



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA



Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Aclimação morfofisiológica da liana *Rhynchosia melanocarpa* Grear. ao aumento da intensidade de luz

Allan Gunter de Souza Costa

Orientadora: Dra. Maria Cristina Sanches

UBERLÂNDIA – MG

2026



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA



Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Aclimação morfofisiológica da liana *Rhynchosia melanocarpa* Grear. ao aumento da intensidade de luz

Discente: Allan Gunter de Souza Costa

Orientadora: Dr^a Maria Cristina Sanches

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

UBERLÂNDIA – MG

2026



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA



Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Aclimação morfofisiológica da liana *Rhynchosia melanocarpa* Grear. ao aumento da intensidade de luz

Allan Gunter de Souza Costa

COMISSÃO EXAMINADORA

Presidente (Orientadora): Dra. Maria Cristina Sanches (UFU)

Examinadores: Dr. Cristiano Ferrara de Resende (UFU)

Dra. Maria Tereza Grombone Guaratini (IBt)

Dr. Orlando Cavallari de Paula (UFU)

Dissertação aprovada em:

Uberlândia, 30 de julho de 2026

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

C837 2026	Costa, Allan Gunter de Souza, 1995- Aclimação morfofisiológica da liana <i>Rhynchosia melanocarpa</i> Grear. ao aumento da intensidade de luz [recurso eletrônico] / Allan Gunter de Souza Costa. - 2026. Orientadora: Maria Cristina Sanches. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Pós-graduação em Biologia Vegetal. Modo de acesso: Internet. DOI http://doi.org/10.14393/ufu.di.2026.562 Inclui bibliografia. Inclui ilustrações. 1. Botânica. I. Sanches, Maria Cristina, 1968-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-graduação em Biologia Vegetal. III. Título. CDU: 581
--------------	---

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:
Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091
Nelson Marcos Ferreira - CRB6/3074

Programa de Pós-Graduação em:	Biologia Vegetal				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico nº 118/PPGBV				
Data:	Trinta de julho de dois mil e vinte e seis	Hora de início:	09:00	Hora de encerramento:	11:30
Matrícula do Discente:	12422BVE002				
Nome do Discente:	Allan Gunter de Souza Costa				
Título do Trabalho:	Acclimação morfofisiológica da liana <i>Rhynchosia melanocarpa</i> Grear. ao aumento da intensidade de luz				
Área de concentração:	Biologia Vegetal				
Linha de pesquisa:	Processos em Biologia Vegetal				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Crescimento inicial, distribuição de fotoassimilados e atividade fotossintética em espécies nativas dos Biomas Cerrado e Mata Atlântica				

Reuniu-se por Web conferência na sala da Plataforma Microsoft Teams, link de acesso: <https://teams.microsoft.com/meet/270099695610687?p=cYK1NVWRmjsGIafoQT>, a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, assim composta: Professores Doutores: Maria Tereza Grombone Guaratini /IPA, Cristiano Ferrara de Resende / UFU e Maria Cristina Sanches / UFU, orientadora do candidato.

Ressalta-se que a Dra. Maria Tereza Grombone Guaratini /IPA estava em São Paulo - SP, os demais componentes da banca e o discente participaram da cidade de Uberlândia (MG).

Iniciando os trabalhos a presidente da mesa, Dra. Maria Cristina Sanches, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato, agradeceu a presença do público, e concedeu ao Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir a senhora presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos examinadores, que passaram a arguir o candidato. Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o candidato:

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Maria Cristina Sanches, Professor(a) do Magistério Superior**, em 14/08/2026, às 11:54, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **MARIA TEREZA GROMBONE GUARATINI, Usuário Externo**, em 17/08/2026, às 11:42, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Cristiano Ferrara de Resende, Professor(a) do Magistério Superior**, em 18/08/2026, às 18:40, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **7604506** e o código CRC **B5F1CFBD**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha família por todo o apoio e paciência.

Agradeço a minha orientadora Maria Cristina Sanches pelo acompanhamento imprescindível ao longo de todas as partes deste trabalho, do início ao fim, pelos ensinamentos, paciência e companheirismo.

Agradeço a minha esposa Thais pela paciência e companhia, por ter me acompanhado diversas vezes durante a época de experimentos e por sempre estar ao meu lado me apoiando.

Agradeço a professora Nilvanira por ter liberado uma parte da casa de vegetação para que eu pudesse usar durante o período do experimento de germinação.

Agradeço a Lu do laboratório de nanotecnologia por ter liberado o uso da capela para esterilização das Gerbox.

Agradeço à banca examinadora, aos doutores Cristiano, Maria Tereza e Orlando por terem aceitado o convite juntamente da minha orientadora, para a avaliação do trabalho.

Agradeço aos amigos que fiz durante o mestrado, principalmente o Raul, João e Nicolau. Meus sinceros agradecimentos a vocês pelos auxílios, apoio e aprendizado.

Agradeço a secretaria do PPGBV pela ajuda e auxílio prestados em cada dúvida e esclarecimento.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, pelo apoio à pesquisa e ao desenvolvimento da ciência nacional, pela concessão da bolsa, cujos recursos tornaram este projeto possível.

SUMÁRIO

Siglas.....	8
Lista de Imagens.....	9
Lista de Tabelas.....	10
Resumo.....	11
Abstract.....	12
1. Introdução.....	15
2. Objetivos.....	19
3. Material e Métodos.....	19
3.1. Material Vegetal e condições experimentais.....	19
3.2. Análises Fisiológicas.....	23
3.2.1. Fluorescência da Clorofila a.....	23
3.2.2. Índice de Clorofila Falker.....	24
3.2.3. Trocas Gasosas.....	24
3.3. Medidas de Crescimento.....	25
3.3.1. Altura, Diâmetro do Caule e Área Foliar.....	25
3.3.2. Área Foliar Específica, Razão da área foliar e Razões da massa seca do Caule, raiz e folhas.....	25
3.3.3. Taxa de Crescimento Relativo.....	26
3.4. Análise de Dados.....	26
4. Resultados.....	27
4.1. Análise de Fluorescência da Clorofila a.....	27
4.1.1. Índice de Clorofila Falker.....	29
4.2. Análise de Trocas Gasosas.....	30
4.3. Medidas de Crescimento.....	32
4.3.1. Altura, diâmetro do caule e Área foliar.....	32
4.3.2. Área foliar específica, Razão da área foliar e taxa de crescimento relativo.....	36
4.3.3. Particionamento de biomassa.....	37
5. Discussão.....	37
6. Conclusão.....	44
7. Referências.....	45

SIGLAS

ACO₂: Assimilação Líquida de CO₂ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

AFE-SLA: Área Foliar Específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)

AF: Área Foliar (cm^2)

E: Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

gs: Condutância Estomática ($\text{gs} - \text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$)

ETR: Taxa de Transporte de Elétrons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

FS: Sol Pleno

F₀: Fluorescência Inicial

F_m: Fluorescência Máxima

F_v/F_m: Rendimento Quântico Potencial

$\Delta F/F_m'$: Rendimento Quântico Efetivo

ΔF : Variação da Fluorescência

NPQ: Coeficiente de extinção não fotoquímica

MS: Massa Seca (g)

Mstot: Massa Seca Total (g)

PPFD-RFA: Radiação Fotossinteticamente Ativa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

RAF: Razão da Área Foliar ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)

RMF: Razão de Massa Foliar

RMC: Razão de Massa do Caule

RMR: Razão de Massa da Raiz

SH: Sombra

TCR: Taxa de Crescimento Relativo ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$)

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Ambiente Sol Pleno e Sombra.....	21
Figura 2 – Radiação Fotossinteticamente Ativa (RFA – PPFD).....	23
Figura 3 – Cursos diários do Rendimento Quântico Potencial (F_v/F_m).....	28
Figura 4 – Cursos diários do Rendimento Quântico Efetivo ($\Delta F/F_m'$).....	28
Figura 5 – Taxa de Transporte de Elétrons (ETR).....	29
Figura 6 – Taxa de Assimilação Líquida (ACO_2), Condutância Estomática (g_s) e Taxa de Transpiração (E).....	31
Figura 7 – Eficiência da água.....	32
Figura 8 – Plantas em seus respectivos tratamentos.....	33
Figura 9 – Indivíduo com clorose foliar.....	33
Figura 10 – Indivíduo transferido no fim do experimento.....	35
Figura 11 – Razão da Área Foliar, Área Foliar Específica e Taxa de Crescimento Relativo.....	36
Figura 12 – Alocação de biomassa.....	37

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Índice de clorofila Falker.....29

Tabela 2 – Altura, Diâmetro do Caule, Número de Folhas e Área Foliar Total..34

Resumo: A plasticidade fenotípica e fisiológica frente às variações na disponibilidade de luz é um fator determinante para o estabelecimento de plântulas em ambientes heterogêneos. Neste estudo, avaliou-se a resposta ecofisiológica, fotossintética e de crescimento de plântulas de *Rynchosia melanocarpa*, uma liana de ampla distribuição em várias fitofisionomias de Cerrado e Mata Atlântica. As plântulas foram submetidas a três condições luminosas: sol pleno (FS), sombra (SH) e transferência da sombra para o sol (SH→FS). Foram analisadas a fluorescência da clorofila *a*, a taxa de transporte de elétrons (ETR), o índice de clorofila Falker, as trocas gasosas, os índices de crescimento e a alocação de biomassa. As plantas mantidas sob sombra apresentaram elevados valores de rendimento quântico potencial ($F_v/F_m = 0,80$), maior conteúdo de clorofilas, maior área foliar específica e maior razão de área foliar, evidenciando características típicas de aclimação ao ambiente de baixa irradiância. Em contraste, as plantas mantidas em sol pleno exibiram maiores taxas de assimilação de CO_2 , maior taxa de transporte de elétrons, maior eficiência do uso da água, maior eficiência instantânea de carboxilação e maior investimento em biomassa radicular. A transferência das plântulas da sombra para o sol provocou intensa fotoinibição inicial, caracterizada por redução acentuada do F_v/F_m e do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$), acompanhada de sintomas temporários de clorose foliar. Entretanto, após 24 dias, observou-se recuperação parcial da eficiência fotoquímica, incremento da taxa de transporte de elétrons e manutenção de elevadas taxas fotossintéticas, indicando capacidade de aclimação ao novo ambiente luminoso. As plantas transferidas apresentaram taxa de crescimento relativo semelhante às mantidas em sol pleno, além de maior crescimento em altura, sugerindo investimento em expansão vegetativa durante o processo de aclimação. Os resultados demonstram que *R. melanocarpa* apresenta elevada plasticidade fisiológica e morfológica, conciliando estratégias conservativas sob baixa disponibilidade de luz e elevado desempenho fotossintético sob alta irradiância. Essa capacidade de ajuste permite rápida recuperação funcional após mudanças abruptas na intensidade luminosa, reforçando o potencial da espécie para colonizar ambientes com diferentes condições de luminosidade, característica compatível com espécies pioneiras ou de borda.

Palavras-chave: fotossíntese, aclimação, crescimento, floresta semidecídua

Abstract: Phenotypic plasticity in response to variations in light availability is a key factor determining the establishment of seedlings in heterogeneous environments. This study evaluated the ecophysiological, photosynthetic, and growth responses of *Rynchosia melanocarpa*, a liana with a wide distribution among distinct kinds of vegetation physiognomies, such as Cerrado and Atlantic rain forest. The seedlings were subjected to three light conditions: full sunlight (FS), shade (SH), and transfer from shade to full sunlight (SH→FS). Chlorophyll a fluorescence, electron transport rate (ETR), Falker Chlorophyll Index, gas exchange, growth indices, and biomass allocation were assessed. Seedlings maintained under shade exhibited high maximum quantum yield of PSII ($F_v/F_m \approx 0.80$), higher chlorophyll content, greater specific leaf area, and higher leaf area ratio, reflecting typical acclimation responses to low irradiance. Conversely, seedlings grown under full sunlight showed higher net CO_2 assimilation, increased electron transport rates, greater water-use efficiency, enhanced carboxylation efficiency, and greater biomass allocation to roots. The transfer from shade to full sunlight induced marked initial photoinhibition, evidenced by a sharp decline in F_v/F_m and effective quantum yield ($\Delta F/F_m'$), accompanied by temporary leaf chlorosis. However, after 24 days, transferred plants showed partial recovery of photochemical efficiency, increased electron transport rate, and maintenance of high photosynthetic performance, indicating successful acclimation to the new light environment. These seedlings also exhibited relative growth rates comparable to those grown under full sunlight and greater height increment, suggesting preferential investment in vegetative growth during acclimation. Overall, the results demonstrate that *R. melanocarpa* possesses high physiological and morphological plasticity, combining conservative strategies under shade with high photosynthetic performance under full sunlight. This functional flexibility enables rapid recovery following abrupt changes in irradiance, highlighting the ecological potential of the species to establish across contrasting light environments, a characteristic commonly associated with pioneer or early secondary tropical tree species.

Key-words: photosynthesis; acclimation; growth; semideciduous forest.

1. Introdução

As angiospermas passaram por um intenso processo de modernização e diversificação durante a transição para o Cenozoico (Collinson, 2000), resultando em uma vasta gama de formas de vida adaptadas a diversos nichos ecológicos. Entre essas formas, as lianas, conhecidas como trepadeiras lenhosas (Putz, 1984) destacam-se como um grupo polifilético que evoluiu de forma independente em diversas famílias de plantas vasculares (Schnitzer, 2018). Definidas como plantas que germinam no solo, mas utilizam árvores e outras estruturas como suporte para alcançar o dossel, as lianas são componentes fundamentais da estrutura e dinâmica das florestas tropicais (Heijden, 2022; Schnitzer, 2018).

Nas últimas décadas, estudos têm documentado um aumento global na abundância e na biomassa de lianas em relação às árvores em florestas tropicais (Rueda-Trujillo, 2024). Esse fenômeno é impulsionado por mudanças climáticas, aumento dos níveis CO₂ atmosférico e, principalmente, pela maior frequência de distúrbios e fragmentação florestal. Schnitzer (2018) afirma que em condições de seca severa e prolongada, típicas de florestas estacionais, as lianas frequentemente apresentam uma vantagem competitiva sazonal, mantendo o crescimento e a atividade fisiológica enquanto muitas árvores reduzem sua produtividade devido ao estresse hídrico.

A interação entre lianas e árvores é predominantemente caracterizada por uma competição intensa por recursos, como luz e água (Schnitzer et al., 2005; Toledo-Aceves, 2015). As lianas podem reduzir significativamente o recrutamento, o crescimento e a reprodução dos seus hospedeiros, chegando a aumentar as taxas de mortalidade das árvores. Estudos recentes indicam que essa ocupação não ocorre de forma aleatória (Song, 2023; Visser et al., 2018; Estrada-Villegas et al., 2022; Müller-Landau et al., 2019); espécies de árvores exigentes em luz (pioneiras) tendem a ser mais suscetíveis à infestação por lianas do que espécies tolerantes à sombra, possivelmente devido à partilha de nichos de regeneração similares em clareiras e bordas de mata (Song, 2023). Melis et al., (2020) realizaram um estudo em um fragmento de Cerrado *sensu stricto* localizado no estado de São Paulo, onde puderam observar uma maior abundância de lianas na borda da floresta.

Para as plântulas de lianas que se estabelecem no sub-bosque sombreado, a exposição súbita a altos níveis de irradiância, como a gerada pela abertura de clareiras ou em bordas de mata, representa um desafio ecofisiológico crítico (Sánchez-Gómez et al., 2006). Esse aumento repentino de luz e temperatura pode intensificar o estresse fotoinibitório, manifestando-se visualmente através de clorose foliar (amarelamento), necrose e, em estágios avançados, a morte total das folhas (Kamaluddin & Grace, 1992). As respostas ao aumento do nível de luz variaram significativamente entre espécies de lianas, mesmo quando estas pertencem à mesma família.

A luz é o recurso mais heterogêneo em florestas tropicais estacionais (Paula et. al., 2019; Sanches et. al., 2017). Embora as lianas adultas sejam majoritariamente heliófitas, suas plântulas frequentemente se estabelecem no sub-bosque sob condições de baixa luminosidade (Schnitzer, 2018). A transição súbita para ambientes de luz plena, como ocorre na abertura de clareiras, pode expor essas plantas a um período de fotoinibição, o qual compromete a integridade do fotossistema II, como afirma Lemos-Filho, 2000 em seu estudo com três espécies arbóreas. A fotoinibição, é um fenômeno de estresse fisiológico que ocorre quando a radiação luminosa absorvida pelas plantas excede sua capacidade de utilização na fotossíntese, resultando na redução do rendimento quântico (Krause & Weis, 1991). Esse processo afeta centralmente o fotossistema II, um complexo proteico-pigmento essencial para a conversão de energia luminosa em energia química. Quando o aporte de energia é excessivo e não pode ser totalmente dissipado via calor ou outros mecanismos fotoprotetores, ocorre a formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (Krause & Weis, 1991). Essas moléculas são altamente oxidantes e causam danos diretos às estruturas moleculares do aparato fotossintético, comprometendo a funcionalidade do FSII.

A integridade e a eficiência do FSII podem ser monitoradas de forma não destrutiva através da análise da fluorescência da clorofila *a*, especificamente pela razão entre a fluorescência variável e a máxima (F_v/F_m) (Baker, 2008). Em condições ideais e em folhas saudáveis, esse valor situa-se em torno de 0,8, enquanto valores significativamente inferiores indicam a ocorrência de fotoinibição (Krause et al., 2001). Dependendo da severidade do estresse e da

capacidade de recuperação da planta, a fotoinibição pode ser classificada como dinâmica, quando é rapidamente reversível e atua como um mecanismo fotoprotetor, ou crônica, que envolve danos irreversíveis ou de lenta recuperação, persistindo mesmo após períodos de escuridão (Long et al. 1994).

Um estudo realizado por Paula et al. (2019) com duas espécies de lianas da família Bignoniaceae mostrou padrões distintos de aclimação: *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) L.G. Lohmann apresentou queda total das folhas formadas sob sombra e sua posterior substituição por novas folhas já adaptadas ao sol pleno, enquanto *Fridericia florida* (D.C) L.G. Lohmann conseguiu manter suas folhas originais através de ajustes fisiológicos ao novo ambiente de luz. Esses ajustes incluem o aumento de pigmentos do ciclo das xantofilas e de proteínas fotossintéticas (Demmig-Adams & Adams, 2006), que auxiliam na manutenção da taxa de transporte de elétrons (ETR). Em última análise, a plasticidade morfofisiológica e a capacidade de aclimação do aparato fotossintético desempenham papel central na capacidade de estabelecimento e crescimento inicial de plântulas de lianas em ambientes florestais caracterizados por elevada heterogeneidade luminosa. A disponibilidade de luz pode promover ajustes na alocação de biomassa, na estrutura foliar, no crescimento e no desempenho fotossintético, permitindo que as lianas respondam às rápidas mudanças nas condições ambientais associadas à formação de clareiras e à dinâmica do dossel (Toledo-Aceves & Swaine, 2008; Ávalos & Mulkey, 2014; Yuan et al., 2016). Particularmente, a capacidade de ajustar rapidamente os processos fotoquímicos e de manter a funcionalidade do fotossistema II diante de alterações na irradiância pode favorecer a manutenção do ganho de carbono e a persistência das plântulas durante a transição entre ambientes sombreados e mais iluminados (Krause et al., 2001; Ávalos & Mulkey, 1999). Dessa forma, a integração entre respostas fotoquímicas, fisiológicas e morfológicas constitui um importante mecanismo de aclimação às condições dinâmicas de luz presentes nas florestas tropicais. Compreender a capacidade de aclimação e as respostas ecofisiológicas das plântulas de lianas frente a essas mudanças é essencial para prever como essas comunidades responderão ao aumento dos distúrbios florestais.

Rhynchosia melanocarpa Grear. pertence à família Fabaceae (subfamília Papilionoideae), uma das famílias com maior riqueza de espécies de lianas nas florestas neotropicais. O gênero *Rhynchosia* Lour. possui uma distribuição pantropical, com centros de diversidade na África (aprox. 140 espécies) e nas Américas (aprox. 55 espécies). No Brasil, o gênero é representado por cerca de 19 espécies, ocorrendo em diversos domínios fitogeográficos, principalmente no Cerrado, Campo Rupestre, Caatinga e Mata Atlântica (BFG, 2015). Morfologicamente, *R. melanocarpa* caracteriza-se como uma liana de caule volúvel, apresentando pouca ou nenhuma ramificação em seu estágio inicial. Seus frutos são marrons a negros e apresentam uma constrição característica entre as sementes. Uma característica distintiva importante é a sua semente bicolor (vermelha e negra), sendo o tom avermelhado restrito à área ao redor do hilo, além de possuir estipelas persistentes (Bezerra et. al., 2019). Apresentam plântulas com germinação cripto-hipógeo-armazenadora, já que seus cotilédones são armazenadores, não emergentes, brancos e não fotossintetizantes, característica que pode ser indicativa de tolerância à sombra (Rodrigues; Hirt; Flores, 2012).

Ecologicamente, *R. melanocarpa* é comumente encontrada em ambientes de borda de mata, sugerindo um comportamento heliófito e pioneiro. Uma luz intensa em uma floresta tende a ser propício para o crescimento de espécies pioneiras, em comparação com espécies tolerantes à sombra (Slik et al., 2003). A capacidade de ajuste fisiológico, anatômico e morfológico seguindo mudanças ambientais representa estratégias de aclimação específicas de cada espécie, o que pode dar a elas a capacidade de se adaptar a diferentes gradientes luminosos (Leonel et al., 2023). Em ambientes naturais, mudanças súbitas na iluminação podem ser comuns, causando exposição à luz intensa em folhas previamente sombreadas (Kóvacs et al., 2020; Horváth et al., 2023).

Neste contexto, este trabalho investigou o desenvolvimento inicial da espécie *R. melanocarpa* Grear. em condições de sol, além de plântulas desenvolvidas inicialmente na sombra mas transferidas para o sol pleno, tendo como foco as seguintes perguntas: (i) Quais as respostas de aclimação de *R. melanocarpa* sob diferentes gradientes luminosos? (ii) Como plântulas

mantidas sob sombreamento respondem fisiologicamente e morfolologicamente ao aumento repentino de luz? (iii) Qual a magnitude da fotoinibição nos distintos ambientes de luz e qual a influência desta fotoinibição sobre o crescimento inicial de *R. melanocarpa*?

2. Objetivos

O objetivo do estudo foi determinar as alterações fisiológicas e morfológicas na liana *Rhynchosia melanocarpa* Grear, durante sua fase inicial de desenvolvimento em ambientes contrastantes de luz: sombra (“shade”, SH), sol pleno (“full sun”, FS) e plântulas transferidas da sombra para o sol pleno (SH→FS) verificando sua atividade fotossintética e crescimento. Como objetivos específicos: 1) investigar a existência e a influência da fotoinibição (dinâmica ou crônica) no processo de crescimento sob condições contrastantes de luz; 2) avaliar a atividade fotossintética e as mudanças na distribuição de biomassa dos indivíduos estudados em ambientes diferentes de luz, e 3) avaliar a capacidade de aclimação em plântulas mantidas sob a sombra e transferidas para sol pleno (SH→FS).

3. Material e Métodos

3.1 Material vegetal e condições experimentais

O experimento foi realizado na Universidade Federal de Uberlândia no Instituto de Biologia (INBIO), Bloco 2D conforme a Figura 1, localizado na cidade de Uberlândia, MG (18°53'08"S 48°15'36"W). A coleta do material vegetal foi realizado em um fragmento de floresta estacional semidecidual (FES) na Fazenda Experimental do Glória, pertencente à Universidade Federal de Uberlândia (18° 57'S e 48° 12'W). O clima da região apresenta uma estação seca durante o inverno (de abril a setembro) e uma estação quente e chuvosa (de outubro a março). A pluviosidade média anual varia de 1400 a 1700 mm com temperaturas máximas entre 27 e 30 °C e mínimas de aproximadamente 18 °C (Alvares et al. 2013; Haridassan & Araujo, 2005). Observando o local de coleta vimos que *R. melanocarpa* é de ocorrência comum na área de FES

utilizada neste estudo. É uma plântula de germinação do tipo cripto-hipógeo-armazenador com estípulas, tricomas, apresentam eófilos primários com base lobada, variação observada por Baudet (1974).

Para a realização desse trabalho, foram coletadas sementes de indivíduos da espécie localizado na borda da FES. Coletamos os frutos de indivíduos com no mínimo um metro de distância um do outro. Após a coleta os frutos foram levados ao laboratório para triagem e limpeza das mesmas, onde foi realizada a separação das sementes viáveis das inviáveis, ao final obtivemos aproximadamente 1.000 sementes viáveis que foram utilizadas para o estudo, logo após, as sementes foram mantidas em condições controladas no laboratório com temperatura de 25°C até o início dos experimentos.



Figura 1 – A: Ambiente Sol Pleno (FS) – Atrás do Bloco 2D, na área aberta do estacionamento; B: Ambiente sombra (SH) localizado também atrás do bloco 2D no viveiro.

Foram colocadas 25 sementes em quatro placas Gerbox, onde após a germinação 120 indivíduos foram utilizados para o experimento. As sementes foram previamente escarificadas para a quebra de dormência, onde permaneceram mantidas a 25 °C com a luz do laboratório acesa em condições controladas até germinarem. Após a germinação, as sementes foram transferidas para vasos de 2 L contendo solo de mata coletado na FES utilizando pá e colocados em sacos plásticos, substrato comercial (BioPlant Plus) e areia média em proporção de 2:1:1 (2 L de solo de mata, 1 L de areia e 1 L de substrato medidos com um balde de 2 L). As sementes permaneceram em viveiro até o surgimento do primeiro par de folhas. Neste momento, as plântulas foram divididas em dois grupos: 1) sol pleno (FS) e o sombreamento

(SH). O sombreamento foi imposto pela soma do sombrite de trama média da casa de vegetação mais a copa de árvores do Instituto de Biologia (INBIO) e o sol pleno compreendeu a área externa sem cobertura de árvores. Foi obtido o total de 120 plântulas, 25 usadas para o grupo FS, e as outras 95 mantidas em SH. Após a imposição dos dois tratamentos, um grupo de 10 plântulas foi usado para as medidas iniciais de crescimento. Decorridos 60 dias sob a sombra, o terceiro tratamento foi instalado, com a transferência de 25 plântulas do ambiente de sombra para o de sol pleno (SH→FS). As plantas foram mantidas em vasos por aproximadamente 120 dias. Todas foram hidratadas com regador todos os dias de experimento até a terra ficar bem molhada, exceto em dias chuvosos. Os procedimentos experimentais aconteceram entre os meses de agosto de 2025 e fevereiro de 2026.

Foram realizadas análises periódicas das condições de luz, temperatura e umidade relativa do ar em dias de céu claro, com ausência de nuvens. O PPFD (densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo – $\lambda = 400-700$ nm) foi medido com o sensor quântico da Licor (Licor-LI190). A temperatura e a umidade relativa do ar foram registradas com a utilização de um termo-higrômetro digital (Instruterm HT270 China). As variáveis foram monitoradas a cada 15 dias, das 7h da manhã as 17h da tarde, conforme apresentado na Figura 2.

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) do primeiro dia de medição (figura 3-A) foi mais alta durante o período da manhã sob sol pleno, começando com média de $45,35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ às 7:00h e atingindo seu pico por volta de 12:00h com $1516,54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A partir desse horário a RFA caiu até $46,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por volta das 17:00h. Na sombra, a RFA apresentou médias de $4,54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no período da manhã, alcançando seu nível mais alto as 12:00h com $213,81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e decaindo até $16,35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ as 17:00h. 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.

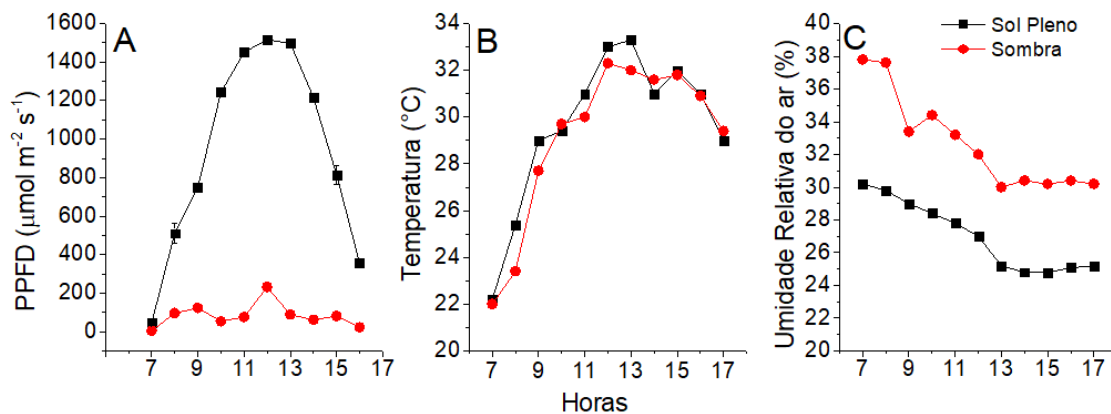


Figura 2 – Valores médios da radiação fotossinteticamente ativa (RFA $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa do ar (%) durante o período do experimento. Os cursos cobrem três ambientes (sol, transferidas e sombra) e os pontos correspondem a média $\pm$ desvio padrão.

3.2 Análises fisiológicas

3.2.1 Medidas da fluorescência da clorofila a

Para avaliar a magnitude da fotoinibição entre plantas de sombra após sua transferência para pleno sol, a cinética da fluorescência da clorofila foi acompanhada, incluindo medidas do rendimento quântico potencial (F_v/F_m), rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) da folha (Maxwell & Johnson 2000). Para tal, foi utilizado o medidor de fluorescência modulado (Mini-PAM, HeinzWalz) equipado com um suporte para cliques de folhas (modelo2030-B). Foram medidas a fluorescência inicial (F_0) e a fluorescência máxima (F_m) no escuro, a partir das quais calcula-se o rendimento quântico potencial do aparelho fotossintético II (PSII), $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ (Ribeiro et. al., 2003). A fluorescência máxima (F_m') e fluorescência em estado estacionário (F) no estado adaptado à luz foram determinadas seguindo os métodos descritos por Bilger et al. (1995). Pulsos de radiação saturante de 700 ms de duração foram aplicados através de um cabo de fibra óptica orientado 60° em relação à superfície da folha. O ângulo e a distância entre a folha e o cabo de fibra óptica foram ajustados manualmente e definidos com o suporte de clipe de folha. Durante as medições dos parâmetros adaptados à luz, cuidado foi tomado para não ocasionar sombreamento nas folhas com a sonda de fibra óptica e o suporte de clipe de folha. O rendimento quântico efetivo de PSII foi calculado como $\Delta F/F_m' = (F_m' - F)/F_m'$ (Genty et. al., 1989).

A taxa de transporte de elétrons (ETR) através do fotossistema II (FSII) ($ETR = \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) foi obtida como $ETR = \Delta F/Fm' \times 0,5 \times RFA \times 0,84 \times 0,5$ que é calculada pela multiplicação do rendimento quântico efetivo com a radiação fotossinteticamente ativa, com a constante 0,84 assumindo que parte da luz que incide sobre a folha não é absorvida. O 0,5 é usado na multiplicação pois se assume que para cada elétron que foi transportado, foi absorvido dois quanta (White e Critchley, 1999), e a RFA é a densidade de fluxo de fótons que atinge a superfície da folha.

Todas as medidas de fluorescência foram conduzidas no período da manhã onde temos o predomínio da luz azul e ao meio-dia, onde temos o pico de irradiância em seis indivíduos de cada tratamento. Tais medidas foram realizadas no 2º, 4º, 7º, 15º e 24º dias após a transferência das plântulas da sombra para o sol pleno. No momento da transferência, as folhas formadas sob a sombra foram devidamente marcadas a fim de avaliarmos a possível ocorrência de formação de folhas novas no novo ambiente.

3.2.2 Medidas do Índice de clorofila Falker

O índice de Clorofila Falker (ICF) foi medido por meio do Clorofilog (CFL 1030-Falker Ltda, Porto Alegre, Brasil), que leva em consideração as características de absorção dos pigmentos da clorofila *a* e *b*. Foram analisados seis indivíduos de cada tratamento, sendo realizadas três medições na última folha formada no ápice completamente desenvolvida de cada plântula, em um único dia, no período da manhã. Com os resultados obtidos, calculou-se a média dos índices respectivos à de clorofila *a* (C_{la}) e Clorofila *b* (C_{lb}), a clorofila Total (C_{ltot} = C_{la} + C_{lb}) e a razão entre clorofila *a* e *b* (C_{la} = C_{la}/C_{lb}).

3.2.3 Análise de trocas gasosas

Para a realização das medidas de trocas gasosas, utilizamos um analisador de trocas gasosas no infravermelho (infra-red gas analyser – IRGA, LcPro-SD ADC – UK) de sistema aberto, conectado a uma câmara foliar de área de 6,25 cm² (PLC4 (B)), com um canhão de luz acoplado a uma lâmpada halógena azul e vermelha. O PPFD foi padronizado em 1300 μmol e temperatura a 25° C. As medidas consistem na comparação das concentrações

de CO₂ e vapor d'água entre o ar atmosférico e o ar presente na câmara onde a folha está inserida. Por meio de tais medidas, foram obtidos os seguintes valores: taxa de assimilação líquida de CO₂ (A_{CO_2} - $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s - $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração foliar (E - $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), eficiência da carboxilação (A/C_i) e eficiência do uso da água (A/E). Tais medidas foram realizadas em cinco plantas de cada tratamento luminoso ao final do período experimental de 120 dias.

3.3 Medidas de Crescimento

3.3.1 Altura, diâmetro do caule e área foliar

Ao final do experimento, todos os indivíduos dos três tratamentos tiveram a medição de sua altura feita desde o colo da planta até seu ápice, com o uso de régua milimetrada e trena. Registrou-se também o número de folhas e o diâmetro do caule com um paquímetro analógico. Após a realização dessas medidas, as folhas foram coletadas para a 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/>).

3.3.2 Área foliar específica, razão de área foliar e razões de massa do caule, das folhas e da raiz

As plântulas coletadas foram separadas em folhas (lâminas foliares), caule (incluindo o 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 72 horas, após o qual teve a massa seca determinada em balança analítica. 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 da massa seca do caule (RMC), razão de massa seca das folhas (RMF) e razão de massa seca da raiz (RMR), através das seguintes fórmulas de (Hunt, 1982):

$$\text{RMC} = \text{MScaule} / \text{MStotal};$$

$$\text{RMF} = \text{MSfolhas} / \text{MStotal};$$

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

*MS= massa seca.

Nestas razões, ambas as partes da fração apresentam a mesma unidade. Dessa maneira 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).

3.3.3 Taxa de crescimento relativo

A Taxa de Crescimento Relativo (TCR – mg g⁻¹ dia⁻¹) é a variável que expressa o aumento da massa seca por dias de experimento (unidade de tempo), quando comparado com peso inicial da planta (HUNT, 1982) e foi calculada após as medidas de massa seca obtidas no início e final do experimento:

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

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 = logaritmo natural.

A razão da área foliar foi calculada dividindo-se a área foliar total das plantas pela sua massa seca total (RAF = Afolhas/MS_{total} cm²g⁻¹). Calculou-se também a área foliar específica, que é a relação entre área da folha por unidade de massa da folha (AFE cm²g⁻¹).

3.4 Análise dos dados

Após a verificação da normalidade dos dados pelo teste de Lilliefors (1967), aplicou-se a análise de variância One-way ANOVA, seguido de análise *post-hoc* pelo teste de Tukey a 5%, para a verificação de ocorrência de diferenças significativas entre os distintos ambientes de luz.

4. Resultados

4.1. Análise de Fluorescência da Clorofila *a*

De forma geral, plantas de *R. melanocarpa* mantidas continuamente sob sombreamento apresentaram valores do rendimento quântico potencial (F_v/F_m) em torno de 0,8 durante todos os dias de medida. Da mesma forma, plantas continuamente mantidas sob sol pleno apresentaram valores da razão F_v/F_m em torno de 0,78, não diferindo entre si, demonstrando ausência de fotoinibição entre as plantas mantidas sob sombreamento e sol pleno (Lüttge, 2008), enquanto as plantas SH→FS apresentaram valores de 0,68 ($F=11,69$ e $p<0,0011$) diferindo entre os demais,. Nota-se que no horário perto do meio-dia os valores da razão F_v/F_m ficaram abaixo de 0,50 nas plantas em FS e 0,73 nas plantas SH no 2º dia após a transferência (Figura 3).

Também no segundo dia após a transferência, próximo do meio-dia plantas SH mantiveram-se em 0,74 e as FS em 0,48, enquanto as plantas SH→FS ficaram abaixo de 0,40 respectivamente com diferença significativa entre os tratamentos ($F = 17,06$ e $p<0,0003$) conforme observado na Figura 3. Observa-se, no 24º dia após a transferência, uma tendência à aclimação ao novo ambiente entre as plantas transferidas com valores médios de 0,68 de F_v/F_m , valor significativamente inferior às plantas mantidas em FS e SH no período da manhã (cujos valores F_v/F_m ficaram em 0,79 ($F = 5,32$ e $p<0,003$)). Ao meio-dia, a razão F_v/F_m das plantas SH→FS manteve-se em torno de 0,54, enquanto SH e FS mantiveram valores 0,68 e 0,73 respectivamente ($F = 8,55$ e $p<0,0036$).

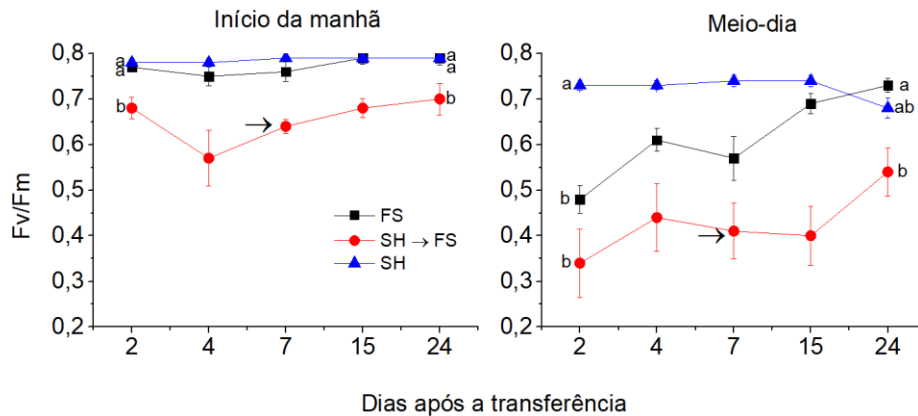


Figura 3 - Cursos do rendimento quântico potencial (F_v/F_m) de indivíduos juvenis de *Rynchosia melanocarpa* no 2º, 4º, 7º, 15º e 24º dias após a transferência das plântulas para os três tratamentos (FS: sol pleno, SH→FS: transferidas e SH- sombra). Cada ponto representa a média e seu respectivo erro padrão em seis plantas/tratamento/espécie. A seta indica o início das medidas nas folhas formadas no novo ambiente.

No segundo dia após a transferência, as plantas mantidas em sol pleno tiveram um rendimento quântico efetivo em torno de 0,14 no início da manhã e 0,20 ao meio-dia (Figura 4). Entre as plantas mantidas em SH, os valores do $\Delta F/F_m'$ nos mostra que as plantas se iniciam em torno de 0,37 no início da manhã e 0,65 ao meio-dia, e as SH→FS nos revela valores de 0,04 de manhã e 0,09 ao meio-dia no segundo dia de transferência ($F = 145,19$ e $p < 0,0001$). No 24º dia, pode ser observado que as plantas SH→FS apresentaram valores médios do $\Delta F/F_m'$ em 0,12, ao passo que as plantas de SH e FS os valores ficaram em 0,35 e 0,21, respectivamente, ao meio-dia.

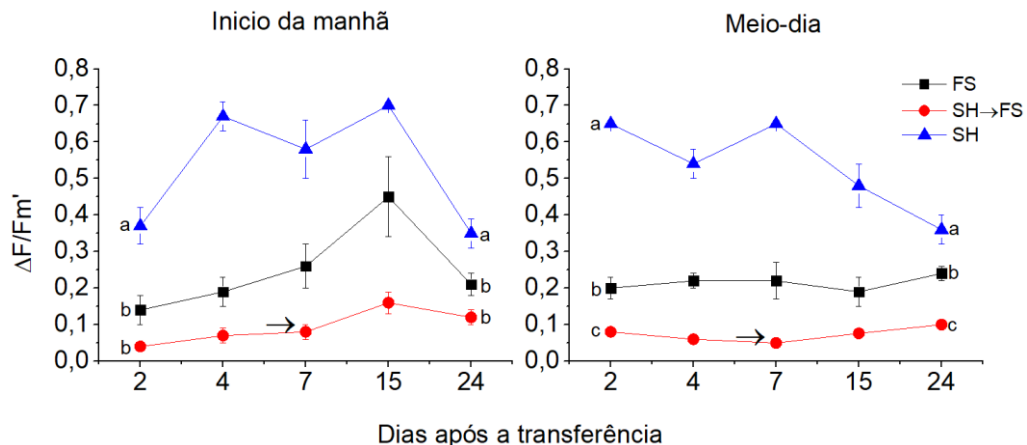


Figura 4 - Cursos do rendimento quântico no 2º, 4º, 7º, 15º e 24º dias após a transferência das plântulas para os três tratamentos. Os cursos correspondem a três tratamentos (FS: sol pleno, SH→FS: transferidas e SH- sombra). Cada ponto representa a média e seu respectivo erro

padrão em seis plantas/tratamento/espécie. A seta indica o início das medidas nas folhas formadas no novo ambiente.

Com relação ao ETR, plantas mantidas em FS e SH→FS mantêm valores variando em 37,51 e 13,63, respectivamente ($F = 7,94$ e $p < 0,0047$) (Figura 5). Em plantas mantidas em sombra, os valores de ETR são baixos quando comparados com os demais tratamentos, indicando que a menor disponibilidade de luz limita a excitação dos centros de reação do FSII conforme mostrado na figura, com o valor de 3,46 no início da manhã. A partir do sétimo dia de transferência as medidas já começaram a ser realizadas em folhas formadas em sol que se encontravam expandidas.

No 24º dia de transferência, plântulas de FS e SH→FS tiveram diferença significativa, obtendo valores de ETR em 97,5 e 61,95, respectivamente, enquanto as plantas em SH revelam um valor mais baixo de 17,58 ($F=10,08$ e $p < 0,002$) no período da manhã. Próximo ao meio-dia, observou-se diferença significativa entre os valores de ETR entre os três tratamentos, sendo 126,05 para FS, 63,75 para SH→FS e 28,31 para FS.

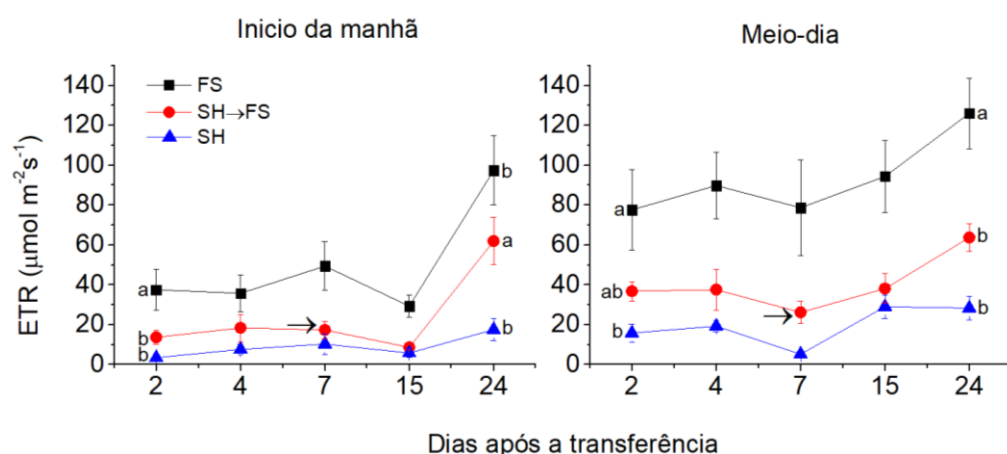


Figura 5 - Taxa de transporte de elétrons (ETR) através do fotossistema II de *R. melanocarpa* em cinco medidas após a transferência das plântulas para os três tratamentos. Os cursos correspondem a três tratamentos (FS: sol pleno, SH→FS: transferidas e SH- sombra). Cada ponto representa a média e seu respectivo erro padrão em cinco plantas/tratamento/espécie. A seta indica o início das medidas nas folhas formadas no novo ambiente.

4.1.1 O índice de clorofila de Falker (rever esta parte)

A avaliação dos índices de pigmentos fotossintéticos através do clorofilog ao final do experimento (120º dia) evidenciou diferenças marcantes entre os tratamentos (Tabela 1). As plantas mantidas em FS e SH não

apresentaram diferença significativa, enquanto as plantas SH→FS apresentaram diferença significativa entre os demais tratamentos, com valores de 21,98 para clorofila *a* ($F= 7,32$ e $p<0,0062$) e 26,72 para clorofila total ($F= 6,16$ e $p<0,0111$). Após a transferência das plantas do sol para a sombra (SH→FS), observou-se um aumento em todos os pigmentos, com índices de 17,43 para clorofila *a*, 3,36 para clorofila *b* e 20,8 para clorofila total, correspondendo a incrementos de 54,8%, 18,3% e 47,5%, respectivamente, em comparação ao tratamento de sol pleno. As plantas mantidas permanentemente sob sombra (SH) apresentaram os maiores índices de pigmentos, atingindo 21,98 ($F=7,32$ e $p<0,0062$) para clorofila *a*, 4,74 ($F=2,92$ e $p>0,08$) para clorofila *b* e 26,72 ($F=6,16$ e $p<0,01$) para clorofila total, representando de aproximadamente 95,2%, 66,9% e 89,5%, respectivamente, em relação às plantas cultivadas sob sol pleno. Em relação à razão clorofila *a/b*, os valores variaram entre 4,09 (FS), 5,42 (SH→FS) e 4,79 (SH) ($F=5,72$ e $p<0,01$), indicando menor variação entre os tratamentos quando comparada aos teores absolutos de clorofilas.

Tabela 1- Índice de clorofila Falker. Os dados representam o valor médio com erro padrão. As letras diferentes nas linhas indicam diferença estatística entre os tratamentos (n=6)

	Sol Pleno (FS)	Transferidas (SH-FS)	Sombra (SH)
Clorofila <i>a</i>	11.26 (± 0.32) b	17.43 (± 0.21) b	21.98 (± 0.19) a
Clorofila <i>b</i>	2.84 (± 0.16) a	3.36 (± 0.21) a	4.74 (± 0.28) a
Razão <i>a/b</i>	4.09 (± 1.71) b	5.42 (± 0.29) a	4.79 (± 0.20) ab
Total	14.1 (± 0.47) b	20.8 (± 0.41) b	26.72 (± 0.25) a

4.2 Análise de Trocas Gasosas

As medidas obtidas relevaram respostas distintas entre os três tratamentos. A taxa de assimilação líquida de CO₂ (ACO₂) foi significativamente maior nas plantas mantidas em FS e nas SH→FS, com valores de 8,51 e 7,88 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente, enquanto as plantas que permaneceram sob a sombra apresentaram valores reduzidos de apenas 2,76 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($F = 16,74$ e $p<0,0003$). Tal resultado foi acompanhado pelas taxas de transpiração (E), que também foram superiores nos tratamentos FS e SH→FS ($F = 8,95$ e

$p < 0,0031$) (Figura 6). A condutância estomática (G_s) por sua vez, não mostrou diferença significativa entre os tratamentos ($F = 1,07$ e $p = 0,36$). Essa ausência de diferença na g_s refletiu diretamente na eficiência do uso da água (A/E) ($F = 35,8$ e $p < 0,0001$) e na eficiência da carboxilação (A/C_i) ($F = 17,69$ e $p < 0,0002$), que foram impactadas negativamente nas plantas sob SH, evidenciando que a baixa disponibilidade de luz, e não o fechamento estomático, foi o principal fator redutor do ganho de carbono (Figura 7).

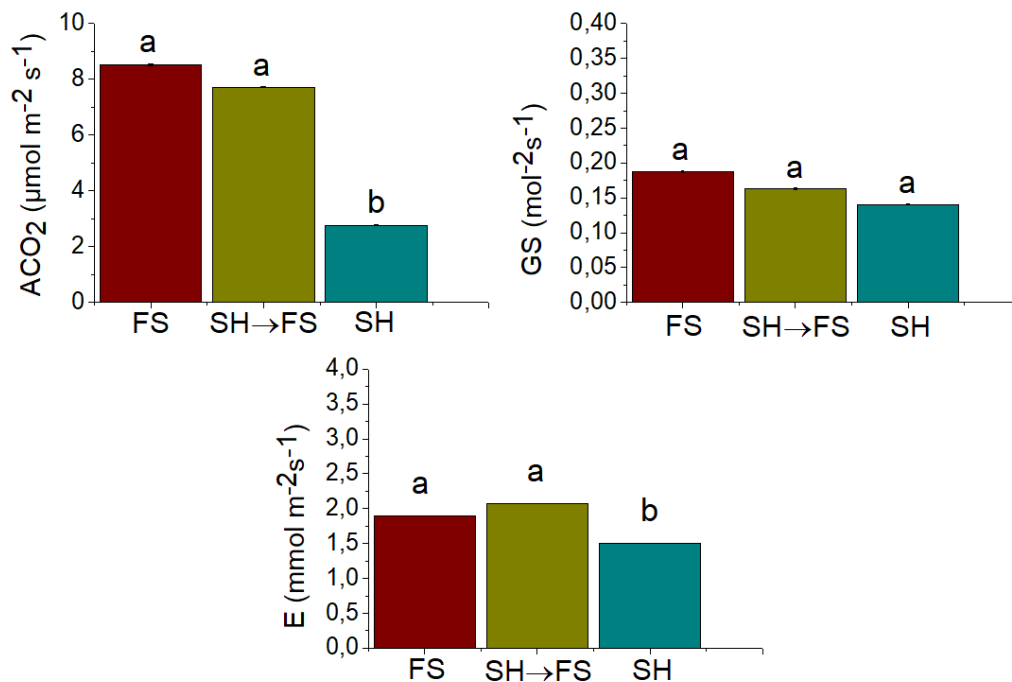


Figura 6 - Valores médios da taxa de assimilação de CO_2 (ACO_2), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) nos tratamentos sol (FS), transferidas (SH→FS) e sombra (SH) realizados ao final do experimento (120 dias). As barras representam o valor médio com erro padrão. As letras diferentes indicam diferença estatística entre os tratamentos ($n=5$).

As razões calculadas de eficiência do uso da água e eficiência instantânea da carboxilação (A/E e A/C_i , respectivamente) estão representados na Figura 7. Dentro dos dois ambientes luminosos, indivíduos no sol pleno e aqueles transferidos da sombra para o sol obtiveram razão uma A/E com valor de 4,41 e 3,36 respectivamente, enquanto indivíduos em SH obtiveram valores de 1,84 que foi significativamente inferior aos demais ($F = 35,81$ e $p < 0,0001$). Analisando A/C_i , o ambiente de sol mostrou valores maiores que a sombra, sendo eles 0,02 e 0,007 respectivamente ($F = 17,69$ e $p < 0,0002$).

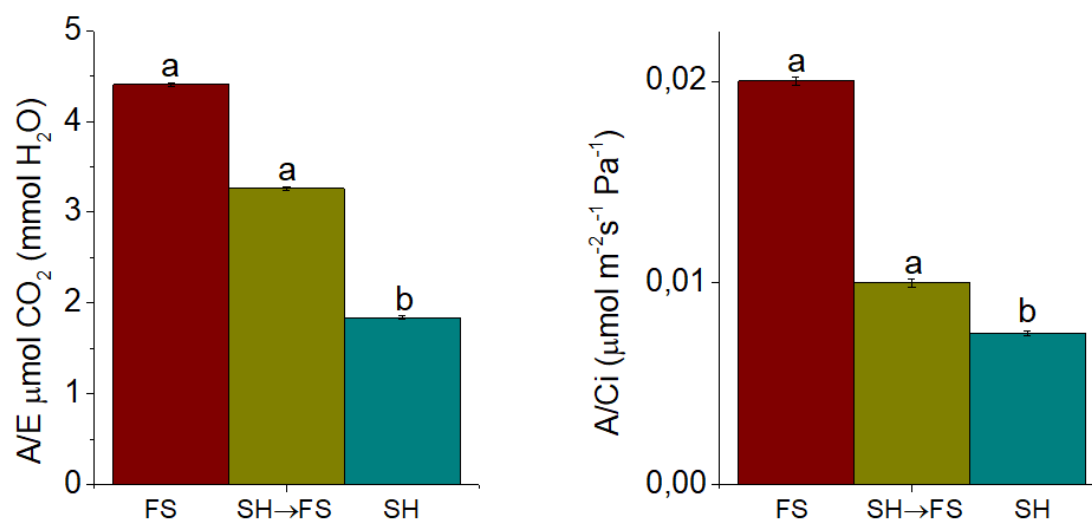


Figura 7 - Valores médios da eficiência do uso da água (A/E) e eficiência instantânea da carboxilação (A/Ci) de plantas juvenis de *R. melanocarpa* nos três tratamentos. As barras apresentam valor médio com erro padrão e as letras representam a diferença estatísticas entre os tratamentos (n=5).

4.3 Medidas de crescimento

4.3.1. Altura, diâmetro do caule e área foliar

Na Figura 8 é mostrada as imagens das plantas nos seus respectivos tratamentos durante o período experimental. Alguns indivíduos transferidos durante o início da troca de ambiente sofreram com clorose seguido de queda foliar (Figura 9), porém, tais indivíduos mantiveram a folha formada na sombra até o final do experimento.

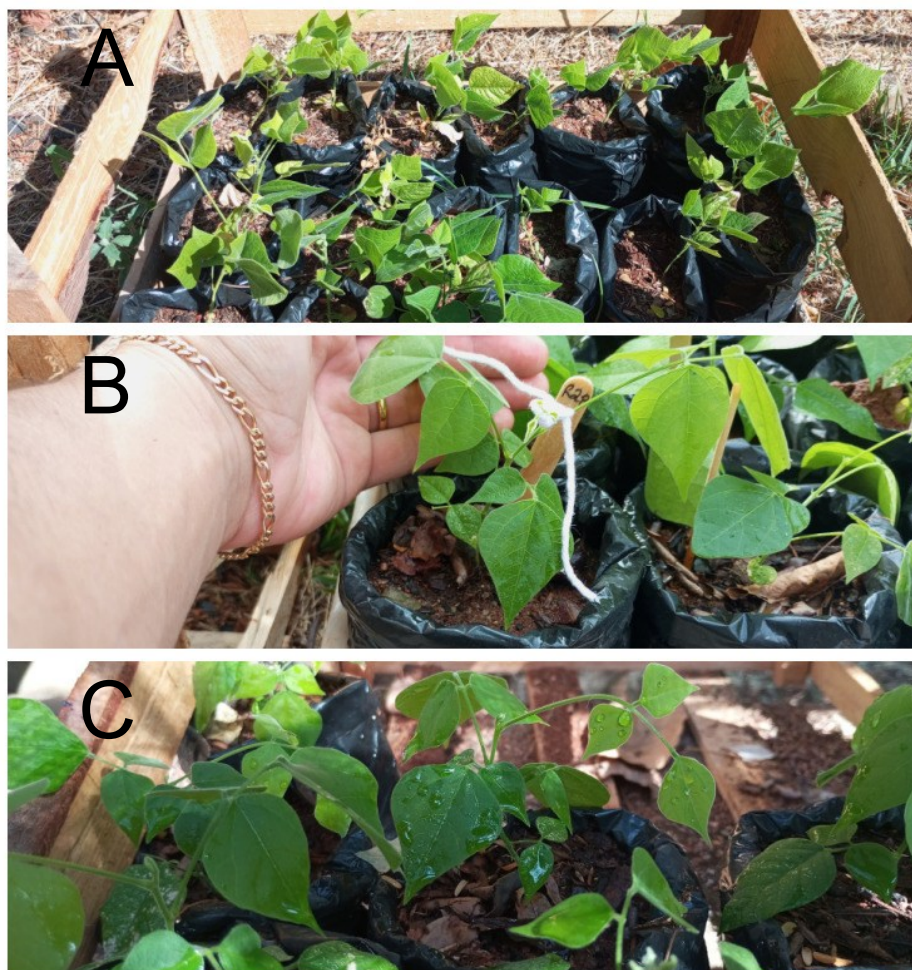


Figura 8- Plantas de *R. melanocarpa* sob condições de A: sol pleno (FS), B: transferidas de sombra para sol pleno (SH→FS) e C: sombra (SH).



Figura 9- Clorose foliar em indivíduo de *R. melanocarpa* após o 4º dia de transferência indicando fotoinibição.

Os dados de altura, número de folhas, diâmetro do caule e área foliar estão indicados na Tabela 2. Quanto à altura, podemos observar que as plantas transferidas tiveram um maior valor médio, no entanto, não houve diferença significativa entre os tratamentos de FS e SH→FS, enquanto as plantas em SH demonstraram diferença significativa entre os demais tratamentos conforme mostrado na Tabela 2 ($F = 6,02$ e $p < 0,007$), além de terem registrado o menor valor médio em relação aos demais. Esse padrão também se repetiu no diâmetro do caule, número de folíolos e área foliar total, onde as SH→FS mantiveram maiores médios em relação aos demais não obtendo diferença significativa entre os indivíduos de FS, mas, diferindo entre si dos indivíduos em SH ($F = 12,13$ e $p < 0,0003$ para diâmetro do caule, $F = 29,53$ e $p < 0,0001$ para número de folíolos e $F = 35,97$ e $p < 0,0001$ em relação a área foliar específica). Pode-se observar que as plantas mantidas em SH tiveram os menores valores médios em todas as variáveis medidas em relação aos demais tratamentos conforme mostrados na Tabela 2.



Figura 10- Indivíduo transferido ao final do experimento tendo sua altura registrada.

Tabela 2 - Altura, diâmetro do caule, número de folhas e área foliar total após 120 dias nas condições experimentais. Valores médios seguido do erro padrão entre parênteses e letras representando a diferença estatística entre os tratamentos (n=10).

Variáveis	FS	SH→FS	SH
Altura (cm)	48,9 ($\pm 6,28$) a	58,65 ($\pm 15,28$) a	20,75 ($\pm 6,97$) b
Diâmetro do Caule (mm)	4,54 ($\pm 0,411$) a	4,78 ($\pm 1,366$) a	0,81 ($\pm 0,002$) b
Nº de Folíolos	28,6 ($\pm 2,84$) b	38 ($\pm 2,43$) a	15,6 ($\pm 2,71$) c
Área Foliar Total	349,94 ($\pm 72,48$) a	592,69 ($\pm 81,45$) a	187,46 ($\pm 72,6$) b

4.3.2 Área foliar específica, razão de área foliar e taxa de crescimento relativo.

Os dados apresentados na Figura 11 revelaram que a área foliar específica (AFE) foi superior no tratamento de plantas mantidas continuamente em SH – com valores médios de $510,5 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ cerca de 2,5 vezes maior do que os demais tratamentos ($F= 35,97$ e $p<0,0001$). Os tratamentos de sol pleno e transferidas, que não apresentaram diferença significativa entre si e tiveram valores médios de AFE iguais a $209,1 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ e $196,8 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$, respectivamente.

O mesmo padrão é observado para a razão da área foliar (RAF), com valores superiores nas plantas mantidas sob a sombra em relação as plantas mantidas sob sol pleno e transferidas. A razão da área foliar aumentou drasticamente sob a sombra, atingindo valores médios de $280 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, que é cerca de 3,5 vezes o observado em plantas do sol e nas transferidas ($F = 49,01$ e $p<0,0001$).

As plantas mantidas continuamente no sol, exibiram um TCR próximo de $40 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, enquanto as plantas transferidas apresentam em torno de $44 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, cerca de 8% a mais do que as plantas mantidas ao sol; no entanto, elas não diferiram estatisticamente entre si, no entanto, diferiram do grupo SH ($F= 106,80$ e $p<0,0001$). Já as plantas de sombra apresentaram TCR de cerca de $23 \text{ mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, valor aproximadamente 45% menor que as plantas do sol e 48% menor que as plantas transferidas (Figura. 11).

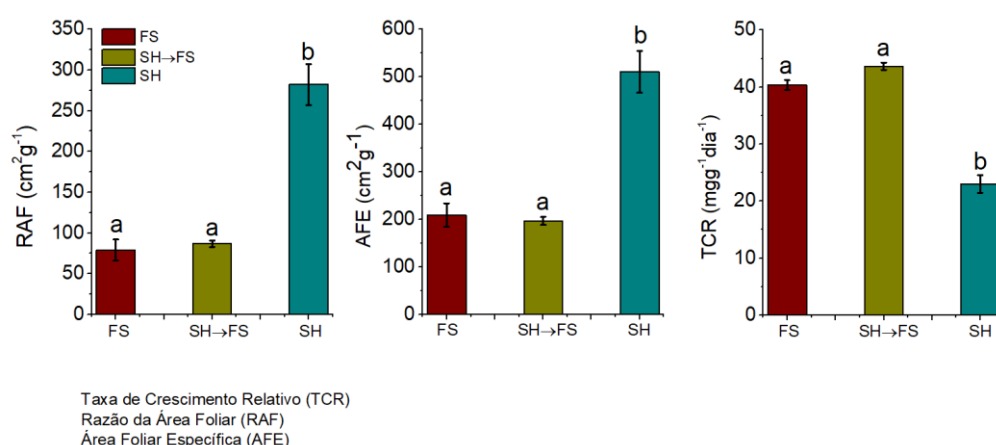


Figura 11- Razão da área foliar (RAF), área foliar específica (AFE) e taxa de crescimento relativo (TCR) de *R. melanocarpa* em três tratamentos luminosos (FS: sol pleno, SH→FS: transferidas e SH- sombra) (média $\pm$ erro padrão). Letras distintas indicam diferença estatística entre os tratamentos ao nível de 5% de significância. (n=10).

4.3.3. Particionamento de Biomassa

A RMF não mostrou diferença significativa entre os tratamentos FS e SH→FS, em contra-partida, diferiram entre si dos indivíduos em SH, onde os valores foram significativamente maior em SH ($F=17,22$ e $p<0,0001$).

A RMR foi maior em plantas continuamente mantidas no sol, no entanto as plantas transferidas ficaram com valores bem próximos, não obtendo valores significativos entre si, porém, as plantas mantidas em sombra tiveram o RMR mais baixo, sendo significativo ($F=28,02$ e $p<0,0001$). A RMC entre os três tratamentos mostraram diferenças significativas entre si ($F=3,58$ e $p<0,04$).

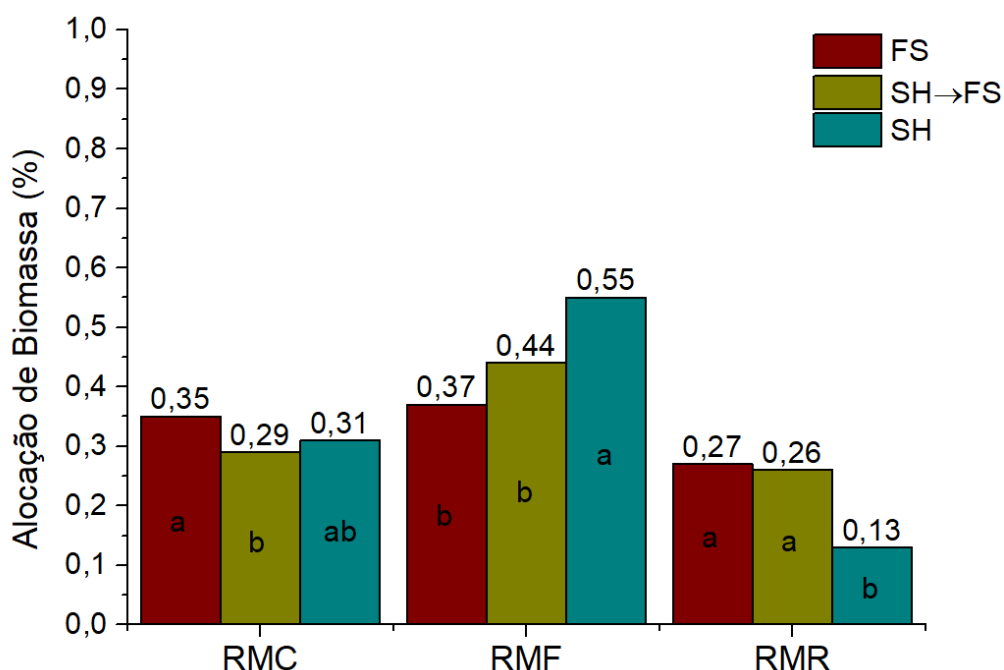


Figura 12- Fotoassimilados por órgão vegetal de *R. melanocarpa* em três tratamentos luminosos (FS: sol pleno, SH→FS: transferidas e SH- sombra) (média $\pm$ erro padrão). Letras distintas indicam diferença estatística entre os tratamentos para cada espécie ao nível de 5% de significância. (n=10).

5. Discussão

Os dados do presente trabalho mostram que *R. melanocarpa* apresentou maiores taxas de fotossíntese e crescimento sob o sol pleno. No entanto mesmo sob condições de baixa disponibilidade de energia as plântulas sobreviveram por todo o período experimental. Entre aquelas que passaram por alteração no regime de luz, as plantas sofreram inicialmente danos

fotoinibitórios, mas apresentaram mudanças em sua morfologia e em sua fisiologia, o que indica potencial de aclimação. Em lianas tropicais, a fotossíntese no sol pleno varia de 10 a 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Cai et al., 2008), valores estes que estão de acordo com os dados de trocas gasosas obtidos no presente estudo. Os resultados de trocas gasosas e fluorescência da clorofila demonstram que *R. melanocarpa* apresenta alta plasticidade fisiológica, mas com uma aclimação fotossintética não imediata a mudanças abruptas na intensidade luminosa.

Lüttge (2008) afirma que valores de F_v/F_m próximos de 0,8 em plantas com condições ideais de água, luz e nutrientes indicam um funcionamento normal da fotossíntese. Nas plantas no tratamento em sol pleno e nas transferidas observamos que a fotoinibição após um determinado período de aclimação fica sendo apenas dinâmica, favorecendo seu estabelecimento em áreas degradadas e em fragmentos de borda. Porém, a recuperação do rendimento quântico potencial demonstra a presença de possíveis mecanismos de defesa da espécie para evitar danos ao aparato fotossintético, configurando uma ocorrência de fotoinibição dinâmica (Franco e Lüttge, 2002; Sanches et al., 2017).

Os resultados obtidos para o rendimento quântico efetivo do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) demonstram que as plantas mantidas em SH apresentaram maior eficiência fotoquímica durante todo o período experimental, enquanto o grupo das transferidas exibiram valores menores em ambos os horários. Tal comportamento sugere que indivíduos aclimatados ao sub-bosque mantem elevada eficiência de utilização da energia luminosa quando expostos às condições de baixa irradiância, enquanto a transferência repentina para elevada disponibilidade de luz promove a redução da eficiência fotoquímica devido ao aumento da pressão sobre o fotossistema II e à ocorrência de fotoinibição dinâmica. Esse é um padrão descrito para espécies lenhosas, nas quais o $\Delta F/F_m'$ é altamente sensível a mudanças na irradiância incidente e diminui à medida que aumenta a intensidade luminosa (Teixeira et al., 2015). Incluir aqui dados de Paula et al. 2019

Além disso, os valores de $\Delta F/F_m'$ diminuíram ao meio-dia em todos os tratamentos, mais pronunciadamente nas plantas transferidas. A redução do

rendimento fotoquímico nas horas de maior irradiância constitui uma resposta fisiológica comum principalmente em espécies arbóreas, refletindo mecanismos reversíveis de fotoproteção destinados a evitar danos permanentes no FSII. Segundo Swoczyna et al. (2022), árvores expostas à elevada radiação apresentam redução diurna dos parâmetros de fluorescência em consequência do aumento da dissipação térmica da energia excedente. Por sua vez, Guidi et al. (2019) ressaltam que a diminuição do rendimento fotoquímico efetivo representa um dos primeiros indicadores da fotoinibição causada pelo excesso de luz. Resultados semelhantes aos observados neste estudo foram descritos por Gonçalves et al. (2001) avaliando espécies arbóreas tropicais de diferentes grupos sucessionais em clareiras de floresta semidecídua. Os autores verificaram que espécies adaptadas a ambientes mais iluminados apresentaram maiores valores de $\Delta F/Fm'$ e ETR sob alta irradiância, enquanto espécies tolerantes à sombra exibiram menor transporte de elétrons, porém maior estabilidade fotoquímica em ambientes sombreados. Esses resultados corroboram o comportamento observado nas plantas mantidas em sombra no presente estudo.

Em relação ao ETR, as plantas mantidas em sol pleno apresentaram os maiores valores durante todo o experimento, alcançando aproximadamente $125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ao meio-dia no 24º dia após a transferência. Esse resultado evidencia maior fluxo de elétrons através do fotossistema II em resposta à elevada disponibilidade de fótons, indicando maior capacidade fotossintética das plantas previamente aclimatadas ao ambiente de alta irradiância. Por outro lado, indivíduos mantidos em sombra apresentaram ETR significativamente inferior, refletindo a limitação imposta pela menor disponibilidade de luz e pela reduzida demanda por transporte eletrônico. Esse comportamento está de acordo com estudos envolvendo espécies arbóreas tropicais. Gonçalves et al. (2001) demonstraram que espécies pioneiras submetidas à elevada irradiância apresentam incremento expressivo do ETR, enquanto espécies tolerantes à sombra mantêm baixos valores desse parâmetro mesmo quando expostas a maiores níveis de radiação.

As plantas transferidas da sombra para o sol apresentaram aumento do ETR ao final do experimento, quando os valores se aproximaram de $63 \mu\text{mol}$

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ao meio-dia. Esse incremento indica que o aparato fotossintético iniciou um processo de aclimação ao novo ambiente luminoso, embora os valores ainda permanecessem inferiores aos observados nas plantas mantidas continuamente em sol pleno. As respostas observadas nas plantas transferidas evidenciam que a aclimação ao aumento abrupto da irradiância constitui um processo gradual, dependente da reorganização do aparato fotossintético e da ativação de mecanismos fotoprotetores, padrão amplamente documentado para árvores e lianas tropicais (Ronquim et al., 2003).

Os índices de clorofila evidenciaram uma resposta fisiológica de aclimação das plantas aos diferentes ambientes de luz. Houve aumento progressivo da clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total das plantas mantidas em plantas-SH→FS, seguido das plantas mantidas em FS. Mas o maior acúmulo de pigmentos foi no tratamento contínuo na sombra, indicando que a redução da irradiância favoreceu o acúmulo de pigmentos fotossintéticos, aumentando a capacidade de absorção da luz disponível em ambientes sombreados (Boardman, 1977; Taiz et al., 2017).

Comparando os tratamentos sol pleno e sombra, observou-se aumento de aproximadamente 95,2% na clorofila *a*, 66,9% na clorofila *b* e 89,5% na clorofila total, demonstrando elevada plasticidade fisiológica da espécie. Segundo Evans (1989), folhas desenvolvidas sob baixa irradiância investem em maior quantidade de complexos coletores de luz (LHC), elevando principalmente o conteúdo de clorofilas associadas às proteínas antena e aumentando a eficiência de captura da radiação fotossinteticamente ativa.

O aumento dos pigmentos observado neste estudo também está de acordo com Walters (2005), que descreve a aclimação ao sombreamento como um processo caracterizado pelo incremento do conteúdo de clorofila e pela reorganização dos tilacóides, permitindo maior aproveitamento da energia luminosa em ambientes de baixa irradiância. Da mesma forma, Lichtenthaler et al. (2007) demonstraram que folhas sombreadas acumulam maiores concentrações de clorofila *b*, pigmento diretamente relacionado aos complexos coletores de luz do fotossistema II, ampliando a eficiência de absorção da luz difusa.

Estudos reforçam esse comportamento. Morales e Kaiser (2020) relatam que plantas cultivadas sob menor disponibilidade luminosa apresentam aumento da concentração total de clorofilas como uma das principais respostas bioquímicas de aclimação, favorecendo a manutenção da eficiência fotossintética. Embora a razão clorofila a/b tenha variado pouco entre as plantas mantidas em sombra em relação as plantas transferidas para o sol pleno, 4,09 e 5,42, respectivamente, os maiores incrementos ocorreram nos conteúdos absolutos de clorofila, indicando aumento simultâneo da síntese de ambos os pigmentos. Segundo Walters (2005), alterações na razão a/b normalmente são mais lentas do que o aumento do teor total de clorofilas, principalmente durante as fases iniciais de aclimação. Por outro lado, as plantas mantidas em sol pleno apresentaram os menores índices de clorofila, resultado típico de folhas expostas continuamente à alta irradiância. Nessas condições, o excesso de energia luminosa favorece a ativação de mecanismos fotoprotetores, como a dissipação não fotoquímica de energia (NPQ), o ciclo das xantofilas e a renovação da proteína D1 do fotossistema II, reduzindo a necessidade de elevados teores de pigmentos fotossintéticos (Demmig-Adams & Adams, 1992; Müller et al., 2001).

Sob condição de sol pleno, as plantas exibiram as maiores taxas de fotossíntese líquida $8,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e condutância estomática (g_s $0,18 \text{ m}^2 \text{s}^{-1}$), refletindo uma estratégia de alto ganho de carbono, típica de lianas de clareira (Sanches & Valio, 2008). Em contraste, plantas mantidas sob sombra apresentaram valores drasticamente reduzidos de $2,76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, indicando limitação por luz e baixa demanda por CO_2 . De acordo com Taiz & Zeiger (2017), a maior ACO_2 sob sol está ligada a maior atividade da Rubisco e maior regeneração de RuBP. A maior g_s reflete maior abertura estomática mediada por luz azul e K^+ . Na sombra, as plantas reduzem investimento no funcionamento da Rubisco e em clorofilas, diminuindo a demanda por CO_2 . As plantas transferidas de sombra para sol demonstraram valores intermediários, não atingindo o patamar das plantas de sol. Este padrão foi corroborado pela fluorescência da clorofila: as plantas transferidas exibiram uma forte redução na eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/Fm'$) e na taxa de transporte de

elétrons (ETR) nos primeiros dias após a transferência. Este quadro é característico de fotoinibição.

A literatura indica que lianas, embora sejam heliófitas na fase adulta, sofrem estresse inicial significativo quando expostas repentinamente a alta luz, assim como espécies arbóreas (Avalos e Mulkey, 1999). Folhas com desenvolvimento na sombra apresentam queda imediata na eficiência fotoquímica quando transferidas para ambientes de alta irradiância, devido à fotoinibição transitória, recuperando-se gradualmente à medida que ocorre a aclimação do aparato fotossintético (Lavinsky et al., 2014; Kitao et al., 2006). Toledo-Aceves & Swaine (2008) também obtiveram resultados similares em seu estudo, onde observaram que não houve evidência de uma resposta morfológica e/ou fisiológica maior ao aumento de luz nas lianas em comparação com as mudas de árvores, concluindo que os resultados apoiam um continuum, independente da forma de vida. A recuperação gradual observada nos parâmetros de fluorescência ao longo do 15º a 24º dia, indica um processo de aclimação fotoquímica, possivelmente mediado pelo aumento da dissipação não-fotoquímica (NPQ) e ajustes na composição do centro de reação do FSII.

Os indivíduos de *R. melanocarpa* em desenvolvimento demonstraram diferenças significativas em sua morfofisiologia de acordo com o ambiente que estava inserido. Tais diferenças podem auxiliar a compreender o processo de distribuição da espécie em ambientes naturais. A alocação de biomassa revelou estratégias contrastantes de sobrevivência. Sob sombra, *R. melanocarpa* alocou 56% de sua biomassa para as folhas (RMF) e apenas 13% para as raízes. Esta é uma estratégia conservadora sob baixa luminosidade. Após a transferências das plantas da sombra para sol pleno, foram observados aumentos no diâmetro do caule, nos valores de massa seca de diferentes órgãos e na massa seca total, cujos valores obtidos se aproximam aos das plantas mantidas em sol pleno. O mesmo resultado foi observado por Sanches et al. (2017) em seu estudo com *Cedrela fissilis* Vell. Em sol pleno, o padrão de particionamento de biomassa foi distinto, priorizando a produção de folhas (RMF de 37%) para maximizar a captura de luz e o crescimento, com taxa de crescimento relativo (TCR) até quatro vezes maior

que na sombra, tal resultado coincide com dados obtidos por Sanches e Válio (2002) em estudo envolvendo algumas espécies de lianas de uma floresta estacional semidecidual. Os autores também reportam uma maior produção de folhas por plantas que crescem em ambiente mais luminoso, assim como Avalos e Mulkey (1999). Este padrão de alocação é um clássico exemplo do balanceamento funcional (Lambers et al., 1998), onde a planta otimiza a alocação de biomassa para o órgão que captura o recurso mais limitante (luz ou água/nutrientes). Toledo-Aceves & Swaine (2008) e Cai et al., (2008) encontraram valores mais elevados de TCR em lianas sob sombreamento.

A Área Foliar Específica (AFE) foi um traço chave para entender a estratégia da espécie. As plantas de sol e as transferidas apresentaram AFE média de $200 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, enquanto as de sombra apresentaram AFE mais elevada, com cerca de $540 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, indicando folhas menos espessas, para suportar baixa luz (Rozendaal et al., 2006; Niinemets & Valladares, 2004). A baixa AFE nos indivíduos em FS e SH→FS indicam que as folhas se tornaram mais espessas (Niinemets & Valladares, 2004). Esta manutenção da morfologia foliar, combinada com a recuperação gradual da fisiologia, sugere que a aclimação inicial em *R. melanocarpa* é predominantemente fotoquímica e bioquímica, com alterações estruturais (como o espessamento foliar) ocorrendo em um prazo mais longo, possivelmente através da produção de novas folhas (Avalos & Mulkey, 2014; Cao & Feng, 2022)).

Podemos concluir que *R. melanocarpa* é capaz de se aclimatar a uma mudança repentina de ambiente com diferentes irradiâncias e a fotoinibição não é um fator que limita a sua plasticidade. Mesmo com a fotoinibição inicial, as plântulas apresentaram um crescimento similar as plantas mantidas continuamente sob o sol. Adicionalmente, podemos inferir que *R. melanocarpa* pode ser forte aliada no processo de restauração florestal e enriquecimento do solo. O conjunto de dados obtidos nas plantas mantidas em sombra como, aumento de pigmentos, aumento da AFE e RMF são características que conferem tolerância ao sombreamento em *R. melanocarpa*.

6. Conclusão

Rynchosia melanocarpa demonstra ser uma liana com elevada capacidade de aclimação, capaz de sobreviver tanto em sub-bosque sombreado quanto em ambientes de alta irradiância. Entretanto, a transição entre esses dois ambientes não é isenta de custos: a fotoinibição inicial e a lentidão na realocação de biomassa e na modificação estrutural das folhas representam um trade-off. A espécie exibe uma aclimação gradual e expressiva ao serem transferidas da sombra para o ambiente de sol pleno, reestabelecendo seus valores de F_v/F_m e realizando ajustes morfológicos, com aumento no número de folhas. Esse quadro é compatível com o regime heterogêneo de luz temporal e espacial, característicos de florestas semidecíduas, onde a espécie é comumente encontrada.

7. Referencias

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. <https://doi.org/10.1007/s004420050880>

ÁVALOS, G.; MULKEY, S. S. Photosynthetic and morphological acclimation of seedlings of tropical lianas to changes in the light environment. **American Journal of Botany**, 2014. DOI: 10.3732/ajb.1400127.

BAKER, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Ver. Plant Biol.* 59, 89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>.

BAUDET, J.C. 1974. Signification taxonomique des caracteres blastogéniques dans la tribu des Papilionaceae - Phaseoleae. **Bulletin du jardin botanique national de Belgique** 44:259-293. <https://doi.org/10.2307/3667674>

BEZERRA, L. M. P. A. et al. O gênero *Rhynchosia* (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) no Brasil. **Rodriguésia**, v. 70, p. e04332017, 2019. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201970058>

BOARDMAN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 28, p. 355–377, 1977. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.002035>

BFG - The Brazil Flora Group (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia** 66: 1085-1113. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>

CAI, Z.-Q.; POORTER, L.; HAN, Q.; BONGERS, F. Functional traits and growth of lianas and trees in a tropical forest. **Annals of Botany**, v. 102, n. 6, p. 889-899, 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. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1355-4>

CAO, D.; FENG, G. Analysis of photosynthetic adaptability and shade tolerance of lianas in riverside. **Turkish Journal of Agriculture and Forestry**, v. 46, n. 6, p. 852–862, 2022. DOI: 10.55730/1300-011X.3047. <https://doi.org/10.55730/1300-011X.3047>

COLLINSON, M. E. Cenozoic Evolution of modern plant communities and vegetation. In: CULVER S. J; RAWSON P. F. (editors) **Biotic response to global change: the last 145 million years**. Cambridge University Press, p. 223 – 243, 2000. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511535505.017>

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v. 43, p. 599–626, 1992. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.003123>

DEMMIG-ADAMS, Barbara; ADAMS III, William W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. **New phytologist**, v. 172, n. 1, p. 11-21, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01835.x>

ESTRADA-VILLEGAS, S.; PEDRAZA NARVAEZ, S. S.; SANCHEZ, A.; SCHNITZER, S. A. Lianas significantly reduce aboveground and belowground carbon storage: a virtual removal experiment. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 4, 2022. DOI: 10.3389/ffgc.2021.812716. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.812066>

EVANS, J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, v. 78, p. 9–19, 1989. <https://doi.org/10.1007/BF00377192>

FRANCO, A.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO2 assimilation and

water use efficiency. **Oecologia**, v. 131, n. 3, p. 356-365, 2002.
<https://doi.org/10.1007/s00442-002-0903-y>

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.-M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – General Subjects**, v. 990, n. 1, p. 87–92, 1989. DOI: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9.

GONÇALVES, J. F. C.; MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. **Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous forest gap**. *Revista Árvore*, v. 25, p. 357–366, 2001.

GUIDI, L.; LO PICCOLO, E.; LANDI, M. **Chlorophyll fluorescence, photoinhibition and abiotic stress**. *Frontiers in Plant Science*, v. 10, 2019.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00174>

HARIDASAN M., ARAÚJO G.M. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, 28:295- 303. 2005. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042005000200010>.

HORVÁTH CV, KOVÁCS B, TINYA F, LOCATELLI JS, NÉMETH C, CRECCO L, ILLÉS G, CSÉPÁNYI P, ÓDOR P (2023) A matter of size and shape: microclimatic changes induced by experimental gap openings in a sessile oak–hornbeam forest. **Sci Total Environ** 873:162302. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162302>.

HUNT, R. **Plant growth curves**. The functional approach to growth analysis, Edward Arnold, London. pp. 248. 1982. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479700022857>.

KAMALUDDIN, M.; GRACE, J. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. **Annals of Botany**, v. 69, p. 47–52, 1992. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a088305.

KITAO, M. et al. Photosynthetic acclimation and photoinhibition on exposure to high light in shade-developed leaves of *Fagus crenata* seedlings. *Flora*, v. 201, p. 120–126, 2006. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.04.008>

KOVÁCS B, TINYA F, NÉMETH C, ÓDOR P (2020) Unfolding the effects of different forestry treatments on micro climate in oak forests: results of a 4-yr experiment. *Ecol Appl* 30(2):e02043. <https://doi.org/10.1002/eap.2043>.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, p. 313-349, 1991. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>

KRAUSE, G., BARTH, Carina Heinrich; WINTER, Klaus. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, n. 2, p. 163-176, 2001. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2001.00673.x>

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, 1998. 540 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2855-2>

LAVINSKY, A. O.; GOMES, F. P.; MIELKE, M. S.; FRANÇA, S. Photosynthetic acclimation in shade-developed leaves of *Euterpe edulis* Mart. after long-term exposure to high light. *Photosynthetica*, v. 52, p. 351–357, 2014. <https://doi.org/10.1007/s11099-014-0038-5>

LEMOS-FILHO, J. P. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 1, p. 45-50, 2000. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000100005>

LEONEL LV, DE OLIVEIRA REIS F, DE ASSIS FIGUEIREDO FAMM, FERRAZ TM, DE OLIVEIRA MAIA JÚNIOR S, SILVA PC, DE ANDRADE JR (2023) Light intensity and hydrogel soil amendment differentially affect growth and photosynthesis of successional tree species. *J Forestry Res* 34(1):257–268. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01552-8>.

LICHTENTHALER, H. K. et al. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 45, p. 577–588, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.04.006>

LILLIEFORS, Hubert W. On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. **Journal of the American statistical Association**, v. 62, n. 318, p. 399-402, 1967. <https://doi.org/10.1080/01621459.1967.10482916>

LUO, Minxian et al. Effects of light on the seedling growth and photosynthetic physiology of the sympatric invasive lianas *Dolichandra unguis-cati* and *Anredera cordifolia*. **Global Ecology and Conservation**, v. 47, p. e02654, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02654>

LÜTTGE, U. **Physiological Ecology of Tropical Plants**. 2. ed. Berlin: Springer-Verlag, 2008.

MAXWELL, KATE; JOHNSON, GILES N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. **Journal of experimental botany**, v. 51, n. 345, p. 659-668, 2000. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>

MORALES, A.; KAISER, E. et al. Photosynthetic acclimation to fluctuating irradiance in plants. *Frontiers in Plant Science*, v. 11, 2020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00268>

MULLER-LANDAU, H. C. et al. How do lianas and vines influence competitive differences and niche differences among tree species? Concepts and a case study in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 107, p. 1469–1481, 2019. DOI: 10.1111/1365-2745.13119.

MÜLLER, P.; LI, X. P.; NIYOGI, K. K. Non-photochemical quenching: a response to excess light energy. *Plant Physiology*, v. 125, p. 1558–1566, 2001. <https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1558>

NIINEMETS, Ü.; VALLADARES, F. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: progress, pitfalls and perspectives. **Plant, Cell & Environment**, v. 27, n. 9, p. 1165–1176, 2004.

PAULA, S. M.; BOSELLI, M. A.; SANCHES, M. C. **Chlorophyll fluorescence and initial growth of two liana species under changes of natural light**

conditions. *Photosynthetica*, v. 57, p. 170–180, 2019.
<https://doi.org/10.32615/ps.2019.004>

PUTZ F.E (1984): The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. **Ecology** 65:1713–1724. <https://doi.org/10.2307/1937767>

RODRIGUES, Rodrigo Schütz; HIRT, Ana Paula Moreira; FLORES, Andréia Silva. Morfologia de plântulas das espécies de Rhynchosia (Leguminosae, Papilionoideae) de Roraima, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 3, p. 585-592, 2012. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000300008>

RUEDA-TRUJILLO, M. A. et al. Global increase of lianas in tropical forests. **Global Change Biology**, v. 30, n. 8, e17485, 2024.
<https://doi.org/10.1111/gcb.17485>

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.
<https://doi.org/10.1023/A:1015561819506>

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. <https://doi.org/10.1007/s11099-008-0094-9>

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

SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; VALLADARES, F.; ZAVALA, M. A. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. **New Phytologist**, v. 170, n. 4, p. 795–806, 2006. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01711.x.

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. <https://doi.org/10.1086/431250>

- SCHNITZER, S. A. et al. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. **Ecology**, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01480.x>
- SCHNITZER, S. A. Testing ecological theory with lianas. **New Phytologist**, v. 220, n. 2, p. 366–380, 2018. <https://doi.org/10.1111/nph.15431>
- SMITH-MARTIN, C. M.; GEHRING, C. A.; GONZALEZ, P.; et al. Lianas and trees in a tropical forest: contrasting hydraulic strategies and water use. **Ecology**, v. 100, n. 5, p. e02675, 2019.
- SFAIR, J. C. et al. A importância da luz na ocupação de árvores por lianas. **Rodriguésia**, v. 64, n. 2, p. 255–261, 2013. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000200005>
- SWOCZYNA, T. et al. **Environmental stress – what can we learn from chlorophyll a fluorescence analysis in woody plants?** *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 2022. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1048582>
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.
- TOLEDO-ACEVES, T.; SWAINE, M. D. Biomass allocation and photosynthetic responses of lianas and pioneer tree seedlings to light. **Acta Oecologica**, v. 34, n. 1, p. 38-49, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.03.003>
- SWAINE, Michael David et al. Climbing plants in Ghanaian forests. 2005. <https://doi.org/10.1079/9780851999142.0093>
- RONQUIM, C. C; PRADO, C. G. B. A; PAULA, N. F. 2003. Growth and photosynthetic capacity in two woody species of cerrado vegetation under different radiation availability. **Brazilian Archives of Biology and Technology**: 46 (2): 243 -252. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132003000200016>
- SONG, S. et al. Light-demanding tree species are more susceptible to lianas than shade-tolerant tree species in a subtropical secondary forest. **Journal of Ecology**, v. 111, n. 8, p. 1656–1669, 2023. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14134>

TEIXEIRA, Milena Carvalho et al. Photoinhibition in Atlantic forest native species: short-term acclimative responses to high irradiance. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 27, n. 3, p. 183-189, 2015. <https://doi.org/10.1007/s40626-015-0043-5>

VAN DER HEIJDEN, G. M. F. et al. Making (remote) sense of lianas. **Journal of Ecology**, v. 110, n. 3, p. 498–513, 2022. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13844>

VAN DER SANDE, M. T.; POORTER, L.; SCHNITZER, S. A.; et al. Are lianas more likely to be more productive than trees? A test of the ontogenetic niche differentiation hypothesis. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 5, p. 1271-1280, 2013.

VAN MELIS, Juliano et al. Contrasting edge effect on lianas and trees in a cerrado savanna remnant. **Austral Ecology**, v. 46, n. 2, p. 192-203, 2021. <https://doi.org/10.1111/aec.12968>

VISSER, M. D. et al. Tree species vary widely in their tolerance for liana infestation: a case study of differential host response to generalist parasites. **Journal of Ecology**, v. 106, p. 184–196, 2018. DOI: 10.1111/1365-2745.12815.

WALTERS, R. G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, v. 56, n. 411, p. 435–447, 2005. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri060>

YUAN, C.-M. et al. Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. **Ecological Research**, v. 31, p. 375–384, 2016. DOI: 10.1007/s11284-016-1343-1.

ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v. 20, n. 2, p. 207–216, 2006. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2006.01105. x.