeiramente inferior nas plantas sob o tratamento de sombra em relação às plantas sob sol pleno e borda, não foi encontrada diferença significativa entre os três tratamentos (ANOVA:  $F = 1,401$ ;  $p > 0,05$ ) (Figura 5).

Sob sol pleno e borda florestal as plantas de *F. florida* apresentaram valores médios da TCR em 0,016 e 0,017 g g<sup>-1</sup> dia<sup>-1</sup> respectivamente. Tais valores foram significativamente superiores ao observado nas plantas sob sombreamento (0,007 g g<sup>-1</sup> dia<sup>-1</sup>) (ANOVA: F = 95,460; p < 0,05).





**Figura 5.** Razão da massa foliar (RMF), razão da massa do caule (RMC), razão da massa da raiz (RMR), razão raiz parte aérea (R/PA) e taxa de crescimento relativo (TCR) de *Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum* em três tratamentos luminosos (sol pleno, borda e sombra) (média  $\pm$  erro padrão). Letras distintas indicam diferença estatística entre os tratamentos para cada espécie ao nível de 5% de significância. N amostral de 10 a 15.

### *Cuspidaria sceptrum*

De um modo geral, os dados da biomassa para *C. sceptrum* foram similares aos da *F. florida*. Pode-se observar pela Figura 5 que a área foliar específica (AFE) foi superior nas plantas mantidas sob sombreamento (Kruskal-Wallis: qui-quadrado = 3,938;  $n - 1 = 2$ ;  $p < 0,05$ ), com valores em torno de  $350 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  - se comparados à AFE nas plantas sob sol pleno e borda, cujas médias foram de  $188,04$  e  $139,27 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  respectivamente. Quanto à razão da área foliar (RAF), observa-se que nas plantas sob sombreamento esse dado apresentou média de  $25,11 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ , a qual foi significativamente superior aos valores médios da RAF para os indivíduos dos tratamentos de sol pleno e borda (ANOVA:  $F = 5,654$ ;  $p < 0,05$ ) (Figura 5).

Quanto aos valores da razão da massa foliar (RMF), assim como para *F. florida*, não foram observadas diferenças estatísticas entre os diferentes tratamentos (ANOVA:  $F = 2,315$ ;  $p > 0,05$ ), cujos valores variaram entre 0,11 para os indivíduos mantidos sob a sombra em relação a 0,15 e 0,16 para os indivíduos mantidos sob sol pleno e borda respectivamente. Sob sombreamento as plantas de *C. sceptrum* apresentaram valores da razão de massa seca do caule (RMC) em torno de 0,31, que foi significativamente superior ao encontrado nas plantas sob sol pleno e borda (Kruskal-Wallis: qui-quadrado = 12,498;  $n - 1 = 2$ ;  $p < 0,05$ ). Os dados mostram que não foram encontradas diferenças significativas para os dados da razão da massa seca da raiz (RMR) entre as plantas de sol pleno, borda e sombra (ANOVA:  $F = 2,627$ ;  $p > 0,05$ ). Neste caso as médias da RMR foram de 0,55 para os indivíduos sob sombreamento, 0,63 para os indivíduos sob sol pleno e 0,65 para os de borda. O mesmo padrão de resposta é observado para os dados da razão raiz/parte aérea (ANOVA:  $F = 1,670$ ;  $p > 0,05$ ) (Figura 5).

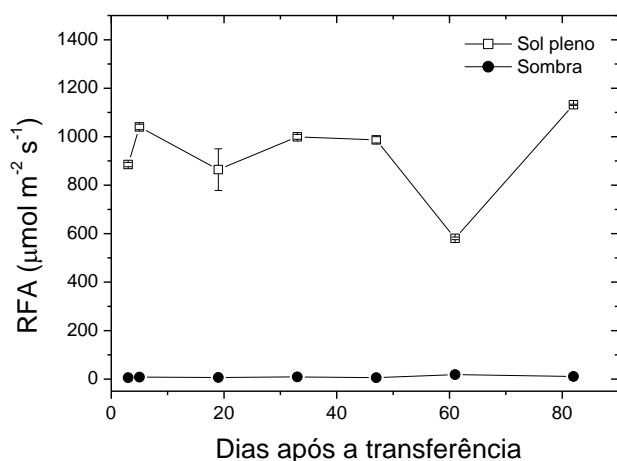
Por fim, os indivíduos de *C. sceptrum* mantidos sob sol pleno apresentaram taxas de crescimento relativo (TCR) superiores aos valores encontrados nos indivíduos

sob borda, que por sua vez foram superiores aos valores da TCR para as plantas mantidas sob sombreamento (ANOVA:  $F = 105,820$ ;  $p < 0,05$ ).

### 3.2. Aclimação

#### 3.2.1. Radiação fotossinteticamente ativa

No ambiente de sombra a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) variou entre médias de 5,7 e 18,4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 6), sendo que esse nível mais baixo foi registrado no terceiro dia após a transferência (primeira medida, em 12/06/2013), enquanto o mais alto foi registrado no 61º dia (09/08/2013).



**Figura 6.** Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) ao longo dos dias após a transferência de mudas da sombra para o sol pleno. Os cursos cobrem dois ambientes (sol pleno e sombra), e os pontos correspondem à média  $\pm$  erro padrão. As medidas foram realizadas por volta de meio dia.

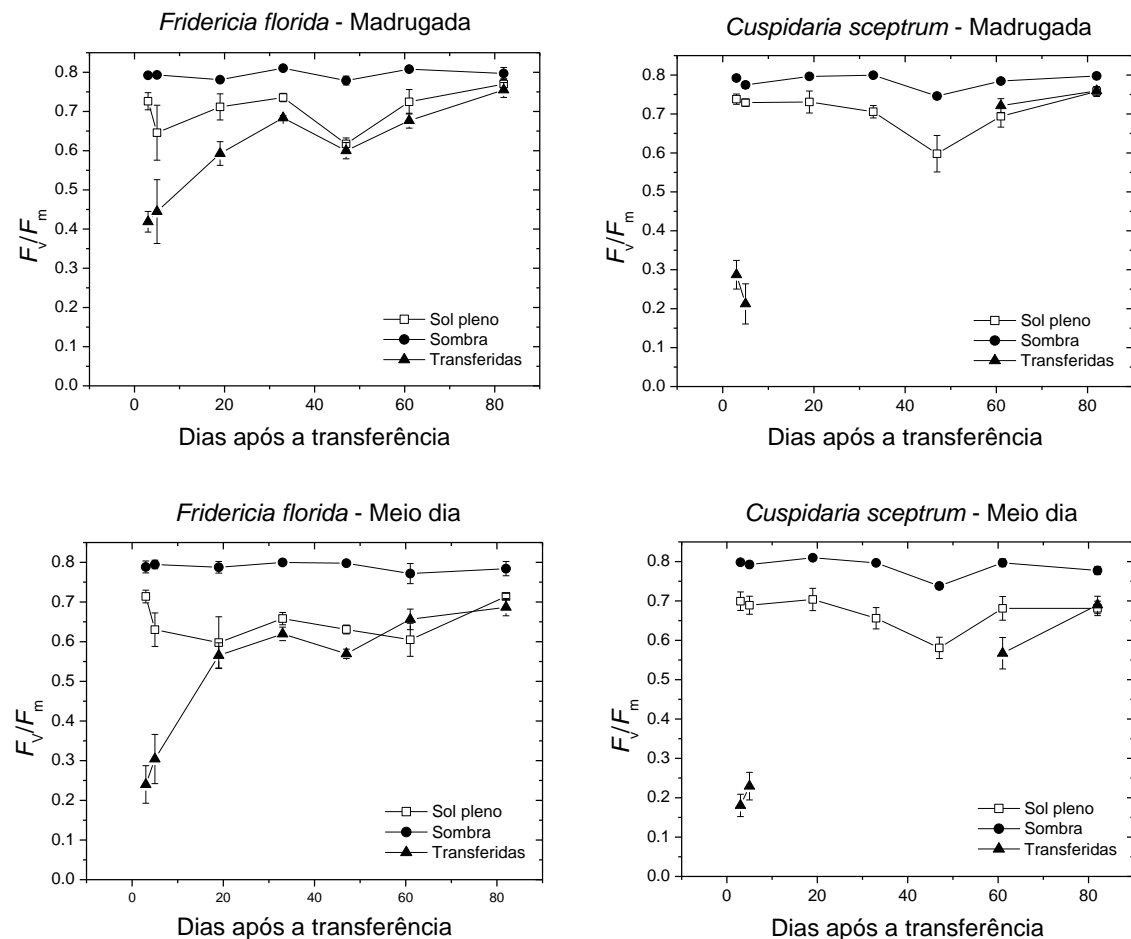
Quanto ao ambiente de sol pleno, pode-se observar uma variação mais ampla. A primeira medida teve média de 885,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 6), e a partir de então, até cerca do 50º dia, a RFA variou entre próximo de 900 até por volta de 1050  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Em seguida, a RFA apresentou uma acentuada queda até 580,7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no 61º dia, subindo, por fim, até seu nível mais alto durante todo o tempo de experimentação, quando atingiu 1131,7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no último dia.

#### 3.2.2. Rendimento quântico potencial

A análise do rendimento quântico potencial de *F. florida*, tanto para o período da madrugada quanto para o meio-dia, apontou estabilidade dos valores da razão  $F_v/F_m$  para o tratamento de sombra, que ao longo dos 82 dias de experimento manteve suas médias em torno de 0,80. As plantas sob sol pleno, por sua vez, apresentaram valores de  $F_v/F_m$  abaixo desse valor (Figura 7). Nas medidas antes do amanhecer do primeiro dia, a média dos valores da razão  $F_v/F_m$  de *F. florida* para as plantas sob sol pleno foi de 0,72,

atingindo seu valor mais baixo entre 40 e 50 dias (0,62) e se aproximando do valor de 0,80 nos últimos dias do experimento (0,77). Um padrão semelhante pode ser observado para o tratamento de sol pleno nas medidas de meio-dia em *F. florida*. Nesse caso, houve dois pontos de queda nos valores da razão  $F_v/F_m$ , com médias de 0,59 no 19º dia e de 0,60 no 61º dia.

As plantas transferidas foram as que sofreram o maior estresse. Três dias após a transferência dos indivíduos da sombra para o sol registrou-se uma drástica diminuição dos valores de  $F_v/F_m$ , cujas médias chegaram a 0,42 na madrugada e a 0,24 no meio-dia. No entanto, as plantas desse tratamento apresentaram uma substancial recuperação dos valores da razão  $F_v/F_m$ . Em torno do 30º dia para madrugada e do 20º para meio-dia o  $F_v/F_m$  dos indivíduos transferidos da *F. florida* alcançaram valores próximos aos de sol pleno e a partir de então exibiram um comportamento similar ao mesmo.



**Figura 7.** Cursos do rendimento quântico potencial ( $F_v/F_m$ ) de *Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum* ao longo de 82 dias após a transferência de indivíduos da sombra para o ambiente de sol pleno, envolvendo medidas durante o amanhecer (madrugada) e ao meio dia. Os dados representam a média e o

erro padrão em cinco indivíduos/tratamento/espécie. Obs: a ausência de linha para os indivíduos de *Cuspidaria sceptrum* transferidos ao longo de parte do experimento corresponde ao período em que os mesmos perderam suas folhas.

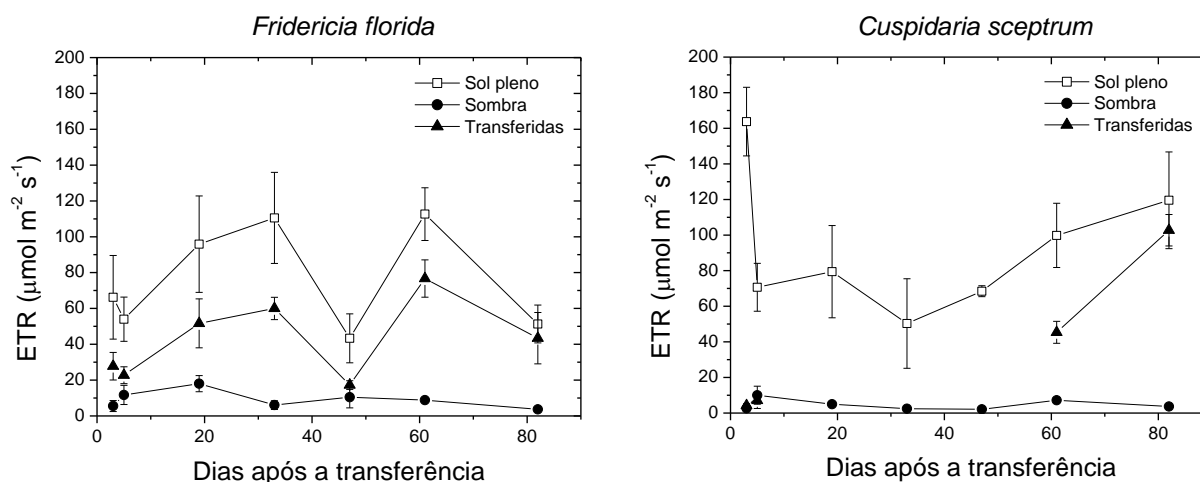
Quanto a *C. sceptrum*, assim como observado em *F. florida*, as plantas sob a sombra apresentaram valores mais altos de  $F_v/F_m$  (Figura 7). Contudo, no 47º dia de experimento, até mesmo nesse tratamento pode-se notar uma queda próxima a 0,75, tanto para madrugada quanto para meio-dia, o que indica um ligeiro grau de fotoinibição, o qual foi seguido de uma recuperação até valores próximos de 0,8 novamente. As plantas sob sol pleno apresentaram valores iniciais de  $F_v/F_m$  em 0,74 para madrugada e 0,69 para o período do meio-dia. Em ambos os períodos de medida, os valores da razão  $F_v/F_m$  tiveram queda gradual até perto do 50º dia, atingindo valores de 0,59 para madrugada e de 0,58 para meio-dia. Posteriormente, os valores da razão  $F_v/F_m$  exibiram um aumento gradativo até atingirem índices próximos aos do início do experimento. Analisando os cursos correspondentes ao tratamento das transferidas, assim como para *F. florida*, observa-se um acentuado declive de  $F_v/F_m$  nos primeiros dias de experimento (0,21 na madrugada e 0,18 perto do meio-dia). A recuperação referente aos dois períodos, entretanto, só fica clara a partir do 61º dia, já que os indivíduos de *C. sceptrum* tiveram queda foliar total, e, ocorrendo a rebrota, as folhas só atingiram uma expansão adequada para a realização das medidas a partir desse dia. Na madrugada, a essa altura, a média da  $F_v/F_m$  das plantas transferidas praticamente se equiparou a de sol pleno, ficando em 0,72 e subindo um pouco mais até o fim do experimento (82º dia). Em relação ao período de meio-dia, a recuperação das plantas transferidas também foi nítida, no 61º dia sua média chegou a 0,57, ligeiramente abaixo da média do tratamento de sol pleno nesse ponto, mas muito semelhante ao mesmo no último dia, com média de 0,69.

### 3.2.3. Taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II

Para as duas espécies pode-se observar que a taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II (ETR) foi, em geral, superior em plantas que já estavam sob sol pleno (Figura 8). As plantas transferidas da sombra para o sol pleno apresentaram o segundo curso mais alto, e os indivíduos sob sombreamento tiveram os níveis mais baixos.



Em se tratando da espécie *F. florida*, no terceiro dia após a transferência das mudas, as médias das ETR foram de  $66,33 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para as plantas do tratamento sob sol pleno,  $5,54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para as plantas sob sombra, e  $27,76$  para as transferidas. Os indivíduos sob sol pleno e os transferidos mostraram ligeira queda já na segunda medição (5 dias após a transferência). As taxas foram superiores nas medidas seguintes, tendo sido registradas médias de  $110,52$  e  $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no tratamento sob sol pleno e para as transferidas, respectivamente, no 33º dia. Perto do 50º dia registrou-se níveis bem mais baixos de ETR, a média para plantas do tratamento de sol pleno foi de  $43,32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , enquanto a média para as transferidas foi de  $17,24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A medida seguinte registrou as taxas mais altas do período de experimentação, tanto para sol pleno quanto para transferidas ( $112,64$  e  $76,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para sol pleno e transferidas respectivamente). Ainda sobre *F. florida*, ao contrário das plantas do tratamento ‘sol pleno’ e das transferidas, aquelas sob sombreamento apresentaram ligeiro aumento de sua ETR no quinto dia após a transferência (segunda medida) (Figura 8). A variação da ETR ao longo do experimento para as plantas de sombra da espécie *F. florida* foi pequena e ocorreu em um nível muito baixo, sua taxa foi mais alta no 19º dia, com uma média de  $18,02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e mais baixa na última medida (82º dia), atendendo pelo valor de  $3,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .



**Figura 8.** Taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II (ETR) de *Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum* em três tratamentos (sol pleno, sombra e transferidas) ao longo dos dias após a transferência de mudas da sombra para o sol pleno. Todas as medidas foram feitas ao meio dia. Os dados representam a média e o erro padrão em cinco plantas/tratamento/espécie.

Quanto à espécie *C. sceptrum*, pode-se ver que nas plantas do tratamento ‘sol pleno’ a ETR foi destacadamente superior na primeira medida (segundo dia após a transferência) - com média de  $163 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  - exibindo uma queda muito acentuada até valores em torno de  $70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  já na segunda medida (Figura 8). Contudo, o nível mais baixo para esse tratamento só foi atingido na terceira medida (33º dia), a partir da qual pode-se observar um gradativo aumento da ETR até o último dia do experimento, quando a média foi de  $119,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As plantas transferidas apresentaram uma ETR extremamente baixa na primeira medida (dois dias após a transferência), com média de  $4,24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , seguida de um pequeno aumento até  $7,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  na segunda medida (Figura 8). Após esse registro as folhas das plantas transferidas de *C. sceptrum* caíram e só foi possível medir sua ETR novamente a partir do 61º dia, quando havia novas folhas com expansão suficiente para se usar o aparelho. A essa altura, sua ETR teve média de  $45,36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , subindo em seguida até valores em torno de  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Em relação às plantas sob a sombra da espécie *C. sceptrum*, observa-se um ligeiro aumento no quinto dia após a transferência, em que a ETR subiu de  $2,66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  na primeira medida para  $10,02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  na segunda (Figura 8). A variação ao longo do experimento, assim como para *F. florida*, foi pequena e ocorreu em um nível bem baixo no que diz respeito às plantas sob sombreamento de *C. sceptrum*. Nesse contexto, a média mais baixa para ETR foi de  $2,12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no 47º dia, aumentando um pouco na penúltima medida (61º dia), com média de  $7,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e fechando em  $3,68 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 8).

### 3.2.4. Medidas de crescimento

#### 3.2.4.1. Número de folhas, altura e diâmetro do caule

Sintetizando os dados dos parâmetros de crescimento na primeira medição (12/06/2013) (Tabela 2), tanto para *F. florida* quanto para *C. sceptrum*, observa-se que em geral as plantas dos tratamentos sob sombra tiveram médias semelhantes às das transferidas, ao passo que os indivíduos desses dois tratamentos se diferenciaram daqueles sob sol pleno, apresentando médias menores. Esse padrão só não ocorreu em relação à altura para *F. florida*, em que houve diferença apenas entre as plantas sob sol pleno - com média superior - e sombra (Tabela 2).

**Tabela 2.** Medidas de crescimento de *Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum* em duas datas, incluindo três tratamentos (sol pleno, sombra e transferidas). Letras distintas indicam diferença estatística entre os tratamentos para cada espécie ao nível de 5% de significância. Os dados indicam a média e o erro padrão em 10 plantas por tratamento.

Espécie	Data	Tratamento	Nº de folhas	Altura (cm)	Diâmetro (mm)
<i>F. florida</i>	12/06	Sol pleno	12,5 ( $\pm$ 1,01) a	5,38 ( $\pm$ 0,25) a	1,86 ( $\pm$ 0,10) a
		Sombra	6,5 ( $\pm$ 0,43) b	4,79 ( $\pm$ 0,25) ab	1,47 ( $\pm$ 0,06) b
		Transferidas	6,6 ( $\pm$ 0,45) b	4,34 ( $\pm$ 0,26) b	1,36 ( $\pm$ 0,04) b
<i>C. sceptrum</i>	12/06	Sol pleno	38 ( $\pm$ 5,97) a	14,01 ( $\pm$ 0,63) a	2,42 ( $\pm$ 0,15) a
		Sombra	7,2 ( $\pm$ 1,23) b	11,33 ( $\pm$ 0,72) b	1,63 ( $\pm$ 0,08) b
		Transferidas	6,4 ( $\pm$ 1,05) b	10,23 ( $\pm$ 0,72) b	1,56 ( $\pm$ 0,06) b
<i>F. florida</i>	02/09	Sol pleno	11,4 ( $\pm$ 0,62) a	6,73 ( $\pm$ 0,38) a	2,22 ( $\pm$ 0,13) a
		Sombra	9,1 ( $\pm$ 0,74) a	5,5 ( $\pm$ 0,24) a	1,32 ( $\pm$ 0,08) b
		Transferidas	10 ( $\pm$ 1,01) a	5,65 ( $\pm$ 0,35) a	1,76 ( $\pm$ 0,07) b
<i>C. sceptrum</i>	02/09	Sol pleno	34,5 ( $\pm$ 2,93) a	17,7 ( $\pm$ 1,47) a	2,55 ( $\pm$ 0,19) a
		Sombra	6,3 ( $\pm$ 0,54) c	10,3 ( $\pm$ 0,72) b	1,51 ( $\pm$ 0,05) b
		Transferidas	19,2 ( $\pm$ 1,37) b	13,45 ( $\pm$ 0,98) ab	1,80 ( $\pm$ 0,08) b

A equidade estatística entre as plantas sob sombreamento e as transferidas era de se esperar, já que as medidas foram realizadas apenas dois dias após a transferência de mudas da sombra para o sol pleno. Na última medição (02/09/2013) (Tabela 2), três meses depois, houve algumas mudanças nesse padrão. Pode-se afirmar que no geral a altura e o número de folhas dos indivíduos transferidos foram similares aos mesmos parâmetros dos indivíduos sob sol pleno para *F. florida*. O mesmo não foi observado em relação ao diâmetro do caule, cuja média das plantas transferidas foi menor em relação às plantas sob sol pleno. Os indivíduos do tratamento de sombra de *F. florida*, por sua vez, apresentaram média significativamente menor do que as encontradas sob sol pleno apenas para diâmetro do caule (Tabela 2).

Para *C. sceptrum*, em resumo, o padrão das primeiras medições (12/06/2013) se manteve quase o mesmo em relação às últimas (02/09/2013), com a ressalva de que a média da altura das transferidas se aproximou da média das plantas sob sol pleno, não havendo diferença entre esses dois tratamentos (Tabela 2). Observa-se ainda que em relação ao número de folhas, embora as plantas transferidas tenham ficado abaixo daquelas sob sol pleno, as mesmas adquiriram média superior às de sombra (Tabela 2).

#### 4. DISCUSSÃO

As condições luminosas a que *F. florida* e *C. sceptrum* foram submetidas afetaram o seu crescimento, a sua distribuição de fotoassimilados e a fisiologia de forma diferenciada.

Pode-se notar pelos gráficos da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) que os cursos de borda e sol pleno tiveram valores muito semelhantes, de um modo geral, diferenciando-se acentuadamente apenas dos valores da RFA na sombra (Figura 2). Esse padrão se refletiu nos dados morfofisiológicos do estudo como um todo, com plantas na borda apresentando valores parecidos com os das plantas sob sol pleno, ao passo que os mesmos se distinguem marcadamente dos valores dos indivíduos sob sombreamento na maioria dos casos. Isso pode ser notado principalmente nos dados de biomassa (Figura 5 e Tabela 1) e na taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II (ETR) (Figura 4). Essa observação é importante para o norteamento da discussão, tendo em vista que os tratamentos de sol pleno e borda são similares e muitas vezes podem ser sintetizados como um só tratamento sob luz intensa em contraposição ao sub-bosque.

Considerando as duas espécies, a taxa de crescimento relativo (TCR) foi significativamente maior para as plantas sob o tratamento de sol pleno e borda em relação ao de sombra (Figura 5), o que condiz com espécies pioneiras ou heliófitas, as quais tendem a apresentar taxas de crescimento mais elevadas nessas condições (Bazzaz, 1979; Denslow, 1980). Observa-se, em contrapartida, que as plantas do tratamento de sombra apresentaram maior razão de área foliar (RAF), contrastando com seus valores de TCR muito baixos, os quais foram menores do que  $0,007 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$  (Figura 4). Toledo-Aceves e Swaine (2008) e Cai *et al.* (2008) encontraram valores bem mais elevados de TCR em lianas sob sombreamento.

Uma RAF elevada poderia indicar maior taxa fotossintética em função de uma maior área foliar para interceptação luminosa e, por consequência, valores mais altos para TCR. No entanto, embora seja comum ocorrer forte relação entre fotossíntese por unidade de massa foliar e TCR, frequentemente não há relação entre TCR e fotossíntese por unidade de área foliar (Evans, 1998). Segundo Poorter e Van der Werf (1998), a fotossíntese por unidade de área não é um fator tão importante na variação da TCR, haja vista que há vários outros fatores, como herbivoria e respiração, que contribuem para o balanço total do ganho de carbono (Toledo-Aceves & Swaine, 2008).

Cai *et al.* (2007) encontraram em indivíduos jovens de duas espécies heliófitas de lianas (*Bauhinia tenuiflora* e *B. claviflora*), crescendo em ambiente com 25% da luz solar total, médias de TCR perto de  $0,025 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ . No presente estudo a TCR das duas espécies mantidas em sol pleno e borda teve média entre  $0,014$  e  $0,018 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$  (Figura 5). Em outro trabalho, Souza e Válio (2003) encontraram para espécies arbóreas pioneiras crescendo sob sol pleno médias de TCR entre  $0,040$  e  $0,060 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ , e para as de sucessão intermediária, médias entre  $0,035$  e  $0,040 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ . Percebe-se que as árvores de ambos os estágios sucessionais apresentaram TCR bem superior em relação às médias entre  $0,014$  e  $0,018 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$  das lianas sob sol pleno de nosso estudo, o que sugere que *F. florida* e *C. sceptrum* não são espécies com tolerância tão alta à luz intensa. É válido mencionar que as espécies de sucessão tardia estudadas por Souza e Válio (2003) sob sol pleno tiveram TCR entre  $0,013$  e  $0,021 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ , valores próximos aos encontrados para as lianas de nosso estudo nos tratamentos de borda da mata e sob sol pleno (Figura 5).

No sub-bosque, sob denso sombreamento, as pioneiras do experimento de Souza e Válio (2003) tiveram TCR na faixa entre próximo de 0 e  $0,018 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ , enquanto as de sucessão intermediária exibiram médias que variaram entre um pouco acima de 0 até  $0,012 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ . Em termos de comparação, a TCR de *F. florida* e *C. sceptrum* em ambiente de sombra, com médias de  $0,007$  e  $0,004 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$  respectivamente (Figura 5), se equipara melhor à faixa das espécies arbóreas intermediárias também sob sombra.

Sanches e Válio (2002) estudaram o crescimento de 17 espécies de lianas também oriundas de uma floresta estacional semidecidual. Seus resultados da TCR para plantas sob alta luminosidade, na borda da mata, variou de  $0,039$  a  $0,142 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$  e de  $0,005$  até  $0,088 \text{ g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$  no sub-bosque. Mais uma vez, comparando-se especificamente lianas, percebe-se que as médias da TCR de nosso estudo foram inferiores (Figura 5).

Com base em todas essas comparações, o ritmo de crescimento das espécies do presente estudo parece baixo para os padrões das lianas, que em geral exibem elevadas taxas de crescimento, frequentemente maiores do que as das árvores (Cornelissen *et al.* 1996; Schnitzer, 2005; Cai *et al.*, 2007). Além do mais, *F. florida* e *C. sceptrum* são encontradas justamente em locais comumente ocupados por espécies heliófitas ou pioneiras, especialmente as lianas, como as bordas florestais e amplas clareiras (Lüttge, 2008; Schnitzer & Carson, 2001). Portanto, há de se considerar uma possível influência

em campo de fatores não controlados sobre as plantas de nosso trabalho, como déficit nutricional, herbivoria ou outros que talvez tenham reduzido as taxas de crescimento das duas espécies para um patamar abaixo do normal.

A hipótese de que pelo menos durante seu crescimento inicial *F. florida* e *C. scepterum* não apresentam grande afinidade à alta luminosidade pode ser evidenciada pelos resultados dos cursos diários do rendimento quântico potencial ( $F_v/F_m$ ) (Figura 3), bem como do rendimento quântico potencial ao longo dos dias (Figura 7). Por essa análise observa-se que frequentemente os indivíduos mantidos sob sol pleno e na borda exibiram  $F_v/F_m$  abaixo de 0,75. Segundo Lüttge *et al.* (1998), em estudo com espécies de cerrado *sensu stricto* e campo rupestre, valores inferiores a 0,80 da razão  $F_v/F_m$  já indicam danos no fotossistema II e as plantas se encontram fotoinibidas. Observa-se ainda que as plantas do presente experimento expressaram valores de  $F_v/F_m$  baixos já na primeira medida do dia, logo após o amanhecer, o que é consistente com um quadro de fotoinibição crônica (Figura 3) (Long *et al.*, 1994). Haja vista que durante o período de escuridão a maquinaria fotossintética se recupera quando se trata apenas de fotoinibição dinâmica. Esse tipo de fotoinibição, na verdade, atua como um mecanismo fotoprotetor e é rapidamente reversível (Long *et al.* 1994).

A fotoinibição crônica consiste justamente na redução do rendimento quântico potencial e por consequência da taxa fotossintética, principalmente em função de danos no fotossistema II. Tais danos são causados pelo aporte excessivo de energia que não pode ser totalmente dissipada através dos mecanismos de *quenching* fotoquímico e não fotoquímico. Isso acaba levando à formação de ROS (espécies reativas de oxigênio) que por sua vez interagem com as estruturas moleculares do aparato fotossintético, oxidando-as (Krause & Weis, 1991; Taiz & Zeiger, 2009). Dito isso, pode-se notar que é no horário em torno de meio-dia que as médias de  $F_v/F_m$  - pelo menos no primeiro e no segundo dia de medidas (Figura 3) - se encontram nos menores níveis para as plantas na borda e sob sol pleno, considerando as duas espécies. Isso é condizente com o fato de que esse é o período de maior incidência luminosa do dia, logo, de maior aporte de energia, no qual as plantas estão mais sujeitas à fotoinibição (Figura 2A e 2B).

Quanto à taxa de transporte de elétrons (ETR), há uma tendência geral, com plantas na borda e sob sol pleno apresentando valores próximos entre si e bem mais altos do que as plantas sob sombra. Com algumas ressalvas, observa-se nos tratamentos de sol pleno e borda que os valores da ETR começam baixos no início do dia e crescem conforme o aumento da luz, decaindo no fim da tarde (Figura 4). Em *F. florida*, na

medida do terceiro dia, por exemplo, ocorre no horário das 12h45 um forte decréscimo da ETR nos tratamentos de borda e sol pleno (Figura 4E). Isso pode ser interpretado como um indício de fotoinibição (Lemos-Filho, 2000), uma vez que nesse mesmo dia e horário observa-se uma queda mais pronunciada dos valores de  $F_v/F_m$  (Figura 3E). Outros pontos fora do padrão, como no horário das 16h15 do primeiro dia para as duas espécies, e considerando sol pleno e borda, podem ser explicados pelo aumento da nebulosidade no momento das medidas. O mesmo pode ser dito acerca do terceiro ponto em relação às plantas na borda de *C. sceptrum* no terceiro dia (Figura 4F).

Plantas que se desenvolvem na sombra tendem a apresentar uma razão raiz/parte aérea (R/PA) menor devido a uma maior retenção de fotossintatos em sua porção acima do solo, incluindo uma maior alocação de biomassa nos tecidos fotossintetizantes (Osunkoya *et al.*, 1994; Lee *et al.*, 1996; Souza & Válio, 2003; Toledo-Aceves & Swaine, 2008). Nossos resultados, entretanto, não expressaram diferença significativa entre os tratamentos para razão da massa seca foliar (RMF) e nem para R/PA (Figura 2), considerando as duas espécies. Le Boulergat (2009), também em estudo feito com lianas de florestas estacionais semidecíduais, encontrou esse padrão clássico (menor R/PA e maior RMF em plântulas mantidas na sombra) em apenas duas de oito espécies pesquisadas.

As lianas heliófitas que crescem no sub-bosque comumente investem mais no alongamento do caule em detrimento da expansão da área foliar (French, 1977; Franklin, 2008; Isnard & Silk, 2009), o que ocorre no sentido de um escape do sombreamento. Porém, nossos resultados para ambas as espécies não apontaram para esse padrão, uma vez que a altura média dos indivíduos não foi maior no ambiente de sombra do que no de sol pleno e borda (Tabela 1). Em paralelo, observa-se que a expansão da área foliar dos indivíduos de sombra, se analisada em proporção, não foi suprimida, pelo contrário, as medidas de AFE e RAF (Figura 5) foram significativamente maiores neste tratamento. Tomando-se esses dados em conjunto tem-se um cenário em que *F. florida* e *C. sceptrum* adotam uma estratégia de adaptação ao sombreamento em vez de investirem em uma estratégia de escape. É importante recapitular que no tratamento de sombra as duas espécies apresentaram menor TCR, e, de acordo com estudos de Cai *et al.* (2007) e de Valladares *et al.* (2011), realizados com lianas de sub-bosque, as espécies tolerantes à sombra mais abundantes priorizavam resistência e adaptação a esse ambiente em detrimento de um maior crescimento. O fato

de todas as plantas de nosso experimento terem sobrevivido no sub-bosque também reforça a caracterização das duas espécies como tolerantes à sombra enquanto juvenis.

Ambas as espécies apresentaram razão da massa seca do caule (RMC) superior na sombra em relação a sol pleno e borda (Figura 5). O diâmetro do caule, por sua vez, se mostrou significativamente superior nas plantas sob sol pleno e borda nas duas espécies (Tabela 1), o que provavelmente está relacionado a um ganho total de carbono superior nas plantas sob alta luminosidade, lembrando que os indivíduos deste estudo apresentaram maior crescimento sob essa condição. Quanto à razão da massa seca da raiz (RMR) (Figura 5), só houve diferença significativa para *F. florida*, em que o tratamento de sol pleno teve RMR superior ao de sombra, situação que se assemelha, por exemplo, a resultados obtidos por Válio (2003) com espécies arbóreas tropicais de sub-bosque. É bem comum que plantas sob denso sombreamento aloquem menos biomassa nas raízes (Popma & Bongers, 1988; Walters, 2005; Krause *et al.*, 2012). Por fim, nos tratamentos de sol pleno e borda, o número de folhas foi maior em relação às plantas na sombra (Tabela 1). Esse último resultado coincide com dados obtidos por Sanches e Válio (2002) em estudo envolvendo diversas espécies de lianas de floresta estacional semidecidual.

Em resumo, as taxas de sobrevivência de ambas as espécies foram muito altas, principalmente no sub-bosque, onde nenhuma planta morreu. Disso, pode-se concluir que *F. florida* e *C. sceptrum* são capazes de sobreviver tanto em ambientes densamente sombreados quanto em ambientes sob luz solar plena. Observou-se, porém, que suas taxas de crescimento foram relativamente baixas, especialmente na sombra. Em contrapartida, as duas espécies apresentaram um certo grau de fotoinibição crônica sob sol pleno e na borda. O mesmo não ocorreu no sub-bosque, ambiente no qual *F. florida* e *C. sceptrum* adotaram uma estratégia de adaptação ao sombreamento em detrimento de uma estratégia de escape. Esse impasse pode ser pensado como um indicativo de que as duas espécies, embora consigam tolerar esses dois extremos de condições luminosas, têm como ambiente mais adequado para o seu crescimento inicial um local sob intensidade intermediária de luz. O tratamento de borda que incluímos no estudo acabou se revelando muito semelhante ao de sol pleno em relação à luz, não se configurando em uma condição intermediária. É de se esperar, entretanto, até mesmo pela área em que são vistas, que *F. florida* e *C. sceptrum* encontrem em alguma faixa do gradiente de luz próximo à borda, sua zona ideal de crescimento inicial, e, possivelmente, em



estágios mais avançados do seu crescimento vegetativo elas aumentem sua demanda por luz, direcionando seus ramos flexíveis para o exterior da borda.

### Aclimação

Pode-se notar claramente que após a transferência das plantas de *F. florida* e *C. sceptrum* do ambiente de sombra para sol pleno houve uma redução drástica nos seus valores de rendimento quântico potencial ( $F_v/F_m$ ) (Figura 7). Associada à nítida clorose foliar, necrose, e, particularmente, à queda das folhas em *C. sceptrum* (Anexo), essa redução se configura em um quadro de fotoinibição crônica (Taiz & Zeiger, 2009). O fato de os valores de  $F_v/F_m$  na madrugada (Figura 5) também terem apresentado queda acentuada após a transferência das plantas reforça a ocorrência de fotoinibição crônica. As duas espécies exibem uma recuperação até o nível do tratamento em que os indivíduos foram mantidos sempre em sol pleno (com leve fotoinibição e um pouco abaixo do tratamento de sombra) (Figura 7). Isso significa que pelo menos até o fim do experimento (82 dias após a transferência) não se observa uma aclimação total das duas espécies à condição de sol pleno.

Em estudo com duas espécies arbóreas de floresta úmida, Azevedo e Marengo (2012) observaram nas primeiras horas do amanhecer quedas dos valores de  $F_v/F_m$  até cerca de 0,3 para *Minquartia guianensis* (sucessão tardia) e até entre 0,5 e 0,6 para *Swietenia macrophylla* (sucessão intermediária) nos primeiros dias após a transferência das plantas da sombra para o ambiente de sol pleno. Os indivíduos de nosso estudo, também nas primeiras horas do amanhecer e logo após a transferência, apresentaram quedas de  $F_v/F_m$  até cerca de 0,4 para *F. florida* e até entre 0,2 e 0,3 para *C. sceptrum* (Figura 7). No estudo de Azevedo e Marengo (2012), *Minquartia guianensis* levou cerca de 100 dias para se aclimatar até o seu ponto máximo de estabilidade, que assim como em nosso experimento não teve uma recuperação total, mantendo valores de  $F_v/F_m$  um pouco abaixo do controle (plantas sob sombreamento) (Figura 7). Já a espécie de sucessão intermediária, *Swietenia macrophylla*, apresentou uma aclimação muito mais rápida, atingindo entre 50 e 60 dias um nível em torno de 0,8 de  $F_v/F_m$ . *Fridericia florida* precisou de aproximadamente 30 dias para recuperar seu  $F_v/F_m$  até um nível semelhante às plantas mantidas sempre sob sol pleno. *Cuspidaria sceptrum*, por sua vez, apresentava valores similares às plantas desse tratamento perto do 60º dia. Porém, é possível que *C. sceptrum* tenha alcançado antes esse patamar, quando as novas folhas ainda estavam muito pequenas para serem feitas as medidas (Figura 7).

Quando se analisa ambas as espécies em relação à aclimação ficam claras duas estratégias bem distintas. Os indivíduos de *C. sceptrum* substituem totalmente as suas folhas, enquanto aqueles da espécie *F. florida* as conservam durante todo o período de experimento (Figuras 7 e 8). Possivelmente *F. florida* possui um ciclo de vida foliar mais longo do que *C. sceptrum*. De acordo com Kursar e Coley (1999), a aclimação a um novo ambiente frequentemente requer a produção de novas folhas, no entanto, a não ocorrência desse processo é importante na aclimação de plantas com ciclo foliar mais extenso. Outro fato a ser considerado é o de que plantas com maior afinidade à alta luminosidade, geralmente pioneiras, tendem a ter um ciclo foliar mais rápido (Azevedo & Marengo, 2012).

Fazendo uma comparação entre as duas espécies quanto ao seu rendimento quântico potencial, observa-se que o decréscimo após a transferência foi maior nas plantas de *C. sceptrum* (Figura 7). Isso indica que *F. florida*, a priori, possui um mecanismo fotoprotetor mais eficiente. Soma-se a isso o fato de que as plantas de *C. sceptrum* precisaram perder todas as suas folhas e produzir outras novas para se aclimatar.

A taxa de transporte de elétrons (ETR) apresentou um comportamento incomum. Pode-se observar uma tendência de aclimação para as duas espécies ao longo do experimento (Figura 8). Quando se compara *F. florida* com *C. sceptrum* levando-se em conta a ETR, nota-se que o decréscimo da segunda espécie logo após a transição da sombra para o ambiente de sol pleno - assim como ocorreu em relação aos valores de  $F_v/F_m$  - foi maior. Essa situação é mais um indício que aponta para uma maior eficiência fotoprotetora nas plantas de *F. florida* em relação a *C. sceptrum*. A fotoproteção envolve o uso da energia radiante no transporte de elétrons e na dissipação por calor, o que está associado ao ciclo das xantofilas (Demmig-Adams & Adams, 2006).

Nesse sentido, a recuperação das plantas quanto à fotoinibição ao longo do tempo envolve em grande parte um aumento nos níveis de pigmentos ligados ao ciclo das xantofilas (Havaux *et al.*, 2000), bem como um acréscimo no conteúdo de proteínas envolvidas na fotossíntese (Walters, 2005), o que ajudaria a manter e a elevar a ETR.

Nota-se que quase três meses depois da transferência, o número de folhas de *F. florida* do tratamento das plantas transferidas se iguala estatisticamente ao de sol pleno e borda, enquanto o mesmo não acontece em relação a *C. sceptrum* (Tabela 2). Isso talvez se deva à queda das folhas, assim, possivelmente, as plantas transferidas da

espécie *C. sceptrum* também produziram um número de folhas estatisticamente similar aos de sol pleno e borda caso o experimento fosse mantido por mais tempo. A quantidade de folhas do tratamento de sombra, por sua vez, permanece baixo em relação ao de sol pleno e borda e se torna menor comparado às transferidas três meses depois das primeiras medidas (Tabela 2). Sanches e Válio (2002) reportaram maior produção de folhas por plantas crescendo em ambiente mais iluminado, como a borda, bem como Avalos e Mulkey (1999).

Também considerando as duas espécies, o diâmetro do caule das plantas transferidas permaneceu significativamente menor do que o diâmetro das plantas que estiveram sempre em sol pleno. Por outro lado, comparando-se os dois períodos de medidas, observa-se que as transferidas cresceram mais em altura, se igualando estatisticamente àquelas sob o outro tratamento em questão (Tabela 2).

Em síntese, constatou-se que houve aclimação tanto morfológica quanto fisiológica para ambas as espécies, que tiveram 100% de taxa de sobrevivência. Fisiologicamente, apesar de um grande declínio de seus valores de  $F_v/F_m$  - o qual foi ligeiramente mais acentuado nas plantas de *C. sceptrum* - as duas espécies se recuperaram relativamente rápido até o nível dos indivíduos mantidos sob sol pleno por todo o experimento. Essa recuperação também foi observada em relação a ETR. Desse modo, nota-se que houve significativa recuperação quanto ao quadro de fotoinibição no qual *F. florida* e, principalmente, *C. sceptrum* entraram após serem submetidas a um aumento repentino de luz. Morfologicamente, *F. florida* apresentou significativo aumento no número de folhas e *C. sceptrum* substituiu as suas, o que demonstra uma maior dependência de ajustes morfológicos de *C. sceptrum* no processo de aclimação como um todo. Por fim, as duas espécies apresentaram aumento do seu crescimento em altura, também atingindo estatisticamente o nível das plantas mantidas sempre em sol pleno.

Diante desse cenário, é seguro afirmar que *F. florida* e *C. sceptrum* são lianas com grande plasticidade morfofisiológica, o que está de acordo com diversos outros estudos sobre lianas (Avalos & Mulkey, 1999; Sanches & Valio, 2002).

## 5. CONCLUSÃO

*Fridericia florida* e *Cuspidaria sceptrum* se mostraram capazes de sobreviver tanto em ambientes altamente iluminados quanto densamente sombreados, sendo que a primeira exibiu uma tolerância ligeiramente maior em resposta à luz intensa,

apresentando um quadro de fotoinibição menos acentuado nessa condição. Quanto à morfologia vale destacar que as duas espécies apresentaram maior área foliar específica na sombra e maior taxa de crescimento relativo nos tratamentos sob luz intensa (sol pleno e borda). Ambas as espécies também exibiram uma expressiva aclimação ao serem transferidas da sombra para o ambiente de sol pleno, reestabelecendo seus valores de  $F_v/F_m$  e realizando ajustes morfológicos marcadamente diferentes entre si, basicamente com aumento do número de folhas em *F. florida* e queda e rebrotamento de folhas em *C. sceptrum*.

Os resultados deste estudo indicam que *F. florida* e *C. sceptrum* são lianas com alta plasticidade morfofisiológica em resposta à variação de luz, sendo capazes de sobreviver e de se aclimatar a um amplo gradiente luminoso. Esse quadro é compatível com o regime heterogêneo de luz, tanto temporal quanto espacial, característico das florestas estacionais semidecíduais, na borda das quais as duas espécies são comumente encontradas.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALERIC, K.M., KIRKMAN, L.K. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. Am J Bot 92(4):682–689. 2005.

AVALOS, G., MULKEY, S.S. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest canopy. Oecologia, v. 120, n. 4, p. 475-484. 1999.

AZEVEDO, G.F.C., MARENCO, R.A. Growth and physiological changes in saplings of *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* during acclimation to full sunlight. Photosynthetica 50 (1): 86-94. 2012.

BAZZAZ, F.A. The physiological ecology of plant succession. Annual Review of Ecology and Systematics, v.10, p.351-371. 1979.

CAI, Z.Q., POORTER, L., CAO, K.F., BONGERS, F. Seedling Growth Strategies in Bauhinia Species: Comparing Lianas and Trees. Annals of Botany 100: 831–838. 2007.

CAI, Z.Q., POORTER, L., HAN, Q., BONGERS, F. Effects of light and nutrients on seedlings of tropical *Bauhinia* lianas and trees. *Tree Physiology* 28, 1277–1285. 2008.

CAI, Z.Q., SCHNITZER, S.A., BONGERS, F. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Oecologia*, v. 161, n. 1, p. 25 – 33. 2009.

CHAZDON, R. L., FETCHER, N. Light environments of tropical forests. *In* *Physiological ecology of plants of the wet tropics* (MEDINA, E.; MOONEY, H.A.; VÁZQUEZ-YANES, C. eds.). Dr. W. Junk Publishers, p.27-36. 1984.

COSTA, E.S., BRESSAN-SMITH, R., OLIVEIRA, J.G., CAMPOSTRINI, E. Chlorophyll-a fluorescence analysis in response to excitation irradiance in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. and *Vigna unguiculata* L.Walp) submitted to high temperature stress *Photosynthetica* 41: 77-82. 2003.

CORNELISSEN, J.H.C., CASTRO DIEZ, P., HUNT, R. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 755–765. 1996.

DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS, W.W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytol.* 172: 11-21. 2006.

DENSLOW, J. S. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica*, v. 12, p. 47-55. 1980.

DEWALT, S.J., SCHNITZER, S.A., DENSLOW, J.S. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19. 2000.

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

EVANS, J.R. Photosynthetic characteristics of fast-and slow growing species. In: LAMBERS, H., POORTER, H., VAN VUUREN, M.I. (Eds.), *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. Backhuys Publishers, pp. 101–120. 1998.

FERREIRA, M. G. M., CÂNDIDO, J. F., CANO, M. A. O., CONDÉ, A. R. Efeito do sombreamento na produção de mudas de quatro espécies florestais nativas. *Revista Árvore*, v.1, n.1, p.121-134. 1977.

FONSECA, R.C.B., OLIVEIRA, R.E. Ecologia de lianas e o manejo de fragmentos florestais. *Botucatu, série técnica IPEF*, v. 12, n. 32, p. 43-64, dez. 1998.

FRANKLIN, K.A. Shade avoidance. *New Phytologist* 179: 930–944. 2008.

FRENCH, J.C. Growth relationships of leaves and internodes in viny angiosperms with different modes of attachment. *American Journal of Botany* 64: 292–304.1977.

GANDOLFI, S. História natural de uma floresta estacional semidecidual no Município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2000.

HAVAUX, M., BONFILS, J.P., LUTZ, C., NIYOGI, K.K. Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the *npq1* Arabidopsis mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase. *Plant Physiol.* 124: 273-284. 2000.

HEGARTY, E.E., CABALLE, G. Distribution and abundance of vines in forest communities. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 313–336. 1991.

HOLBROOK, N. M., PUTZ, F. E. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: Plants that climb up and plants that climb down. In: *Tropical Forest Plant*

Ecophysiology, (MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. eds.), Chapman & Hall, New York, pp: 363-394. 1996.

HUNT, R. Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis. London: Edward Arnold Publishers, 80p. 1982.

ISHIDA, A., TOMA, T., MARJENAH. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer. Tree Physiology 19:467-473. 1999.

ISNARD, S., SILK, W.K. Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century. American Journal of Botany 96: 1205–1221. 2009.

KOZLOWSKI, T., KRAMER, P. J., PALLARDY, S. G. The physiological ecology of woody plants. 657p. 1991.

KRAUSE, G.H., WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 42:313-349. 1991.

KRAUSE, G.H., KOROLEVA, O.Y., DALLING, J.W., WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. Plant Cell Environ 24: 1345–1352. 2001.

KRAUSE, G. H., WINTER, K., MATSUBARA, S., KRAUSE, B., JAHNS, P., VIRGO, A., ARANDA, J., GARCÍA, M. Photosynthesis, photoprotection, and growth of shade-tolerant tropical tree seedlings under full sunlight. Photosynthesis Research 113:273-285. 2012.

KURSAR, T.A., COLEY, P.D. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understorey. Oecologia 121: 489–498. 1999.

LAMBERS, H., CHAPIN, F.S., PONS, T.L. Plant physiological ecology. 2008.

LE BOULEGART, J.M. Lianas da Floresta Estacional Semidecidual: ecofisiologia e uso em restauração ecológica. 103p. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

LEE, D. W., BASKARAN, K., MANSOR, M., MOHAMAD, H., YAP, S. K. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rainforest tree seedling development. *Ecology* 77: 568–580. 1996.

LEE, D. W., OBERBAUER, F., JOHNSON, P., BASKARAN, K., MANSOR, M., MOHAMAD, H., YAP, S. K. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* 87: 447-455. 2000.

LEMOS-FILHO, J.P. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysentericae* *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasil. Bot.*, v.23, n.1, p.45-50. 2000.

LILLIEFORS, H. W. On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown, *Journal of the American Statistical Association*, 62, 399–402. 1967.

LONG, S.P., HUMPHRIES, S., FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 633–662.1994.

LÜTTGE, U., HARIDASAN, M., FERNANDES, G.W., MATTOS, E.A., TRIMBORN, P., FRANCO, A.C., CALDAS, L.S. & ZIEGER, H. Photosynthesis of mistletoes in relation to their hosts at various sites in tropical Brazil. *Trees*, v 12, p. 167-174. 1998.

LÜTTGE, U. *Physiological Ecology of tropical Plants*. 2008.

MACDOUGALL, A., KELLMAN, M. The understorey light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches. *Journal of Biogeography* 19: 667–675. 1992.



MORELLATO, P. C., LEITAO-FILHO, H. F. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica*, v.28, n.2, p. 180-191. 1996.

OSUNKOYA, O. O., ASH, J. E., HOPKINS, M. S & GRAHAM, A.W. Influence of seed size and seedling on shade-tolerance of rainforest tree species in northern Queensland. *J. Ecol.* 82: 149–163.1994.

POORTER, H., VAN DER WERF, A. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: LAMBERS, H., POORTER, H., VAN VUUREN, M.I. (Eds.), *Inherent Variation in Plant Growth*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 309–336. 1998.

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

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

PUTZ, F. E. Lianas biomass and leaf area of a “Tierra Firme” Forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica*, v.15, n. 3, p. 185 – 189. 1983.

RODRIGUES, M. C., REZENDE, A. A., ASSIS, M. A. Bignoniáceas de dezoito fragmentos florestais remanescentes no noroeste paulista, Brasil. Dissertação (Mestrado em Taxonomia Vegetal) - Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, SP. 2012.

SANCHES, M.C., VÁLIO, I.F.M. Seed and seedlings survival of some climber species in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Biotropica*, v. 34, n. 2, p. 323-327. 2002.

SANCHES, M.C., VÁLIO, I.F.M. Seedling growth of climbing species from a southeast Brazilian tropical forest. *Plant Ecology*, 154: 51-59. 2002b.

- SANCHES, M.C., VÁLIO, I.F.M. Photosynthetic response of two tropical liana species grown under different irradiances. *Photosynthetica*, v. 46, n. 4, p. 557- 566. 2008.
- SASAKI, S., MORI, T. Responses of Dipterocarp seedlings to light. *Malayan Forester* 44, 319-245. 1981.
- SCHNITZER, S.A., CARSON, W.P. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913–919. 2001.
- SCHNITZER, S. A., BONGERS, F. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 17, n. 5. p. 223-230. 2002.
- SCHNITZER, S.A. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Naturalist* 166: 262–276. 2005.
- SOUZA, R.P., VÁLIO, F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Rev. bras. Bot.* vol.26. 2003.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. 4. ed. Porto Alegre: Artmed. 2009.
- TOLEDO-ACEVES, T.; SWAINE, M.D. Biomass allocation and photosynthetic responses of lianas and pioneer tree seedlings to light. *Acta oecologica* 34, 38 – 49. 2008.
- VÁLIO, I.F.M. Seedling Growth of Understorey Species of a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. Vol. 46, n. 4: pp. 697-703. 2003.
- VALLADARES, F., GIANOLI, E., SALDAÑA, A. Climbing plants in a temperate rainforest understorey: searching for high light or coping with deep shade? *Annals of Botany* 108: 231–239. 2011.

VARGAS, B.C., ARAÚJO, G.M., SCHIAVINI, I., ROSA, P.O., HATTORI, E.K.O. Florística de trepadeiras em floresta semidecidual e em mata ciliar no vale do rio Araguari, MG. Bioscience Journal. v. 29, n. 1, p. 185-197. 2013.

VILELA A. E., RAVETTA, D. A. The effect of radiation on seedling growth and physiology in four species of *Prosopis* L. (Mimosaceae). Journal Arid Environmental, v. 44, n. 4, p. 415-423. 2000.

ZHU, S., CAO, K. Contrasting cost–benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. Oecologia 163: 591-599. 2010.

WALTERS, R.G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. J. Exp. Bot. 56: 435-447. 2005.

WHITE, A. K., CRITCHLEY, C. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. Photosynthesis Research, v. 59, p. 63–72. 1999.



**Anexo:** Fotos de *Fridericia florida* sob sombra (A) e sob sol pleno (B); fotos de *Cuspidaria sceptrum* sob sombra (C), sob sol pleno dois dias após a transferência da sombra e com sinais de fotoinibição (D), e sob sol pleno desde o início do experimento (E). Todas as fotos datam de 14/06/2013.