

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Plasticidade morfofisiológica em *Banisteriopsis argyrophylla* (A. Juss) B. Gates: uma liana de comum ocorrência em Florestas Estacionais Semidecíduais

Michelle Borges Tavares

Maria Cristina Sanches
Instituto de Biologia

Uberlândia - MG
Julho 2018

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço aos meus pais pelo suporte para que eu pudesse começar uma nova etapa em minha vida, especialmente a minha mãe, pois foi somente com sua ajuda que completar minha formação. Agradeço a minhas amigas Brenda, Jennifer e Mayara, que me ajudaram a trilhar o caminho durante a faculdade e com a qual formei vínculos para uma vida toda.

Agradeço especialmente a profa. Dra. Maria Cristina Sanches por sua excelente orientação e apoio durante a realização deste trabalho, a profa. Dra. Juliana Marzinek pela grande ajuda realizada para a conclusão deste projeto e ao mestrando André Ferreira de Castro Oliveira por sua contribuição para a coleta dos materiais e idas ao campo.

Ao prof. Dr. André Terra Nascimento e Ma. Danúbia Magalhães Soares por aceitarem participar da banca e oferecerem sugestões de melhoria para este trabalho, e a Fapemig e Capes pelo suporte e equipamentos fornecidos para a conclusão deste projeto.

A todos meu muito obrigado.

Plasticidade morfofisiológica em *Banisteriopsis argyrophylla* (A. Juss) B. Gates: uma liana heliófita de comum ocorrência em Florestas Estacionais Semidecíduais

RESUMO

Lianas apresentam intenso desenvolvimento em ambientes com muita luminosidade, como clareiras, bordas e ambientes fragmentados. A espécie *Banisteriopsis argyrophylla*, comum em florestas estacionais semidecíduais (FES), foi identificada nas bordas de um fragmento ambiental no município de Uberlândia, MG. Os indivíduos da espécie apresentavam folhas expostas ao sol e ao ambiente sombreado. Assim, foi avaliada a plasticidade morfofisiológica desta espécie, analisando folhas expostas ao sol e folhas na sombra. Foram realizadas medidas fisiológicas e morfológicas, além de medidas sobre as características anatômicas nas folhas de cinco indivíduos de *B. argyrophylla*. As folhas de sol apresentaram valores superiores em quase todas as medidas avaliadas, as quais a taxa de assimilação líquida de CO₂ (A_{CO₂}) e taxa de transpiração (E) obtiveram valores maiores em relação as folhas de sombra. Entretanto a condutância estomática (g_s) não diferiu significativamente entre os dois tipos foliares. Em relação as características morfológicas, o mesofilo se mostrou mais espesso nas folhas de sol, como também o parênquima paliçádico e o parênquima lacunoso, que apresentaram uma espessura maior em relação às folhas de sombra. A espessura da epiderme adaxial e abaxial não diferiram entre os tipos de folhas. Dentre as características avaliadas, as que demonstraram maior plasticidade foram as características fisiológicas, indicando que a espécie apresenta maior plasticidade fisiológica em relação a plasticidade morfológica.

Palavras-chave: Fotossíntese, eficiência da carboxilação, trepadeira, folhas de sol, folhas de sombra, espessura do mesofilo.

Morphophysiological plasticity in *Banisteriopsis argyrophylla* (A. Juss) B. Gates: a common heliophyte liana occurring in tropical semideciduous forests

ABSTRACT

Lianas are frequently found in high light environments such as gaps, forest edges and fragmented environments. The species *Banisteriopsis argyrophylla*, common in semideciduous tropical forests (FES), was identified on the edges of an environmental fragment in the city of Uberlândia - MG. The individuals of the species had leaves exposed to the full sunlight and to the shaded environment. Thus, the morphophysiological plasticity of this species was evaluated by analyzing leaves exposed to the sun and leaves in the shade. Physiological and morphological measurements were performed, as well as measures on the anatomical characteristics in leaves of five individuals of *B. argyrophylla*. The leaves of the sun presented higher values in almost all the evaluated measures, which the net CO₂ assimilation rate (A_{CO₂}) and the transpiration rate (E) obtained higher values in relation to the shade leaves. However, stomatal conductance (g_s) did not differ significantly between the two leaf types. Regarding the morphological characteristics, the mesophyll thickness, the palisade parenchyma thickness and the spongy parenchyma thickness were superior in sun leaves when compared to shade leaves, while the adaxial epidermis thickness and abaxial epidermis thickness did not differ. The physiological traits demonstrated greater plasticity than morphological traits, indicating the *B. argyrophylla* species presents greater physiological plasticity in relation to the morphological plasticity.

Key-words: Carboxylation efficiency, climbers, photosynthesis, shade leaves, sun leaves, thickness mesophyll.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	06
2. OBJETIVOS	08
3. MATERIAL E MÉTODOS	08
3.1 Área de estudo e seleção do material vegetal	08
3.2 Medidas de trocas gasosas	09
3.3 Medidas Anatômicas	10
3.4 Análise dos dados	10
4. RESULTADOS	11
4.1 Medidas de trocas gasosas	11
4.2 Medidas Anatômicas	14
5. DISCUSSÃO	16
6. CONCLUSÃO	19
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20

1. INTRODUÇÃO

Lianas são um grupo de plantas que desempenham um importante papel no ecossistema florestal, sendo encontradas em várias florestas ao longo do mundo, principalmente nos trópicos (Schnitzer & Bongers, 2002), do qual compõem cerca de 18 a 22% da diversidade florestal (Acevedo-Rodriguez, 2005). Apesar de suas raízes serem fixas no solo elas utilizam outras plantas, especialmente as árvores, como suporte para crescer a partir do chão e se elevarem em direção ao dossel da floresta (Schnitzer & Bongers, 2002). No entanto as lianas competem por recursos como água, luz e nutrientes com árvores e outras plantas que utilizam como apoio, além de causarem vários impactos na comunidade florestal (Schnitzer, 2005). Elas podem afetar a regeneração em clareiras (Schnitzer et al., 2000), reduzir o crescimento de suas árvores hospedeiras (Pérez-Salicrup & Barker, 2000), e quando em abundância são consideradas um inconveniente por razões econômicas e de conservação (Santos et al., 2009). Contudo, agregam positivamente na dinâmica florestal, atuando como um importante recurso alimentar para os animais pois florescem e frutificam enquanto as demais espécies encontram-se em estágio vegetativo (Gentry, 1991; Morellato & Leitão-Filho, 1996) e criam uma conexão entre as copas das árvores facilitando o deslocamento de animais não voadores (Putz, 1984).

As lianas apresentam rápido crescimento em bordas, clareiras e ambientes fragmentados (Putz, 1984), indicando um bom desenvolvimento em ambientes com grande incidência de luz (Lüttge, 2008). Entretanto estudos apontam que algumas espécies são capazes de germinar no sub-bosque de florestas tropicais, dando indícios de que diversas espécies de lianas apresentam crescimento em ambiente de sombra (Nabe-Nielsen, 2002; Sanches & Válio, 2002; Paula et al., 2018). Indivíduos que crescem em ambientes sombreados apresentam menor massa por área foliar (Lusk et al., 2008), baixa capacidade fotossintética e taxa de respiração quando comparado a plantas que crescem em um ambiente com maior intensidade de luz (Montgomery, 2004).

Plantas que se desenvolvem melhor em ambientes com grande incidência de luz possuem maior plasticidade às alterações ambientais quando comparada às espécies mais tolerantes à sombra (Yuan et al., 2016). Plasticidade é a habilidade de modificar a expressão fenotípica frente a mudanças ambientais como luz, água e temperatura (West-Eberhard, 2003). Plantas que crescem em ambiente com muita luz possuem folhas mais espessas e maior quantidade de componentes que determinam a capacidade fotossintética, como um grande número de cloroplastos por área, largo volume de estroma e tilacóides expostos na região estromal dos cloroplastos (Lambers et al., 2008). As células do parênquima paliçádico e parênquima lacunoso são bem desenvolvidas e o parênquima paliçádico é alongado (Björkman, 1981), contribuindo para o aumento da espessura foliar. Já as folhas de sombra tendem a possuir folhas mais finas com maior espaço entre as células do mesofilo, contribuindo para que o espectro de luz se espalhe dentro da folha e aumentando a eficiência de absorção de luz pelos pigmentos fotossintetizantes (Vogelmann et al., 1996).

A espécie *Banisteriopsis argyrophylla* (A. Juss) B. Gates pertence à família Malpighiaceae, possui caule volúvel como modo de ascensão, e é encontrada em bordas de florestas estacionais semidecíduais na região de Uberlândia, Minas Gerais (Vargas et al., 2013). De acordo com Vargas (2012), *B. argyrophylla* está entre as três espécies de lianas mais abundantes nas florestas estacionais semidecíduais da região. Esta espécie, assim como *Fridericia florida* e *Pyrostegia vensusta*, foi observada crescendo desde próximo ao solo, até acima da copa das árvores. Tal padrão de ocupação na borda da floresta gera indícios que *B. argyrophylla* apresenta uma alta plasticidade para o uso da luz. De fato, observações iniciais mostraram que ramos desta liana apresentam folhas nas extremidades expostas ao sol e folhas mais basais expostas à sombra gerando uma distribuição complexa da folhagem, ainda que a espécie ocorra em ambiente com potencial alta intensidade de luz como a borda da floresta.

Sabe-se que plântulas de lianas apresentam uma alta plasticidade para crescer em diferentes ambientes de luz (Sanches & Válio, 2002; Nabe-Nielsen, 2002), contudo considerando lianas adultas, pouco se conhece sobre a expressão da plasticidade fisiológica e/ou morfológica em função das alterações no ambiente de luz neste grupo de plantas. Portanto, estudos sobre a adaptação de lianas frente a alterações no ambiente de luz são de grande importância devido à ampla influência que lianas exercem na comunidade florestal.

2. OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho foi avaliar a magnitude das diferenças morfofisiológicas em folhas expostas ao sol e folhas expostas à sombra de *B. argyrophylla* sob condições naturais em uma borda de uma floresta estacional semidecidual, considerando que a espécie apresenta bom desenvolvimento em ambiente com grande incidência de luz, devido a sua preferência em colonizar ambientes fragmentados como a borda florestal.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo e seleção do material vegetal

O estudo foi conduzido em um fragmento de floresta estacional semidecidual (FES) de 30 hectares em bom estado de conservação (Nascimento et al., 2012), situado na propriedade rural da Fazenda do Glória localizada ao sul do município de Uberlândia (18° 57'S e 48 °12'W). O clima da região é do tipo Cwa (Alvares et al., 2013), apresentando uma estação seca de abril a setembro e uma estação chuvosa de outubro a março. A média anual da pluviosidade varia entre 1400 a 1700 mm, com temperaturas máximas variando entre 27 a 30°C e temperaturas mínimas ao redor de 18°C (Alvares et al., 2013).

Os ramos com frutos de *Banisteriopsis argyrophylla* foram coletados e o material testemunho foi herborizado e incorporado ao “Herbarium Uberlandensis”. Foram selecionados cinco indivíduos adultos de *B. argyrophylla* crescendo sob a borda da floresta, considerando-se entre cada um uma distância mínima ao longo da borda. Os indivíduos foram marcados com fitas zebradas. A partir desses indivíduos foram selecionados ramos com folhas expostas ao sol e ramos com folhas expostas à sombra para medidas fisiológicas e anatômicas.

3.2 Medidas de trocas gasosas

As trocas gasosas foram mensuradas em dezembro de 2017 na estação chuvosa, utilizando-se um medidor de fotossíntese portátil (Infra-Red Gas Analyser- LCPro - ADC). O sistema de trocas gasosas do aparelho é aberto de maneira que o fluxo de ar fresco (novo) seja contínuo. Através da diferença entre o ar atmosférico e o ar oriundo da câmara foliar, foram obtidas as taxas de assimilação líquida do CO₂ (A_{CO_2} $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a taxa de transpiração E ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a taxa de condutância estomática g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Além dessas variáveis o aparelho registra também a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) na faixa de 400-700 nm ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) e a concentração intercelular do CO₂ (C_i $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A eficiência do uso da água definida como a razão entre a taxa de assimilação líquida de CO₂ e a taxa de transpiração (A/E , $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a eficiência instantânea da carboxilação (A/C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{Pa}^{-1}$) foram calculadas a partir dos valores de A_{CO_2} , E e C_i (Tucci et al., 2011). Todas as medidas foram efetuadas no período matutino entre 09 as 10 horas da manhã, evitando-se dessa forma possíveis efeitos de depressão da condutância estomática. Para as medidas foi selecionada uma folha mais expandida exposta ao sol e uma folha mais expandida sob a sombra em cada um dos cinco indivíduos adultos marcados.

3.3 Medidas Anatômicas

Três folhas oriundas de ramos expostos ao sol e três folhas de ramos de sombra de cada um dos cinco indivíduos foram coletadas e acondicionadas em sacos de papel individualizados, mantidos em uma caixa de isopor e levadas ao laboratório.

Com uma lâmina de barbear, foram seccionados cortes quadrangulares na região central da folha e estes cortes foram fixados em solução FAA 50 (formaldeído, etanol 50%, e ácido acético na proporção de 18:1:1) por 48 horas (Johansen, 1940) e depois colocados em etanol 50% para conservação (Berlyn, Miksche, Sass, 1976).

Posteriormente, o material foi desidratado em solução progressiva de etanol e ao final do processo as amostras foram embebidas em resina sintética, conforme orientação do fabricante. Em seguida, o material foi seccionado em um micrótomo rotatório com espessura de 10 μ m e os cortes fixados em lâmina, sendo corados com azul de toluidina pH 4,7 (O'Brien et al., 1964 modificado) e montadas com Entellan®. Sudan IV foi usado para destacar a cutícula (Johansen, 1940). Os cortes foram observados sob um microscópio Olympus BX41 e as imagens obtidas a partir de uma câmera fixada ao microscópio. A partir das imagens a espessura da cutícula, da epiderme adaxial, da epiderme abaxial, do mesofilo, do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso foram medidas usando uma lente objetiva de 80x para cada amostra.

3.4 Análise dos dados

A comparação das medidas fisiológicas e morfológicas entre as folhas expostas ao sol e folhas expostas à sombra foi feita através de análise de variância (ANOVA) seguida pelo teste de Tukey, após a verificação da normalidade dos dados e homogeneidade de variâncias (Sokal & Rohlf, 1981).

4. RESULTADOS

4.1 Medidas de trocas gasosas

A incidência de luz nas folhas de sombra foi muito baixa, como demonstrado pelos valores da radiação fotossinteticamente ativa no plano da folha (RFA). Na sombra os valores médios da RFA foram próximos de $101 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ao passo que nas folhas expostas ao sol os valores alcançaram $1984 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante as medidas (Fig. 1A). As folhas de sol apresentaram valores superiores em quase todas as características avaliadas. A taxa de assimilação líquida de CO_2 (A_{CO_2}) atingiu valores cinco vezes maiores nas folhas de sol em comparação às folhas de sombra, alcançando valores médios de $11,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($F = 47,26$, $p = 0,0008$; Fig. 1B). Da mesma forma, as folhas de sombra apresentaram uma taxa de transpiração (E) menor, alcançando praticamente a metade do valor total alcançado pelas folhas de sol ($F = 36,71$, $p = 0,0014$; Fig. 1D). Porém, a condutância estomática (g_s) não divergiu significativamente entre os dois tipos foliares ($F = 1,08$, $p = 0,33$), apesar da grande divergência de intensidade de luz demonstrada pelo RFA em ambos os tipos de ambientes (Fig. 1C).

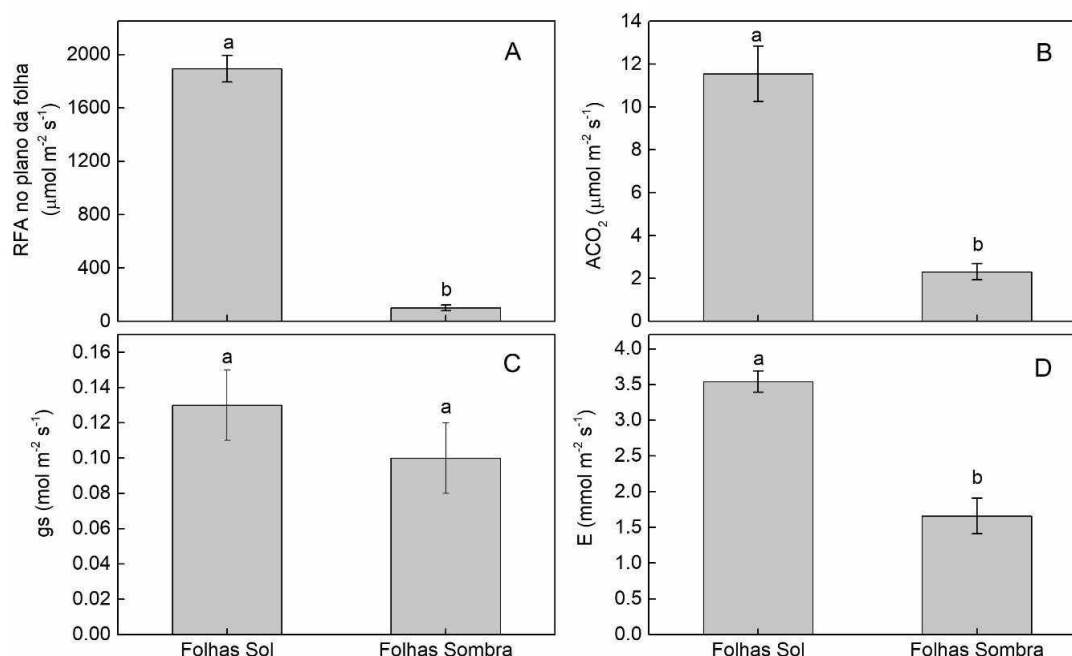


Fig. 1. Valores médios da radiação fotossinteticamente ativa no plano da folha (RFA) (A), da taxa de assimilação líquida de CO₂ (A_{CO₂}) (B), da condutância estomática (g_s) (C) e da transpiração (E) (D) entre folhas de sol e sombra de *Banisteriopsis argyrophylla*. Valores representam a média ± SE em cinco folhas expostas ao sol e cinco folhas expostas à sombra de *B. argyrophylla*, crescendo sob a borda de um fragmento de floresta estacional semidecidual. Valores seguidos por letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

A concentração intercelular de CO₂ (C_i) foi muito expressiva nas folhas de sombra, alcançando valores 40% maiores em relação às folhas de sol ($F = 1,08$, $p = 0.0001$; Fig. 2A). Entretanto, a eficiência da carboxilação (A/C_i) nas folhas de sombra foi muito baixa, alcançando somente 10% do valor atingido pelas folhas de sol ($F = 40,89$, $p = 0.001$; Fig. 2B). Mesmo com os valores equilibrados de g_s entre as folhas expostas ao sol e as folhas expostas ao ambiente sombreado, a eficiência de uso da água (A/E) nas folhas de sol foi consideravelmente maior ($F = 18,61$; $p = 0,005$; Fig. 2C).

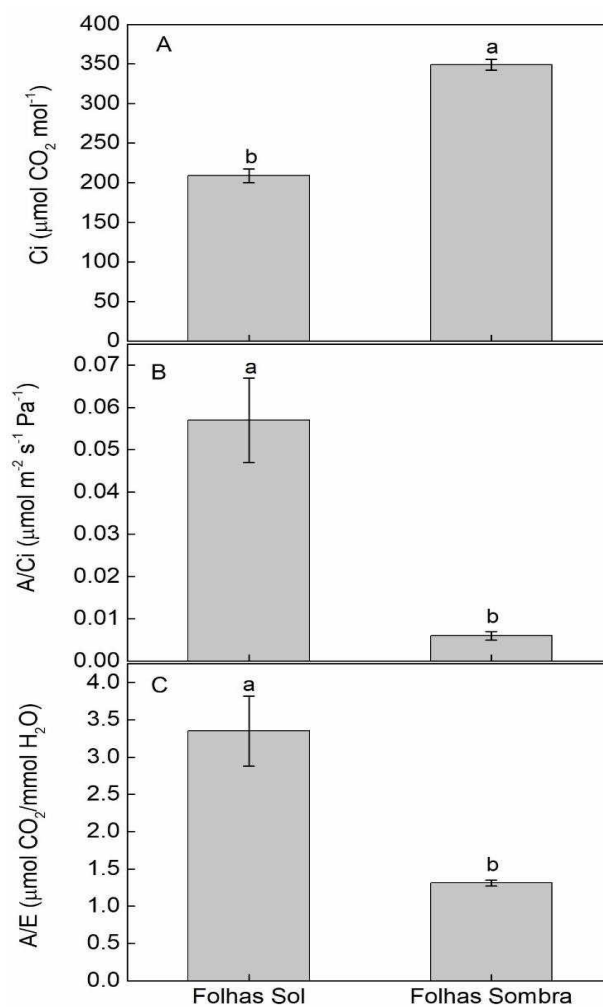


Fig. 2. Valores médios da concentração intercelular de CO_2 (C_i) (A), da eficiência da carboxilação (A/C_i) (B), e da eficiência do uso da água (A/E) (C) em folhas de sol e sombra de *Banisteriopsis argyrophylla*. Valores representam a média \pm SE em cinco folhas expostas ao sol e cinco folhas expostas à sombra de *B. argyrophylla*, crescendo sob a borda de um fragmento de floresta estacional semidecidual. Valores seguidos por letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

4.2 Medidas Anatômicas

Os cortes transversais de *B. argyrophylla* mostram que suas folhas são dorsiventrais, com uma camada de parênquima paliçádico e uma camada de parênquima lacunoso. Observa-se a presença de tricomas e os estômatos estão localizados na parte abaxial da folha (Figura 3).

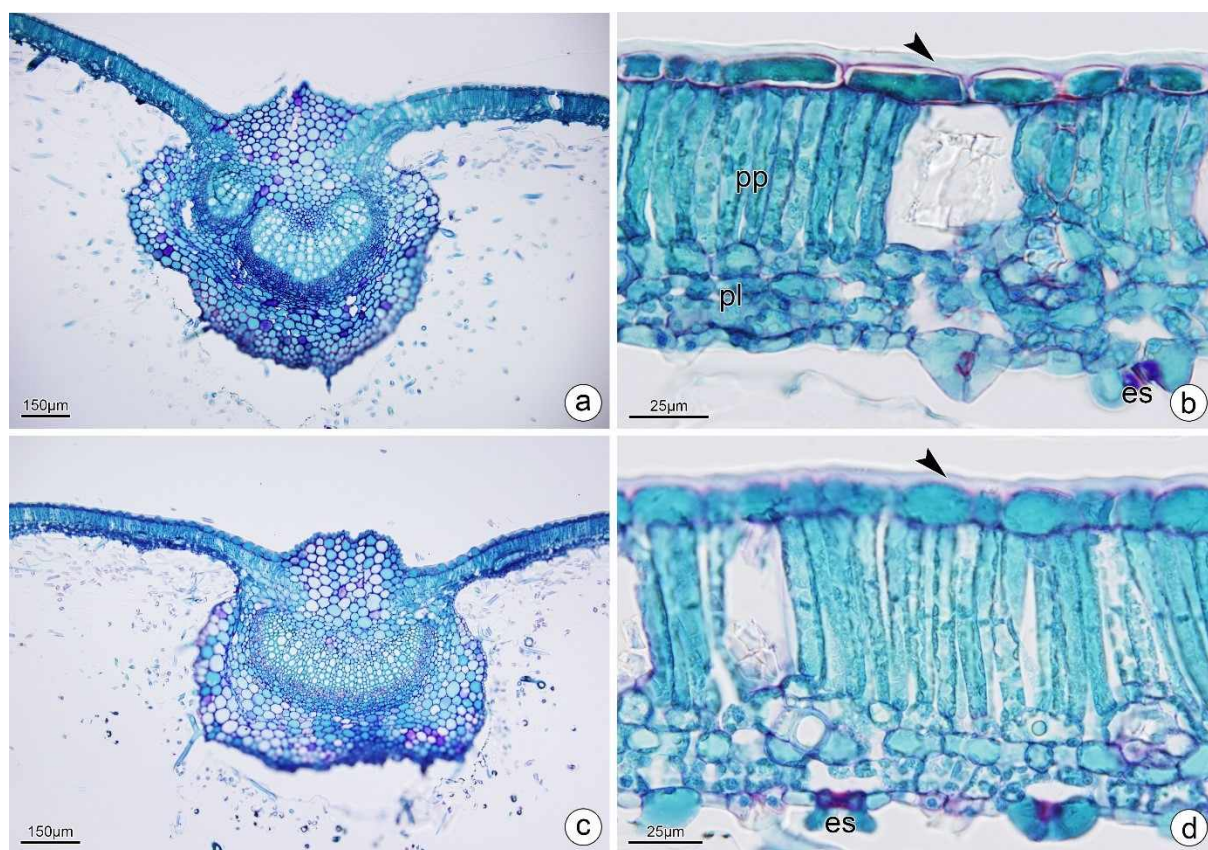


Fig. 3. Cortes transversais de folhas de *Banisteriopsis argyrophylla*, crescendo sob a borda de um fragmento de floresta estacional semidecidual. **a, c:** nervura central. **b, d:** mesofilo. **a, b:** folhas de sombra, **c, d:** folhas de sol. pp. parênquima paliçádico, pl. parênquima lacunoso, es. estômato. Ponta de seta: cutícula.

Em relação às características anatômicas, não houve variação entre os dois tipos foliares, considerando-se a espessura da cutícula e a espessura da epiderme adaxial e abaxial (Tabela 1). Da mesma forma, a razão entre parênquima lacunoso e parênquima paliçádico bem como a razão entre parênquima paliçádico e espessura do mesofilo foram similares entre as folhas de sol e de sombra. Contudo, nas folhas de sol, o mesofilo se mostrou mais espesso, como também

o parênquima paliçádico e o parênquima lacunoso, os quais apresentaram uma espessura maior em relação às folhas de sombra (Tabela 1).

Tabela 1. Características anatômicas foliares em *Banysteriopsis argyrophylla*, crescendo sob a borda de um fragmento de floresta estacional semidecidual. Parênquima paliçádico (PP), parênquima lacunoso (PL). Valores representam a média \pm SE em cinco folhas expostas ao sol e cinco folhas expostas à sombra. Valores seguidos por letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Características foliares	Folhas de sol	Folhas de Sombra	F (<i>p</i>)
Cutícula (μm)	2,41 \pm 0,21 a	2,40 \pm 0,38 a	0,00 ($p = 0,99$)
Epiderme adaxial (μm)	10,60 \pm 1,16 a	9,99 \pm 0,97 a	0,15 ($p = 0,70$)
Epiderme abaxial (μm)	5,13 \pm 0,20 a	5,47 \pm 0,31 a	0,89 ($p = 0,62$)
Espessura mesofilo (μm)	87,61 \pm 7,04 a	64,57 \pm 3,40 b	8,73 ($p = 0,01$)
Espessura de PP	56,97 \pm 6,85 a	40,16 \pm 3,31 b	7,25 ($p = 0,03$)
Espessura de PL	30,64 \pm 2,07 a	24,40 \pm 0,91 b	7,65 ($p = 0,02$)
Razão PL/PP	0,57 \pm 0,03 a	0,63 \pm 0,06 a	0,26 ($p = 0,62$)
Razão PP/mesofilo	0,64 \pm 0,03 a	0,62 \pm 0,02 a	0,36 ($p = 0,57$)

5. DISCUSSÃO

O padrão de crescimento de *Banisteriopsis argyrophylla* na borda florestal resulta na formação de uma copa bastante complexa com folhas mais expostas ao sol e folhas mais expostas à sombra. Este ambiente heterogêneo de luz resultou em respostas diferenciadas entre as folhas do mesmo indivíduo. Como organismos sésseis, a capacidade de ajustar o fenótipo aos diferentes ambientes de luz pode ser crucial para a sobrevivência e o desenvolvimento das plantas (Valladares et al., 2000; Lambers et al., 2008).

De fato, a taxa de assimilação líquida de CO₂ apresentou pronunciada diferença entre folhas de sol e de sombra. Este padrão de resposta é condizente ao encontrado para espécies juvenis de lianas e espécies arbóreas oriundas de florestas estacionais semidecíduais (Ribeiro et al., 2005; Silvestrini et al., 2007; Sanches & Válio, 2008). Também vale destacar que os valores máximos das taxas fotossintéticas obtidas no presente estudo estão dentro do rol encontrado em outras espécies de lianas em uma floresta estacional semidecidual na China (Zhu & Cao, 2010; Chen et al., 2017). Nota-se que neste estudo a taxa fotossintética nas folhas de sol foi maior e por esta razão houve maior consumo de carbono interno (C_i), explicando o alto valor de A_{CO2} encontrado e os baixos valores de C_i apresentados entre as folhas de sol quando comparado às folhas de sombra. Tais alterações resultaram em uma alta eficiência da carboxilação (A/C_i) entre as folhas de sol.

Apesar de Lichtenthaler et al. (2007) ressaltar que uma alta taxa fotossintética em plantas tolerantes ao sol é correlacionada com uma alta taxa de condutância estomática (g_s), este padrão não foi observado neste estudo, pois a taxa de g_s entre as folhas de sol e sombra não apresentou variação, no qual em ambos os tipos foliares os valores de g_s foram próximos a 10 mol m⁻² s⁻¹. Como consequência do grau de abertura estomática entre as folhas de sombra, uma alta concentração interna de carbono foi observada entre estas folhas. É provável que a redução na taxa fotossintética entre as folhas de sombra tenha sido ocasionada por uma limitação na

disponibilidade de luz que atinge a superfície foliar ou por uma limitação na regeneração da Ribulose 1,5 bifosfato, molécula aceptora de carbono (Lambers et al., 2008). Contudo, em ambiente com alta concentração de carbono no interior do mesófilo, a atividade oxigenase da Rubisco torna-se reduzida. Assim, caso um fecho de luz de alta intensidade alcance a superfície da folha ao longo do dia, aumentos na atividade fotossintética poderão ser observados (Sanches & Válio, 2008). No entanto, o acúmulo de carbono interno entre as folhas da sombra indica que o mesmo não está sendo utilizado nas reações bioquímicas da fotossíntese. Para esclarecermos se a fotossíntese entre as folhas sombreadas de *B. argyrophylla* é limitada apenas por luz ou por alguma etapa das reações bioquímicas associadas ao metabolismo de carbono, novas medidas de trocas gasosas ao longo do dia deverão ser conduzidas.

Outra característica que não foi influenciada pela abertura estomática, foi a taxa de transpiração entre as folhas dos dois ambientes. A transpiração nas folhas de sombra foi baixa quando comparada a transpiração nas folhas de sol. Este fato se deve ao ambiente do local em que as folhas se encontravam que por estarem sombreadas por efeito de cobertura de folhas de outras espécies da borda a incidência de vento provavelmente seria menor. Tais condições contribuem para o aumento da espessura da camada limite na folha o que reduz a taxa de transpiração (Lambers et al., 2008). A razão entre a taxa fotossintética e a taxa de transpiração fornece a eficiência do uso da água. Entre as folhas de sol nota-se que esta razão foi superior em relação às folhas de sombra. Tal uso pode ser considerado um atributo importante para as lianas que são consideradas heliófitas e ocupam ambientes onde a demanda evaporativa da atmosfera é alta (Sanches & Válio, 2008).

Características morfológicas como a estrutura foliar influenciam na capacidade de interceptação de luz e espessura da camada limite, afetando a absorção de luz, equilíbrio energético e difusão gasosa (Vogelmann et al., 1996). O aumento da espessura foliar em folhas de sol é influenciado pela formação de células paliádicas alongadas, ou pela capacidade

desenvolver múltiplas camadas de parênquima paliçádico (Lambers, et al., 2008). Os dados das características anatômicas do presente estudo mostram que as folhas de sol são mais espessas e apresentam células do parênquima paliçádico mais alongadas. As células do parênquima paliçádico dispostas como pilares em colunas paralelas podem funcionar como “tubos condutores de luz” ao passo que as células do parênquima esponjoso dispostas de forma mais irregular com amplos espaços de ar contribuem para o espalhamento mais eficiente da luz. Assim o espectro de luz absorvida pela folha é disperso e refletido entre os espaços intercelulares, aumentando a dispersão de luz interna na folha e consequentemente a probabilidade de a mesma ser absorvida (Vogelmann et al., 1996; Gratani & Bombelli, 2000).

Embora diferenças significativas entre a espessura da epiderme adaxial e abaxial não tenham sido observadas entre os dois tipos foliares (Figura 3), nota-se que os valores obtidos no presente estudo foram próximos aos obtidos por Sanches et al. (2017) para *Cedrela fissilis* expostas a luz solar plena e também próximos ao encontrado por Gratani e Bombelli (2000) para espécies arbustivas do Mediterrâneo, revelando uma tendência a uma característica xeromórfica nas folhas de *B. argyrophylla*. Logo, a epiderme bem como a cutícula relativamente espessas em ambos os tipos foliares nos dão indícios de uma possível proteção contra fotoinibição em momentos do dia de alta intensidade luminosa.

Em suma, dentre as seis características fisiológicas avaliadas, cinco como taxa de assimilação de CO₂, taxa de transpiração, eficiência do uso da água e eficiência da carboxilação foram as que se mostraram mais significativas às mudanças na intensidade de luz, ao passo que dentre as oito características anatômicas avaliadas, apenas três sofreram alterações. Logo, a plasticidade fisiológica foi mais evidente em *B. argyrophylla* que a plasticidade morfológica. Importante ressaltar que observações feitas ao final da estação seca, em setembro de 2017, mostraram que os indivíduos de *B. argyrophylla* estavam sem folhas. Portanto uma alta

capacidade fotossintética e alta plasticidade fisiológica possibilita um eficiente ganho de carbono na estação de crescimento aumentando a probabilidade de a espécie manter seus processos ativos para produzir novas folhas com a volta do período chuvoso (Opler et al., 1991, Kalácska et al., 2005).

6. CONCLUSÃO

As folhas expostas ao sol apresentaram folhas mais espessas e maior eficiência fotossintética quando comparado a folhas de sombra. Estes resultados encontrados aliados a uma alta eficiência de carboxilação e uso da água indicam que *Banisteriopsis argyrophylla* é uma espécie heliófita, por apresentar características que garantem um bom desenvolvimento em ambientes com grande intensidade de luz.

Frente a um ambiente de sombra, *B. argyrophylla* demonstra maior plasticidade para as características fisiológicas em relação as características morfológicas. Novos estudos podem ser conduzidos a fim de verificar o processo de fotossíntese e seus processos fisiológicos nas folhas de sombra.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACEVEDO-RODRÍGUEZ, P. et al. Vines and climbing plants of Puerto Rico and the Virgin Islands. **Contributions from the United States National Herbarium**, v. 51, p. 1-483, 2005.

ALVARES, C.A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

BERLYN, G. P., MIKSCHE, J. P., & SASS, J. E. Botanical microtechnique and cytochemistry. **Iowa State University Press**, 1976.

BJÖRKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. **Physiological plant ecology I**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 57-107, 1981.

CHEN, Y. et al. Physiological regulation and efficient xylem water transport regulate diurnal water and carbon balances of tropical lianas. **Functional Ecology**, v. 31, n. 2, p. 306-317, 2017.

GRATANI, L.; BOMBELLI, A. Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. **Environmental and experimental botany**, v. 43, n. 2, p. 141-153, 2000.

GENTRY, A.H. The distribution and evolution of climbing plants. In: PUTZ, F.E.; MOONEY, H.A. **The biology of vines**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 3-49, 1991.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, Inc.; London, 1940.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. Photosynthesis, respiration, and long-distance transport. **Plant physiological ecology**. Springer New York, p. 10-153, 2008.

LICHTENTHALER, H.K. et al. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 45, n. 8, p. 577-588, 2007.

LUSK, C.H. et al. Why are evergreen leaves so contrary about shade? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 6, p. 299-303, 2008.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Springer Science & Business Media, p. 139-192, 2008.

KALÁCSKA, M.; CALVO-ALVARADO, J.C.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G.A. Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of succession. **Tree Physiology**, v. 25, n. 6, p. 733-744, 2005.

MONTGOMERY, R. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. **Tree Physiology**. v. 24, p. 155-167, 2004.

MORELLATO, P.C.; LEITAO-FILHO, H.F. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. **Biotropica**, p. 180-191, 1996.

NABE-NIELSEN, J. Growth and mortality rates of the liana *Machaerium cuspidatum* in relation to light and topographic position. **Biotropica**, v. 34, n. 2, p. 319-322, 2002.

NASCIMENTO, A.R.T. et al. Gap area and tree community regeneration in a tropical semideciduous forest. **Tropical Forests**, p. 139–154, 2012.

O'BRIEN, T.P.; FEDER, N.; MCCULLY, Mi E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, v. 59, n. 2, p. 368-373, 1964.

OPLER, P.A.; BAKER, H.G.; FRANKIE, G.W. Seasonality of climbers: a review and example from Costa Rican dry forest. **The biology of vines**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 377-391, 1991.

PAULA, S.M.; BOSELLI, M.A.; SANCHES, M.C. Chlorophyll fluorescence and initial growth of two liana species, *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) L.G. Lohmann and *Fridericia florida* (DC) L.G. Lohmann under changes of natural light conditions. **Photosynthetica** no prelo, 2018.

PÉREZ-SALICRUP, D.R.; BARKER, M.G. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. **Oecologia**, v. 124, n. 4, p. 469-475, 2000.

PUTZ, F.E. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. **Ecology**, v. 65, n. 6, p. 1713-1724, 1984.

RIBEIRO, R.V. et al. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, n. 1, p. 149-161, 2005.

SANCHES, M.C.; VÁLIO, I.F.M. Seedling growth of climbing species from a southeast Brazilian tropical forest. **Plant Ecology**, v. 159, n. 1, p. 51-59, 2002.

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.

SANCHES, M.C. et al. Morpho-physiological responses in *Cedrela fissilis* Vell. submitted to changes in natural light conditions: implications for biomass accumulation. **Trees**, v. 31, n. 1, p. 215-227, 2017.

SANTOS, K.; KINOSHITA, L.S.; REZENDE, A.A. Species composition of climbers in seasonal semideciduous forest fragments of Southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 4, p. 175-188, 2009.

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

SCHNITZER, S.A.; DALLING, J.W.; CARSON, W.P. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 4, p. 655-666, 2000.

SCHNITZER, S.A.; BONGERS, F. The ecology of lianas and their role in forests. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 5, p. 223-230, 2002.

SCHNITZER, S.A. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. **The American Naturalist**, v. 166, n. 2, p. 262-276, 2005.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. 1981. **Biometry**. 1981.

TUCCI, M.L.S. et al. Gas exchanges in peach palms as a function of the spad chlorophyll meter readings. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, p. 267-274, 2011.

WEST-EBERHARD, M.J. Developmental plasticity and evolution. **Oxford University Press**, 2003.

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

VARGAS, B.C. et al. Florística de trepadeiras em fragmentos de floresta estacional semidecidual em Uberlândia, Minas Gerais. **Dissertação (Mestrado) Universidade Federal de Uberlândia**, 2012.

VARGAS, B.C. et al. Florística de trepadeiras em floresta semidecidual e em mata ciliar no vale do rio Araguari, MG. **Bioscience Journal**, v. 29, n. 1, 2013.

VOGELMANN, T.C. et al. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 19, n. 2, p. 159-170, 1996.

YUAN, C.M. et al. Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. **Ecological research**, v. 31, n. 3, p. 375-384, 2016.

ZHU, S.D.; CAO, K.F. Contrasting cost–benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. **Oecologia**, v. 163, n. 3, p. 591-599, 2010.