

**UNIVERSIDADE FEDERAL UBERLÂNDIA**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

RAUL CARVALHO VALE

**As respostas ecofisiológicas em função da luz explicam a distribuição  
de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) em áreas de formações florestais e savânicas?**

Uberlândia

2024

RAUL CARVALHO VALE

**As respostas ecofisiológicas em função da luz explicam a distribuição de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) em áreas de formações florestais e savânicas?**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Universidade Federal de Uberlândia, como requisito obrigatório para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof. Dra. Maria Cristina Sanches

Uberlândia

2024

RAUL CARVALHO VALE

**As respostas ecofisiológicas em função da luz explicam a distribuição de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) em áreas de formações florestais e savânicas?**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Universidade Federal de Uberlândia, como requisito obrigatório para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof. Dra. Maria Cristina Sanches

Uberlândia, 18 de Julho de 2024

Banca Examinadora

---

Prof. Dra. Maria Cristina Sanches - INBIO (UFU)

---

Prof. Dr. Orlando Cavalari de Paula - INBIO (UFU)

---

Prof. Dr. Danilo Marques - INBIO (UFU)

## AGRADECIMENTOS

Dedico este trabalho ao meu falecido padrasto Victor Peçanha de Miranda Coelho. Foi biólogo, botânico, professor, e o principal responsável pela minha procura da fisiologia vegetal, área da qual me apaixonei e me encontrei.

Agradeço à minha mãe, Mychelle Carvalho, o maior exemplo que tenho na vida. Muitas vezes sozinha, me criou e protegeu do mundo para que eu pudesse crescer e andar com meus próprios pés.

Agradeço à minha orientadora Maria Cristina pelo excepcional trabalho em me guiar nesse processo inicial da minha vida acadêmica. Sua paciência e disposição foram os principais fatores para tudo isso ser possível. Uma amizade que sou muito feliz de ter criado.

Expresso toda minha gratidão aos membros que compõem minha banca, professores Orlando Cavallari de Paula e Danilo Marques, por dedicarem seu tempo e sabedoria para avaliar meu trabalho. Suas contribuições serão sempre lembradas e levadas comigo por toda minha jornada acadêmica.

Aos meus amigos não consigo achar agradecimentos suficientes para expressar minha imensa gratidão por poder ter dividido experiências, felicidades e tristeza nesse processo engraçado, em que estamos tentando entender o que significa ser um adulto funcional. Em especial Anthony Coldebella, Nadine Scocco, Renato Pereira, Rafael Isaac, Heitor Lemos, Alicia Benfato e Luti Hack Solazzi.

Quero agradecer também à professora Dra. Vanessa Terra dos Santos, pela coleta dos frutos de jatobá, dos quais foram retiradas as sementes usadas neste trabalho. A instituição de fomento à pesquisa CNPq por ter tornado esse trabalho possível.

## RESUMO

Plântulas em ambientes naturais estão expostas a uma grande heterogeneidade de luz. O excesso de luz pode causar fotoinibição, e a redução do recurso também pode levar a problemas no desenvolvimento inicial da planta. Conhecer as respostas morfofisiológicas a essas condições de plantas nativas é fundamental para aprimorar o seu manejo. *Hymenaea courbaril* L. pertence à família Fabaceae e ocorre por quase todos os biomas brasileiros. Para testar a capacidade morfofisiológicas dessa espécie foram semeadas 75 sementes de *H. courbaril* em vasos em um viveiro. Após a germinação e expansão dos eófilos, foram separadas 15 plantas para três tratamentos (100% de irradiância em sol pleno, 7% de irradiância em sombreamento parcial e 1% de irradiância em sombreamento denso). Seis plantas foram removidas dos vasos, e medidas de crescimento (altura, diâmetro do caule, comprimento da raiz) e de biomassa seca foram feitas para determinação inicial. As plântulas ficaram em condições experimentais por 103 dias. Medidas do rendimento quântico potencial, efetivo e transporte de elétrons foram feitas para possível determinação de fotoinibição. Também foram feitas medidas de trocas gasosas (assimilação de CO<sub>2</sub>, condutância estomática e transpiração) e do Índice de Clorofila Falker nos metafílos e nos eófilos. Após os 103 dias de experimento, dez plantas por tratamento foram retiradas dos vasos para medição de área foliar, dados de crescimento e de biomassa seca. Com esses dados foram calculadas as razões de massa dos órgãos vegetais, área foliar específica e razão da área foliar dos metafílos e eófilos e a taxa de crescimento relativo. Nos resultados, observamos uma fotoinibição dinâmica nas plântulas de *H. courbaril* sob 100% de irradiância, sem afetar sua capacidade fotossintética. As plantas sombreadas investiram mais recursos nas folhas, enquanto aquelas sob o sol pleno investiram mais em suas raízes. Todas as plantas sobreviveram, mas a taxa de crescimento relativo das plantas mais sombreadas foi próximo de zero, enquanto as plantas mais iluminadas tiveram um alto valor. Os eófilos mostraram dados que denotam um possível auxílio à sobrevivência das plantas na sombra. O estudo demonstrou grande plasticidade morfofisiológica da espécie *Hymenaea courbaril*, que apresentou total sobrevivência em todas as condições e não foi afetada pela grande irradiação luminosa.

**Palavras-chave:** Cerrado, distribuição de biomassa, fotoinibição, Jatobá da Mata, trocas gasosas

## ABSTRACT

Seedlings in natural environments are exposed to a wide range of light conditions. Excess light can cause photoinhibition, while reduced light availability can also lead to developmental issues in the early stages of plant growth. Understanding the morphophysiological responses of native plants to these conditions is crucial for improving their management. *Hymenaea courbaril* L. belongs to the Fabaceae family and is found in nearly all Brazilian biomes. To assess the morphophysiological capabilities of this species, 75 seeds of *H. courbaril* were sown in pots in a nursery. After germination and expansion of the cotyledons, 15 plants were selected for three treatments (100% irradiance in full sun, 7% irradiance in partial shade, and 1% irradiance in dense shade). Six plants were removed from the pots, and initial growth measurements (height, stem diameter, root length) and dry biomass determination were conducted. The seedlings remained under experimental conditions for 103 days. Measurements of potential, effective, and electron transport quantum yields were taken to assess potential photoinhibition. Gas exchange measurements (CO<sub>2</sub> assimilation, stomatal conductance, and transpiration) and Falker Chlorophyll Index measurements were also conducted on the metaphylls and eophylls. After 103 days of the experiment, ten plants per treatment were removed from the pots for leaf area measurement, growth data, and dry biomass measurement. Using these data, organ mass ratios, specific leaf area, leaf area ratios between metaphylls and eophylls, and relative growth rate were calculated. Results showed dynamic photoinhibition in *H. courbaril* seedlings under 100% irradiance, without affecting their photosynthetic capacity. Shaded plants invested more resources in leaves, whereas those under full sun invested more in roots. All plants survived, but the relative growth rate of the most shaded plants was close to zero, while plants under higher light intensity showed a higher growth rate. Eophylls displayed characteristics that may aid plant survival in shade. The study demonstrated significant morphophysiological plasticity in *Hymenaea courbaril*, which exhibited complete survival under all conditions and was not negatively affected by high light irradiance.

**Keywords:** biomass distribution, Cerrado, gas exchange, Jatobá da Mata, photoinhibition

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>8</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>10</b>
2.1 Condições experimentais e material vegetal	10
2.2 Medidas fisiológicas	12
2.3 Medidas de crescimento	13
2.4 Análise dos dados	14
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>14</b>
3.1 Medidas fisiológicas	14
3.2 Medidas de crescimento	17
<b>4. DISCUSSÃO</b>	<b>21</b>
<b>5. CONCLUSÃO</b>	<b>24</b>
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>25</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Em formações florestais, as plantas nativas estão expostas a uma grande heterogeneidade de luz, causada por formações de clareira e mudanças no dossel das árvores. A radiação de luz em áreas abertas pode chegar a  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (400 – 700nm), e em áreas cobertas essa mesma radiação pode chegar a apenas 1 a 2% do valor anterior (Souza e Valio 2003; Paula et al. 2019). Tais condições afetam a fotossíntese e outros processos fisiológicos, como o transporte de fotoassimilados (Gaburro et al. 2014; Sanches et al. 2017).

A distribuição dos indivíduos vegetais pelo gradiente de luz formado entre clareira e sub-bosque é influenciada por suas características morfológicas e fisiológicas. Mesmo a luz sendo um recurso primordial para a produção de energia, seu excesso pode causar fotoinibição, que consiste na redução da capacidade fotossintética da planta. Por outro lado, a radiação reduzida de luz é um fator limitante para o mesmo processo (Valladares e Niinemets, 2008). Desse modo, a literatura indica que em função de suas histórias de vida, as plantas podem ser divididas em dois grandes grupos funcionais: as pioneiras e não pioneiras (Swaine e Whitmore, 1988).

Plantas pioneiras desenvolvem-se bem em ambientes com alta radiação de luz, produzem sementes menores e geralmente fotoblásticas positivas (necessitam da luz para a germinação). Suas plântulas apresentam rápido desenvolvimento de suas capacidades autotróficas com altas taxas de crescimento inicial da parte aérea. Já o grupo das não pioneiras tem maior capacidade de tolerância à sombra, ou seja, conseguem atingir taxas fotossintéticas normais com menor incidência de luz. Geralmente possuem sementes maiores, com um desenvolvimento mais lento da parte aérea, o que leva a um maior crescimento inicial das raízes (Favaretto et al. 2011; Bazzaz e Pickett, 1980). Tais definições auxiliam a compreensão teórica na formulação de hipóteses, porém não refletem a diversidade e complexidade das respostas morfofisiológicas das espécies de plantas.

Os gradientes de luz acarretam às plantas alterações em diferentes escalas, dos cloroplastos à morfologia. Quando as plântulas são mantidas sob sombreamento, estas apresentam uma série de características distintas quando comparadas às mesmas mantidas sob sol pleno. Em geral, sob baixa radiação solar observam-se folhas maiores e mais finas, maior



distribuição de fotoassimilados na parte aérea, e um maior conteúdo de clorofila *b*. Em conjunto, tais características contribuem para um aumento da eficiência na absorção de luz. Sob maior radiação solar, as plantas tendem a desenvolver folhas menores e mais grossas (com maior massa) e maior crescimento de raízes. Consequentemente a proporção de fotoassimilados entre a parte aérea e o sistema radicular é afetado pelo regime de luz ao qual as plântulas estão expostas (Valladares & Niinemets, 2008; Souza & Válio, 2003).

A família Fabaceae compreende 727 gêneros e aproximadamente 19.325 espécies, popularmente conhecidas como leguminosas. No Brasil, a família Fabaceae representa um dos maiores grupos florísticos com espécies compondo todos os ambientes vegetais do território nacional (Lewis et al. 2005; Zappi, 2015). *Hymenaea* é um dos gêneros pertencentes a essa família que possui espécies com grandes valores econômicos e utilitários para populações das regiões Norte, Nordeste e Sudeste do Brasil (Cipriano et al. 2014). Entre essas espécies está a *Hymenaea courbaril* L., o “jatobá da mata”, uma espécie arbórea presente na vegetação de quase todos os estados brasileiros (com exceção de Santa Catarina e Rio Grande do Sul) e compõe áreas de diferentes fitofisionomias, como Cerrado *lato sensu*, matas de galeria, florestas primárias, entre outras (Pinto et al. 2020).

*Hymenaea courbaril* se desenvolve bem em ambientes florestais com o dossel fechado, com menor incidência de luz, mas também consegue crescer em ambientes abertos. Mesmo com essa capacidade ambivalente, ela é considerada uma planta não pioneira (Souza & Válio, 2003). Estudos realizados com *H. courbaril* por Langenheim et al. (1984) e Silvestrini et al. (2007) mostraram resultados divergentes, o que aponta que as respostas ecofisiológicas em função da luz nas espécies oriundas de formações sazonais como estudado por Silvestrini et. al. (2007) podem ser distintas daquelas de florestas tropicais úmidas como reportado por Langenheim et al. (1984).

O conhecimento das respostas fisiológicas e de crescimento de plantas juvenis, nativas de nossos Biomas, é de fundamental importância para o sucesso em programas de reflorestamento e recuperação de áreas degradadas. Dentro deste contexto, a hipótese a ser testada é que: Comparativamente ao ambiente sombreado, *H. courbaril* apresentará maiores taxas fotossintéticas no início da manhã com reduções em horários mais quentes do dia acarretando fotoinibição da fotossíntese. Considerando a ampla distribuição de *H. courbaril* espera-se que ela seja capaz de exibir ajustes na fisiologia, na morfologia e no particionamento de fotoassimilados em função dos ambientes de luz a qual será exposta.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Condições experimentais e material vegetal

O experimento foi conduzido no Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia na cidade de Uberlândia, MG (18° 53' 8.464" S 48° 15' 36.172" W). O clima da região é do tipo Cwa (Alvares *et. al.*, 2013) com verões chuvosos de outubro a março e invernos secos entre abril e setembro. A pluviosidade média anual varia de 1400 a 1700 mm com temperaturas máximas e mínimas de 30°C e 18°C respectivamente (Haridasan & Araújo, 2005).

As plântulas de *H. courbaril* foram obtidas de sementes provenientes de frutos coletados de um indivíduo adulto no município de Estrela do Sul, Minas Gerais. Os frutos foram abertos e as polpas foram removidas para a obtenção das sementes. Para a germinação, as sementes foram escarificadas mecanicamente com lixas 120 e submersas em água destilada por 48 horas (houve troca da água a cada 12 horas). Após a embebição, as sementes foram distribuídas em 75 vasos perfurados de 12 centímetros de diâmetro e 25 centímetros de altura, contendo solo, substrato comercial e areia (2:1:1, respectivamente), representados na Figura 1B. Os vasos ficaram no viveiro até a emergência das plântulas.

O início do experimento, dado pelo processo de quebra de dormência e germinação das sementes, foi em janeiro de 2024. Após a emergência das plântulas e a separação dos tratamentos (aproximadamente 30 dias), o experimento continuou por 103 dias até abril do mesmo ano. Após a abertura dos cotilédones e o desenvolvimento do eófilo, como na Figura 1A, as plântulas foram distribuídas aleatoriamente em três tratamentos com 15 indivíduos cada. Um grupo ficou sob sol pleno (100% irradiância), outro sob sombreamento parcial (aproximadamente 7% irradiância) e o terceiro sob sombreamento denso (aproximadamente 1% irradiância). O sombreamento foi proporcionado por telas tipo sombrite.



**Figura 1.** Plântulas no tratamento sob sol pleno no primeiro dia (A) e dos vasos após o momento de semeadura das sementes (B).

Durante o experimento, a radiação fotossinteticamente ativa (PPFD  $\lambda = 400 - 700$  nm), a temperatura e umidade relativa dos locais dos tratamentos foram determinadas a cada 15 dias, ao meio-dia, usando o sensor quântico da Licor-LI190 e termo-higrômetro (Instruterm-HT-270), com as médias dos resultados apresentados na Tabela 1. As plântulas de todos os grupos receberam o mesmo tratamento de água.

**Tabela 1.** Valores médios da radiação fotossinteticamente ativa (PPFD -  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) e umidade relativa do ar (%) nos três tratamentos experimentais. As medidas estão seguidas pelo seu erro padrão entre parênteses ( $n = 80$ )

	Sol pleno	Sombreamento parcial	Sombreamento denso
PPFD ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 400-700 nm	1750,34 ( $\pm 19,74$ )	118,68 ( $\pm 9,44$ )	6,82 ( $\pm 0,62$ )
Temperatura média ( $^{\circ}\text{C}$ )	33 ( $\pm 1,14$ )	29 ( $\pm 0,36$ )	27 ( $\pm 0,89$ )
Umidade média (%)	35 ( $\pm 1,08$ )	42 ( $\pm 2,59$ )	44 ( $\pm 2,59$ )

## 2.2 Medidas fisiológicas

A ocorrência da fotoinibição foi avaliada com medidor de fluorescência modulado (Mini-PAM, HeinzWalz). Após o escurecimento da folha por trinta minutos, a fluorescência inicial ( $F_0$ ) e fluorescência máxima ( $F_m$ ) foi determinada e a razão do rendimento quântico potencial do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) calculada. Valores da razão  $F_v/F_m$  próximos a 0,8 indicam a ocorrência de folhas não fotoinibidas (LÜTTGE, 2008). Junto a esses dados também foi calculado o rendimento quântico efetivo, que é feito a partir da subtração da fluorescência máxima ( $F_m$ ) pela mínima ( $F_0$ ) e dividido pela fluorescência máxima ( $\Delta F/F_m' = (F_m - F_0)/F_m$ ). O cálculo do da taxa de transporte de elétrons também foi feito, a partir da multiplicação do rendimento quântico efetivo com a radiação fotossinteticamente ativa, a constante 0,84 (assumindo que parte da luz incidente sobre a folha não é absorvida) e 0,5 que representa que

para cada elétron transportado se absorve dois quanta ( $ETR = \Delta F/Fm' \times PAR \times 0,84 \times 0,5$ ) (White & Critchley, 1999). Tais medidas foram feitas pela manhã e perto do meio-dia.

As taxas de assimilação líquida de  $CO_2$  ( $ACO_2 - \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ), da condutância estomática ( $g_s - m^{-2}\ s^{-1}$ ) e da transpiração foliar ( $E - mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ) foram efetuadas com o analisador de trocas gasosas (IRGA, ADC) em distintos horários do dia para avaliação de possível depressão da  $g_s$ . As medidas fisiológicas foram feitas na primeira folha totalmente expandida contando-se a partir do ápice em 5 plantas por tratamento.

Para a medição do Índice de Clorofila Falker (ICF) foi usado o equipamento Clorofilog (CFL 1030 - Falker Ltda, Porto Alegre, Brasil), que funciona através das propriedades de absorção dos pigmentos da clorofila *a* e *b*. Foram realizadas seis medições por indivíduo, três no eófilo e outras três na segunda folha já expandida a partir do ápice. Foram analisados dez indivíduos por tratamento ao mesmo dia, no período da manhã. A partir dos resultados foi gerada uma média com os valores de clorofila *a* ( $Cl_a$ ) e clorofila *b* ( $Cl_b$ ) para cada tratamento. A partir desses dados foram calculados a clorofila total ( $Cl_{tot} = Cl_a + Cl_b$ ) e a razão de clorofila *a* e *b* ( $Cl_a:b = Cl_a/Cl_b$ ).

### 2.3 Medidas de crescimento

No início e no final do experimento, foram feitas medidas de altura, diâmetro do caule, comprimento da raiz e área foliar. A altura foi determinada com uso de uma régua posicionada no colo do caule até a gema apical caulinar. O diâmetro do caule (mm) foi medido usando um paquímetro digital na base do caule e para o comprimento da raiz (cm) foi usada uma régua de 30 centímetros. Para o cálculo da área foliar, as folhas das plantas foram coletadas e escaneadas, com as imagens tratadas pelo programa ImageJ 1.31v. No início do experimento foram usadas seis plantas para essas medidas, já no final foram usadas dez plântulas de cada tratamento.

Após serem retiradas dos vasos e feita a lavagem das raízes, os indivíduos foram separados em folhas, caule e raiz e colocados em sacos de papel, secados em estufa a 70°C por 48 horas. Após a secagem, a massa seca foi determinada com o uso de balança analítica. A partir desses dados, foram calculadas a área foliar específica (AFE -  $cm^2\ g^{-1}$ ), razão entre área foliar total e massa seca foliar, e a razão da área foliar (RAF -  $cm^2\ g^{-1}$ ) como a razão da área foliar total pela massa seca total. A partir dos dados de massa seca do órgão e da massa seca total, também

foram calculadas a razão de massa seca das folhas (RMF), caule (RMC) e raiz (RMR). Tais medidas referem-se respectivamente à massa total da planta que é particionada em folhas, caule e raiz respectivamente (Hunt, 1982). Essas razões também foram calculadas separadamente para os eófilos, gerando assim a área foliar específica do eófilo (AFEe), razão da área foliar do eófilo (RAFe) e a razão de massa seca do eófilo (RME).

Relacionando os dados obtidos no início do experimento com os do final, foi calculada a Taxa de Crescimento Relativo (TCR -  $\text{mgg}^{-1} \text{dia}^{-1}$ ) que expressa o aumento da massa seca pelos dias de experimento (Hunt, 1982).

## 2.4 Análise dos dados

Foram feitos testes de normalidade por Lilliefors em todos os dados obtidos, para posteriormente aplicar a análise de variância simples (One-Way ANOVA). Quando significativo, também passavam ao teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Caso os dados não atingissem os parâmetros exigidos pela ANOVA, eram realizadas transformações logarítmicas. Todos os testes e análises foram feitos no programa BioEstat 5.0.

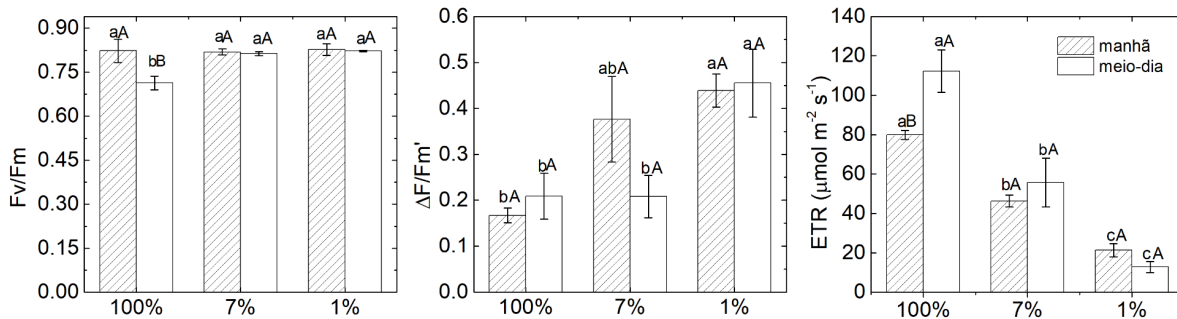
## 3. RESULTADOS

### 3.1 Medidas fisiológicas

A Figura 2 mostra as medidas de fluorescência feitas nos dois horários do dia, pela manhã e ao meio-dia. Durante a manhã os valores de  $F_v/F_m$  se mantiveram constantes perto de 0,8 em todos os tratamentos. Já ao meio-dia, observou-se queda nos valores da razão  $F_v/F_m$  com valores médios em 0,71 entre as plântulas sob sol pleno enquanto os indivíduos sombreados perpetuaram a média anterior.

As plantas sob sombreamento denso apresentaram a maior média do rendimento quântico efetivo ( $\Delta F/F_m'$ ) tanto pela manhã quanto ao meio-dia, com valores de 0,44 e 0,45 respectivamente. Esses valores foram muito superiores ao tratamento sob sol pleno nos dois horários, que apontou valores de 0,17 pela manhã e 0,21 ao meio-dia. Já as plântulas em sombreamento parcial tiveram valores próximos ao tratamento de sombreamento denso pela manhã (0,37) e ao tratamento de sol pleno ao meio-dia (0,21). Por outro lado, os valores de ETR

foram maiores nas plântulas sob 100% de irradiância em ambos os horários de medição, tendo um alto crescimento entre o período da manhã ( $79,92 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e ao meio-dia ( $112,22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Os indivíduos sob 7% de irradiância apresentaram valor intermediário de ETR pela manhã com um pequeno aumento ao meio-dia, 46,26 e  $55,64 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente. Já sob 1% de irradiância, os valores de ETR foram muito menores que os outros tratamentos, com uma queda entre a manhã ( $21,32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e o meio dia ( $12,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

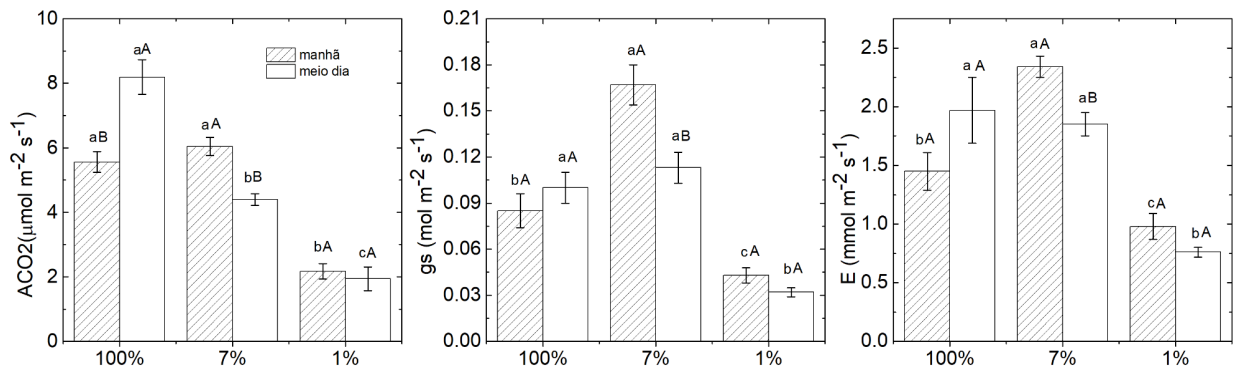


**Figura 2.** Valores do rendimento quântico potencial ( $F_v/F_m$ ), rendimento quântico efetivo ( $\Delta F/F_m'$ ) e taxa de transporte de elétrons (ETR) de plântulas de *H. courbaril* nos tratamentos de sol pleno (100%), sombreamento parcial (7%) e sombreamento denso (1%). As barras apresentam a média e o erro padrão. As letras minúsculas representam a diferença estatística entre os tratamentos e as letras maiúscula representa a diferença entre os horários ( $n = 5$ )

A taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  ( $\text{ACO}_2$ ) pela manhã apresentou maiores valores no sol pleno e sombreamento parcial,  $5,56$  e  $6,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente. Contudo, ao meio-dia a  $\text{ACO}_2$  em 100% de irradiância apresenta o maior valor entre todos os tratamentos ( $8,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), quase o dobro da taxa apresentada pelo tratamento de 7% de irradiância que tem uma queda nos valores ( $4,39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Figura 3). O tratamento mais sombreado apresenta o menor valor nos dois horários, sem diferença significativa entre eles. As plântulas sob sombreamento parcial apresentaram os maiores valores de condutância estomática pela manhã, seguido pelo sol pleno e por último o sombreamento denso. Ao meio-dia, houve uma queda do valor do tratamento de sombreamento parcial que se equipara ao tratamento sob sol pelo que se

manteve constante no segundo horário. Os indivíduos sob sombreamento denso também mantiveram a constância com os menores valores em ambos os horários.

A transpiração pela manhã foi maior também sob 7% de irradiância, seguido de uma diminuição da medida na segunda hora, 2,34 e 1,86  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente. O grupo de plantas sob 1% de irradiância apresentaram os menores valores em ambos os horários. Os valores sob 100% de irradiância também se mantiveram constantes nas duas medições, se equiparando às plântulas sob sombreamento parcial ao meio-dia (Figura 3)



**Figura 3.** Valores médios da taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $\text{ACO}_2$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) e transpiração ( $E$ ) das plântulas de *H. courbaril* nos tratamentos de sol pleno (100%), sombreamento parcial (7%) e sombreamento denso (1%). As barras representam o valor médio com o erro padrão. As letras minúsculas representam a diferença estatística entre os tratamentos e as letras maiúsculas representam a diferença estatística entre os horários de medição ( $n = 5$ ).

Os resultados do Índice de Clorofila Falker estão apresentados na Tabela 2. É possível observar uma maior quantidade de clorofila *a* e *b* presente nos eófilos comparadas às folhas (metafilos) em todos os tratamentos. A clorofila total segue o mesmo padrão.

O tratamento sob sombreamento denso apresenta maiores quantidades de clorofila *a* em seus metafilos, já nos eófilos essa quantidade é muito próxima ao tratamento sob sombreamento parcial. Sob sol pleno, a clorofila *a* é menos presente em todos os tipos de folhas comparadas aos outros tratamentos. A clorofila *b* é encontrada em quantidades semelhantes nos tratamentos sombreados, em ambos os tipos foliares. Enquanto sob sol pleno é encontrada em menores



quantidades. Contudo, a razão entre a clorofila *a* e *b* é maior em plântulas em 100% de irradiância comparada aos outros tratamentos, nos metafilos e eófilos.

Ao calcular a clorofila total, nota-se um maior valor nos metafilos sob 1% de irradiância, seguido das plantas sob 7% de irradiância e mais abaixo o tratamento sob 100% de irradiância. Nos eófilos, os tratamentos sombreados mantêm os maiores valores, porém sem diferenças significativas entre si, enquanto sob sol pleno aponta um valor médio bem abaixo em comparação.

**Tabela 2.** Valores médios de clorofila *a*, clorofila *b*, razão da clorofila *a/b* e clorofila total de metafilos e eófilos de plântulas de *H. courbaril* nos tratamentos de sol pleno (100%), sombreamento parcial (7%) e sombreamento denso (1%). Seguido do erro padrão entre parênteses e letras representando a diferença estatística entre os tratamentos (n=30).

	Folhas (Metafilos)			Eófilos		
	100%	7%	1%	100%	7%	1%
Clorofila <i>a</i>	25,85 c (± 0,37)	31,66 b (± 0,40)	33,58 a (± 0,73)	28,35 b (± 0,45)	34,87 a (± 0,29)	35,65 a (± 0,72)
Clorofila <i>b</i>	8,03 b (± 0,22)	12,72 a (± 0,39)	14,08 a (± 0,50)	9,99 b (± 0,45)	16,77 a (± 0,24)	15,80 a (± 0,35)
Razão <i>a/b</i>	3,24 a (± 0,05)	2,54 b (± 0,06)	2,42 b (± 0,04)	3,00 a (± 0,12)	2,08 b (± 0,02)	2,26 b (± 0,03)
Clorofila total	33,92 c (± 0,58)	44,33 b (± 0,78)	47,66 a (± 1,21)	38,27 b (± 0,86)	51,64 a (± 0,52) a	51,45 a (± 1,03)

### 3.2 Medidas de crescimento

Após 103 dias nas condições distintas de luz, as plântulas de *H. courbaril* apresentaram 100% de sobrevivência. Os indivíduos sob sol pleno apresentaram valores maiores em todas as medidas de crescimento iniciais, como altura, diâmetro do caule, comprimento da raiz e massa seca, exceto a área foliar do eófilo que se manteve estatisticamente igual em todos os tratamentos. As plantas em sombreamento parcial também apresentaram muitas medidas consideravelmente

maiores comparadas ao tratamento de sombreamento denso (Tabela 3). Essas diferenças podem ser facilmente visualizadas na Figura 4B.

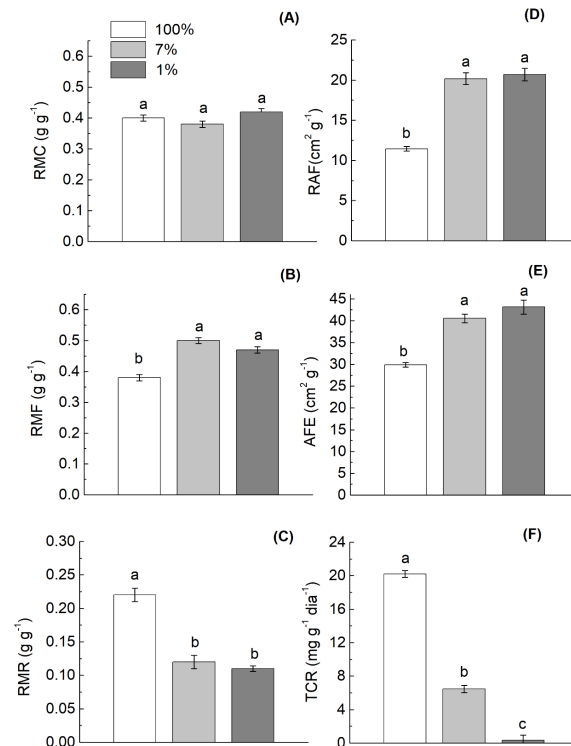
**Tabela 3.** Variáveis de crescimento de plântulas da espécie *H. courbaril* nos tratamentos de sol pleno, sombreamento parcial e sombreamento denso. Valores médios de altura (cm), diâmetro do caule (mm), comprimento da raiz (cm), área foliar sem os eófilos (cm<sup>2</sup>), área foliar do eófilo (cm<sup>2</sup>), área foliar total (cm<sup>2</sup>), biomassa total e dos órgãos vegetativos (g). Seguido pelo erro padrão entre parênteses. As letras representam a diferença estatística entre os tratamentos (n = 10)

	Sol pleno	Sombreamento parcial	Sombreamento denso
Altura (cm)	66,56 (±1,33) a	41,58 (±1,93) b	28,83 (±1,56) c
Diâmetro do caule (mm)	6,81 (±0,21) a	4,79 (±0,11) b	4,61 (±0,18) b
Comprimento da raiz (cm)	37,14 (±1,42) a	25,97 (±2,88) b	19,63 (±1,08) c
Área foliar das folhas s/ eófilo (cm <sup>2</sup> )	163,68 (±6,31) a	53,51 (±3,86) b	19,50 (±1,40) c
Área foliar do eófilo (cm <sup>2</sup> )	26,68 (±1,03) a	28,04 (±1,44) a	25,09 (±1,47) a
Área foliar total (cm <sup>2</sup> )	190,37 (±6,28) a	81,55 (±3,97) b	44,59 (±2,52) c
Massa seca das folhas s/ eófilo (g)	5,38 (±0,28) a	1,21 (±0,08) b	0,41 (±0,03) c
Massa seca do eófilo (g)	0,92 (±0,04) a	0,76 (±0,05) ab	0,62 (±0,04) c
Massa seca total das folhas (g)	6,32 (±0,29) a	1,97 (±0,06) b	1,02 (±0,05) c
Massa seca do caule (g)	6,86 (±0,37) a	1,50 (±0,08) b	0,94 (±0,06) c
Massa seca da raiz (g)	3,69 (±0,33) a	0,48 (±0,05) b	0,23 (±0,02) b
Massa seca total (g)	16,9 (±0,83) a	4,00 (±0,12) b	2,20 (±0,11) c



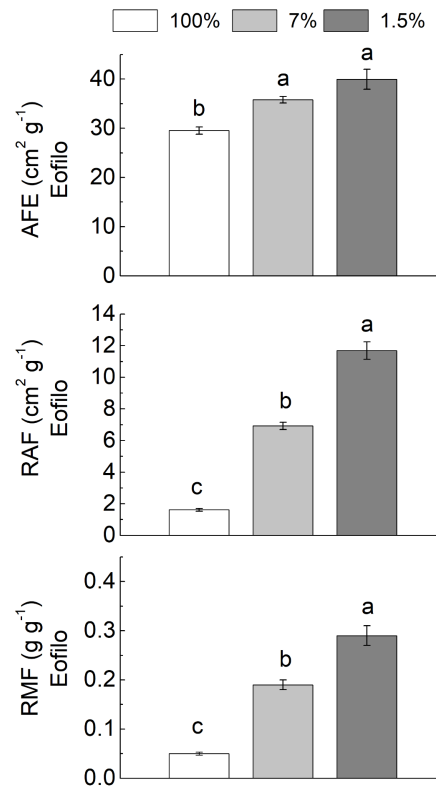
**Figura 4.** Raízes após 103 dias de experimento das plântulas de sol pleno, sombreamento parcial e denso, da esquerda para direita respectivamente (A). Plântulas de *H. courbaril* após o experimento antes de serem removidos dos vasos, tratamento de sol pleno, sombreamento parcial e denso da direita para esquerda respectivamente (B). Eófilos de *H. courbaril* removidos para fazer medidas, tratamentos de sol pleno, sombreamento parcial e denso da esquerda para direita respectivamente (C).

A AFE e a RAF foram maiores nos tratamentos sombreados, aproximadamente 25% e 50% respectivamente, comparadas as plântulas no tratamento com 100% de irradiância (Figura 5). Seguindo o mesmo padrão, a RMF também foi maior nos tratamentos de sombra. Tais medidas (AFE, RAF e RMF) não apresentaram diferença estatística entre os tratamentos de baixa irradiância. Em contrapartida, a RMR das plantas em sol pleno foi aproximadamente duas vezes maior que a dos outros tratamentos (Figura 5C). O RMC não apresentou diferença considerável entre as diferentes condições experimentais. Em sol pleno o TCR foi muito superior a todos os outros tratamentos, seguido por menor valor em sombreamento parcial e menor ainda em sombreamento denso (Figura 5F).



**Figura 5.** Valores médios da razão de massa do caule (A), razão de massa das folhas (B), razão da massa da raiz (C), razão da área foliar (D), área foliar específica (E) e taxa de crescimento relativo (F) de plântulas de *H. courbaril* nos tratamentos sob sol pleno (100%), sombreamento parcial (7%) e sombreamento denso (1%). Os dados são acompanhados do erro padrão e as letras representam a diferença estatística entre os tratamentos (n = 10).

Considerando as medidas do eófilo, pode-se observar maiores valores nas plantas sombreadas. A AFEe em sombra é consideravelmente maior ao tratamento em sol pleno, e a RAFe chega até a ser dez vezes maior em 1% de irradiância comparado ao tratamento de 100% de irradiância. O RME na sombra densa foi cinco vezes superior às plântulas desenvolvidas em sol pleno (Figura 6).



**Figura 6.** Valores médios da razão de massa do eófilo (RMF eófilo), razão de área foliar do eófilo (RAF eófilo) e área foliar específica do eófilo (AFE eófilo) de *H. courbaril* nos tratamentos de sol pleno (100%), sombreamento parcial (7%) e sombreamento denso (1%). Os dados são seguidos pelo erro padrão e as letras representam a diferença estatística entre os tratamentos (n = 10).

#### 4. DISCUSSÃO

O presente estudo teve como objetivo denotar as respostas fisiológicas e de crescimento da espécie *Hymenaea courbaril* em condições contrastantes de luz, a fim de compreender a sua capacidade de alterar o seu fenótipo em consequência ao ambiente em que está sujeita. Essas respostas podem ser observadas a partir de seu potencial fotossintético, visto através das medidas de fluorescência da clorofila, das trocas gasosas e teores de clorofila; da distribuição de biomassa entre os diferentes órgãos vegetativos e da diferença morfológica das folhas.

O valor ideal da razão  $F_v/F_m$  para uma planta não fotoinibida em condições ótimas de luz, nutrientes e água é 0,8 (Lüttge, 2008; Lambers *et al.*, 2008). Os valores de  $F_v/F_m$  nas

plântulas mantidas sob tratamentos sombreados se mantiveram próximos a 0,8 tanto pela manhã quanto ao meio-dia, junto aos outros valores de fluorescência, o que mostra o pleno funcionamento do aparato fotossintético em todas as condições de luz. Porém, durante o experimento, as plântulas de *H. courbaril* sob sol pleno apresentaram valor médio de 0,82 de Fv/Fm pela manhã e 0,71 ao meio-dia. Essa queda pode significar uma fotoinibição causada a essas plantas, porém uma fotoinibição dinâmica já que o valor de rendimento quântico potencial é recuperado pelo indivíduo durante a noite. Isto pode indicar a presença de um mecanismo de defesa da planta para lidar com horários de alta irradiação de luz e evitar danos ao seu aparato fotossintético (Sanches *et al.*, 2017). Essa observação também pode ser sustentada pelo aumento dos valores de ETR e ACO<sub>2</sub> entre a manhã e o meio-dia no mesmo tratamento, indicando um aumento no funcionamento do metabolismo fotossintético da planta perto do meio-dia.

É esperado de uma planta considerada tolerante à sombra, como a *H. courbaril*, que durante o horário mais quente e seco do dia a abertura estomática diminuiria comparada ao horário da manhã, quando as temperaturas são menores e umidade é maior levando à redução da absorção de CO<sub>2</sub> (Krause, et al. 2006). Tal resposta conhecida como “depressão do meio-dia” tem como consequência diminuição da perda de água pela transpiração (Franco & Lüttge, 2002). Contudo, tal resposta não foi observada nos indivíduos sob 100% de irradiação. Apesar das condições mais estressantes, a condutância estomática (gs) se manteve constante entre a manhã e o meio-dia. Além disso, a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> foi maior no segundo horário, o que pode ser explicado pelo aumento da ETR e também pela transpiração (E) que também manteve os mesmos valores nos dois horários. Esse valor alto da transpiração age na manutenção da temperatura adequada na folha, o que protege e permite o pleno funcionamento do seu metabolismo (Taiz & Zeiger, 2013). Sob condições de sombreamento, observou-se diminuição dos valores de condutância estomática e transpiração entre a manhã e o meio-dia, provavelmente devido a diminuição da umidade, aumento da temperatura e a pouca circulação de ar por estar dentro de viveiro (Taiz & Zeiger, 2013).

Muitos estudos mostram que plantas em ambientes sombreados tendem a apresentar folhas com maiores quantidades de clorofila em relação à indivíduos expostos ao sol (Morais *et al.*, 2007; Mengarda *et al.*, 2009; Favaretto *et al.*, 2011; Pereira *et al.*, 2019). A *H. courbaril* apresentou dados que corroboram a esses estudos, os indivíduos sombreados apresentaram quantidades de clorofila *a*, *b* e total significativamente maiores em relação àqueles sob sol pleno.

Esses valores em sombreamento denso foram ligeiramente maiores comparados ao sombreamento parcial. Por outro lado, a razão de Clorofila *a/b* foi maior nas folhas sob 100% de irradiância. Krause *et. al* (2001) evidenciou que plantas pioneiras em ambientes muito iluminados também apresentam esse padrão similar ao tratamento em sol pleno, sendo uma defesa ao estresse luminoso, protegendo o fotossistema II. Isso indica mais uma capacidade da *H. courbaril* em se adaptar a estresses abióticos. Os eófilos apresentaram o mesmo padrão dos metafilos entre os tratamentos, porém a quantidade de clorofila *a* e *b* é superior à das outras folhas. Esse fator pode levar a uma maior capacidade fotossintética em ambientes sombreados, auxiliando a capacidade de sobrevivência da plântula.

As plantas do tratamento em sol pleno apresentaram maiores valores em altura, área foliar total, biomassa total e de todos os órgãos separados, indicando a maior assimilação de CO<sub>2</sub> e desenvolvimento de massa seca entre todos os tratamentos. Contudo, ao observar as razões de massa seca dos órgãos nota-se um maior investimento de recursos nas raízes nesse tratamento. Em ambientes com maior disponibilidade de luz, as folhas passam por aquecimento levando ao aumento da transpiração, criando uma demanda maior por água. Portanto, é necessário um sistema radicular bem desenvolvido, exigindo maiores valores de massa seca em plantas em sol pleno (Lenhard *et al.*, 2013; Sanches *et al.*, 2017).

O contrário é observado nos tratamentos sombreados, onde os mesmos dados sugerem um maior investimento na parte aérea das plantas, mesmo com menores alturas e áreas foliares. As variáveis AFE e RAF, superiores nos tratamentos sombreados, também indicam maior aplicação de fotoassimilados e energia nas folhas pelas plântulas na sombra. Entre os grupos sombreados, o tratamento sob sombra parcial apresentou maior altura, área foliar e biomassa indicando um desenvolvimento mais pleno. Porém as outras variáveis supracitadas não apresentaram diferenças significativas, denotando a mesma estratégia de alocação de recursos entre os dois tratamentos, sendo a disponibilidade de luz o fator mais efetivo nas diferenças de suas medidas.

Ao observar os resultados do cálculo de TCR, as plantas desenvolvidas em pleno sol apresentaram um crescimento diário muito superior aos outros tratamentos. Algo que demonstra uma grande capacidade da *H. courbaril*, uma espécie tolerante à sombra, de desenvolvimento sob alta incidência luminosa. As plantas em sombreamento parcial tiveram um crescimento intermediário, enquanto aquelas em sombreamento parcial mostraram um crescimento muito baixo, próximo de nulo. Apesar desse resultado, todas as plantas do terceiro grupo sobreviveram.

A razão de massa do eófilo das plantas sombreadas foi maior, especialmente sob 1% da irradiância. A AFEe e RAFe desses grupos também foram expressivamente superiores ao sol pleno, demonstrando maior investimento de massa seca neste órgão. Somada a AFEe e RAFe e ao Índice de Clorofila Falker dos eófilos, os dados sugerem um possível papel fisiológico e morfológico do eófilo à sobrevivência das plântulas em ambientes densamente sombreados como o sub-bosque de florestas tropicais. Tal hipótese necessita de mais testes antes de termos uma conclusão certa.

Tendo em vista os resultados e a discussão no texto, nota-se as diferentes estratégias e capacidades da espécie *Hymenaea courbaril* para se adaptar a diferentes fitofisionomias de cerrado assim como ambientes de florestas mais úmidas. Tais capacidades conferem a ela a plasticidade morfofisiológica necessária para ocupar a grande variedade de ambientes naturais em que está presente.

## 5. CONCLUSÃO

Como esperado, por sua ampla distribuição, a *H. courbaril* apresentou grande amplitude morfofisiológica: sob alta intensidade luminosa as plântulas apresentaram fotoinibição dinâmica, sem prejuízos ao crescimento e ao aparato fotossintético. Em ambientes sombreados, apesar do menor crescimento, as plântulas investiram mais no aporte de fotossintatos para as folhas, aumentaram a AFE e a AFEe que em conjunto tais características aumentam a probabilidade de maior absorção da luz. Essa plasticidade fotossintética confere potencial de ocupação de áreas abertas apesar de ser considerada uma planta tolerante à sombra. Pode ser considerado que esta espécie apresenta estratégias diferentes para a sobrevivência e sucesso no desenvolvimento, conferindo a capacidade de ocupar regiões diferentes. Sendo assim uma planta de fácil manejo para reflorestamento e recuperação de áreas degradadas em biomas dos quais é nativa.



## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES, G. J. L.; SPAROVEK, G. **Köppen's climate classification map for Brazil**. Meteorologische Zeitschrift Vol. 22 No. 6, p. 711 – 728. 2013. DOI: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S. T. A. **The physiological ecology of plant succession**. Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 10, pp. 351-371, 1979. DOI: 10.1146/annurev.es.10.110179.002031
- CIPRIANO, J. **O gênero Hymenaea e suas espécies mais importantes do ponto de vista econômico e medicinal para o Brasil**. Universidade de Santa Cruz do Sul (UNISC): Portal de periódicos on-line, v. 26, n. 2, p. 41–50, 10 maio 2014.
- FAVARETTO, V. F.; MARTINEZ, C. A.; SORIANI, H. H.; FURRIEL, R. P. **Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical trees species grown under sun and shade conditions**. Environmental and Experimental Botany. Vol. 70, n. 1, p. 20-28. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.06.003>
- FRANCO, A. C.; LÜTTGE, U. **Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO<sub>2</sub> assimilation and water use efficiency**. Oecologia. Vol. 131, p. 356-365. 2002. DOI: 10.1007/s00442-002-0903-y
- GABURRO, T. A. et al. **Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance**. Revista brasileira de botânica. Brazilian journal of botany, v. 38, n. 1, p. 39–49, 2015.
- HARIDASAN, M.; ARAÚJO, G.M. **Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG**. Revista Brasileira de Botânica. Vol. 28, p. 295-303. 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042005000200010>
- HUNT, R. Plant growth curves. **The functional approach to growth analysis**. Edward Arnold, London. pp. 248. 1982. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479700022857>
- 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 and Environment. Vol. 24, p. 1345-1352. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00786.x>
- KRAUSE, G. H. et al. **High-light stress does not impair biomass accumulation of sun-acclimated tropical tree seedlings (*Calophyllum longifolium* Willd. and *Tectona grandis* L. f.)**. Plant biology (Stuttgart, Germany), v. 8, n. 1, p. 31–41, 2006.
- LAMBERS, H; CHAPIN STIII; PONS, T.J. **Plant physiological ecology**. Springer-Verlag, New York. 2008.

LANGENHEIM, J. H. et al. **Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species.** *Oecologia*, v. 63, n. 2, p. 215–224, 1984.

LENHARD, N. R.; PAIVA-NETO, V. B.; SCALON, S. P. Q.; ALVARENGA, A. A. **Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento.** *Pesquisa agropecuária tropical*. Vol. 43, p. 178-186. 2013.

LEWIS, G.; SCHRIRE, B.; MACKINDER, B. (EDS.). **Legumes of the world.** Richmond, England: Kew Publishing, 2005.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants.** Nova Iorque, NY, USA: Springer, 2008.

MENGARDA, L. H.; DE SOUZA, R. L.; CAMPOSTRINI, R.; REIS, F. O.; VENDRAME, 53 W. A.; CUZZUOL, G. R. **Light as an indicator of ecological succession in brazilwood (*Casealpinia echinata* Lam.).** *Brazilian Journal of plant Physiology*. Vol. 21, p. 55-64. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202009000100007>

MORAIS, P. R. D.; GONÇALVES, J. F. D. C.; JÚNIOR, S.; DÜNISCH, O.; SANTOS, A. L. W. D. **Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in Amazonian tropical three species.** *Revista Árvore*. Vol. 31, p. 959-966. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622007000500020>

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*. Vol. 57, n. 1, p. 170-180. 2019. DOI: 10.32615/ps.2019.004

PEREIRA, H. A. DOS S.; COSTA, G. S. DA; SCHILLING, A. C.; MIELKE, M. S.; SANCHES, M. C.; DALMOLIN, A. C. **Photosynthesis, growth, and biomass allocation responses of two *Inga* species to contrasting light.** *Acta Physiologiae plantarum*. Vol. 41, n. 174, p. 1-9. 2019. DOI: 10.1007/s11738-019-2966-y

PINTO, R.B.; TOZZI, A.M.G.A.; MANSANO, V.F. **Hymenaea in Flora e Funga do Brasil.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB22972>>. Acesso em: 12 ago. 2023

SANCHES, M. C.; MARZINEK, J.; BRAGIOLA, N. G.; NASCIMENTO, A. T. N. **Morpho-physiological responses in *Cedrela fissilis* Vell. submitted to changes in natural light conditions: implications for biomass accumulation.** *Trees*. Vol.31, p. 215-227. 2017. DOI: 10.1007/s00468-016-1474-6

SILVESTRINI, M.; VÁLIO, I. F. M.; MATTOS, E. A. DE. **Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian Semideciduous Tropical Forest.** *Revista brasileira de botânica. Brazilian journal of botany*, v. 30, n. 3, 2007.

SOUZA, R.P.; VÁLIO, I.F.M. **Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional.** Rev. Bras. Bot. Vol. 26, pp. 35-47, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042003000100005>

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. **On the definition of ecological species groups in tropical rain forests.** Vegetatio. Vol. 75, p. 81-86. 1988.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Respostas e Adaptações ao Estresse Abiótico.** Em: Fisiologia Vegetal 5ª Ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. pp. 753–775.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, U. **Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences.** Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, Vol. 38, p. 237–257. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>

WHITE, A. J.; CRITCHLEY, C. **Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus.** Photosynthesis Research. Vol. 59. Pp. 63–72. 1999. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1006188004189>

ZAPPI, D. C. et al. **Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil.** Rodriguésia, v. 66, n. 4, p. 1085–1113, 2015.