

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS AMBIENTAIS E BIOLÓGICAS  
EMBRAPA MANDIOCA E FRUTICULTURA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS  
CURSO DE MESTRADO**

**ECOFISIOLOGIA DE *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo EM  
AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ**

**VIVIANE PEIXOTO BORGES**

**CRUZ DAS ALMAS - BAHIA**

**FEVEREIRO - 2012**

**ECOFISIOLOGIA DE *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo EM  
AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ**

**VIVIANE PEIXOTO BORGES**

Engenheira Agrônoma  
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, 2009

Dissertação submetida ao Colegiado de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia e Embrapa Mandioca e Fruticultura, como requisito parcial para obtenção do Grau de Mestre em Recursos Genéticos Vegetais

**Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa**

**Co-Orientador: Prof. Dr. Rogério Ferreira Ribas**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA  
EMBRAPA MANDIOCA E FRUTICULTURA  
MESTRADO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS  
CRUZ DAS ALMAS - BAHIA - 2012

## FICHA CATALOGRÁFICA

B732 Borges, Viviane Peixoto

Ecofisiologia de *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo em ambientes contrastantes de luz. / Viviane Peixoto Borges. \_ Cruz das Almas - Ba, 2012.

72 f.; il.

Orientador: Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa

Co-orientador: Rogério Ferreira Ribas

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas.

1. Ipê-roxo-de-sete-folhas – fotossíntese. 2. Ecofisiologia vegetal. I. Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas. II. Título.

CDD: 634.97

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS AMBIENTAIS E BIOLÓGICAS  
EMBRAPA MANDIOCA E FRUTICULTURA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS  
CURSO DE MESTRADO**

**COMISSÃO EXAMINADORA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE  
VIVIANE PEIXOTO BORGES**

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa  
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia – UFRB  
(Orientador)

---

Prof. Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo  
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia – UESB

---

Prof. Dr. Ricardo Franco Cunha Moreira  
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia – UFRB

Dissertação homologada pelo Colegiado do Curso de Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais em \_\_\_\_\_

Conferindo o Grau de Mestre em Recursos Genéticos Vegetais em \_\_\_\_\_

---

*"E sem saber que era impossível, ele foi lá e fez"*

*(Jean Cocteau)*

*A minha mãe Nalva Peixoto Borges*

*Ao meu pai Dilson Chaves Borges*

*A minha irmã Valéria Peixoto Borges,*

*Dedico*

## **AGRADECIMENTOS**

À Deus, por ser fonte de equilíbrio e força para superar as dificuldades.

À Professora Maria Angélica, pela orientação, confiança, apoio e bondade.

Ao Professor Rogério Ribas, pela co-orientação, paciência, solidariedade, amizade, pelos conhecimentos generosamente compartilhados e por ter sido fundamental na realização deste trabalho.

Ao Professor Ricardo Franco, pelo desenvolvimento do projeto inicial.

À Universidade Federal do Recôncavo da Bahia (UFRB) e ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, pela minha formação profissional e pela oportunidade de realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado.

À Secretaria de Agricultura e Meio Ambiente do município de Cruz das Almas, pela permissão de realizar o trabalho na Mata da Cazuzinha e pelo apoio durante a condução do experimento.

Aos professores do Mestrado, pelos conhecimentos transmitidos.

Aos amigos Sandra, Marly e Kiko pelo incentivo, alegria e apoio nos momentos difíceis, além das idas à Mata da Cazuzinha nos finais de semana.

Aos colegas do Mestrado, pela convivência e bons momentos durante o curso.

Ao Professor Fabiano Martins, pela contribuição no estudo da anatomia foliar.

Ao Professor Manoel Teixeira, pelo empréstimo do aparelho 'IRGA'.

Aos membros da Banca de Defesa, Professores Ricardo Franco e Paulo Cairo, por terem aceitado o convite e pelas importantes contribuições.

Aos demais familiares e à minha Madrinha Damiana, pela torcida e pela presença durante meu crescimento pessoal e profissional.

Ao Professor e tio Clóvis Peixoto, pelos valiosos ensinamentos desde a graduação e por sênte fonte de inspiração.

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

Em especial, agradeço ao Henrique pelo amor, carinho, companheirismo, amizade, paciência, apoio e por me fazer acreditar sempre que tudo iria dar certo.

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO	
ABSTRACT	
INTRODUÇÃO .....	1
Capítulo 1	
EMERGÊNCIA E CRESCIMENTO INICIAL DE <i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vellozo) Toledo EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ .....	9
Capítulo 2	
PLASTICIDADE FISIOLÓGICA E ANATÔMICA DE <i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vellozo) Toledo EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ .....	30
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	62
ANEXO .....	63

## **ECOFISIOLOGIA DE *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ**

Autora: Viviane Peixoto Borges

Orientadora: Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa

Co-orientador: Rogério Ferreira Ribas

**RESUMO:** *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo, popularmente conhecida como ipê-roxo ou ipê-roxo-de-sete-folhas, é uma Bignoniaceae nativa da Mata Atlântica de importância econômica, medicinal e ecológica, além de ser muito empregada no paisagismo urbano. Entretanto, informações ecofisiológicas sobre esta espécie ainda são escassas. Desta forma, visando dispor informações que auxiliem na sua propagação e conservação, este trabalho avaliou a emergência, o acúmulo de biomassa e a fisiologia e anatomia foliar desta espécie em regimes contrastantes de luz. Foram realizados dois experimentos independentes, um localizado num remanescente florestal de Mata Atlântica, com os tratamentos clareira e sub-bosque; e o outro em condições controladas, constituído dos tratamentos 70% de sombreamento e pleno sol. Os resultados demonstraram que: a espécie tem capacidade de formar plântulas em diferentes intensidades luminosas, apresentando emergência acima de 50%, em todos os tratamentos; as plantas sob pleno sol apresentaram maiores taxas de crescimento e acúmulo de biomassa, contudo ocorreram danos fotonibitórios nesta condição; o crescimento no sub-bosque foi lento, entretanto as plantas sobrevivem neste ambiente; as melhores respostas fotossintéticas foram observadas nas plantas crescidas na clareira; foram observados ajustes fisiológicos e anatômicos em função dos regimes de luz. Assim, foi possível verificar que esta espécie apresenta plasticidade em condições intermediárias de luz, sendo sensível a elevada irradiância durante a fase inicial de crescimento.

**Palavras-chave:** Ipê-roxo-de-sete-folhas, reflorestamento, fotossíntese, plasticidade fisiológica

# **ECOPHYSIOLOGY OF *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo IN CONTRASTING LIGHT ENVIRONMENTS**

Author: Viviane Peixoto Borges

Adivisor: Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa

Co-advvisor: Rogério Ferreira Ribas

**ABSTRACT:** *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo, popularly known as ipê-roxo or ipê-roxo-de-sete-folhas, is a plant of Bignoniaceae family, native from the Atlantic Forest. These plants are applied in economic, medicinal, ecological and urban landscape use. However, there is no sufficient ecophysiological information about this specie. In order to provide information about propagation and conservation of this specie, this study evaluated emergence, biomass accumulation and leaf anatomy and physiology of the species in contrasting light regimes. We carried out two independent field experiments. One was located in a remnant of Atlantic Forest, with treatments gap and understory. The other was made under controlled conditions, with two treatments: 70% shade and full sun. The results showed that: the species has ability to form seedlings at different light intensities, with emergency above 50% in all treatments; plants under full sun showed higher growth rates and biomass accumulation, however photoinhibitory damage occurred in this condition; in the understory, was slow growth, however the plants survived in this environment; plants grown in the gap had better photosynthetic performance; anatomical and physiological adjustments according to the light regimes were recorded. We found that this species has plasticity in intermediate conditions of light and they are sensitive to high irradiance during early growth.

**Key words:** Ipê-roxo-de-sete-folhas, reforestation, photosynthesis, physiological plasticity

## INTRODUÇÃO

O Brasil é o país com a maior diversidade biológica do mundo, abrigando entre 15% a 20% do número total de espécies do planeta, sendo também o que apresenta a flora mais rica, com cerca de 55 mil espécies de plantas superiores, que correspondem a aproximadamente 22% do total mundial (FAPESP, 2008).

Levantamentos florestais efetuados na Mata Atlântica, demonstraram que este bioma possui a maior diversidade arbórea do mundo, apresentando ocorrência de 458 espécies de árvores por hectare no sul da Bahia (Thomas et al., 1998) e de 443 no Espírito Santo (Thomaz & Monteiro, 1997). Porém, toda esta diversidade é constantemente afetada, principalmente, pela expansão agropecuária e urbana e pela extração insustentável dos recursos florestais.

A perda da biodiversidade nas florestas tropicais pode incluir a perda de ecossistemas, populações, variabilidade genética, espécies e processos ecológicos e evolutivos que mantêm essa diversidade. Galindo-Leal & Camara (2005) citam que na Mata Atlântica as causas e dinâmica da perda de biodiversidade são extraordinariamente complexas, historicamente impulsionadas por um sistema desigual de posse da terra e por relações comerciais locais, nacionais e internacionais.

Atualmente, este é o bioma terrestre mais alterado, restando cerca de 7 a 8% da cobertura original e, por este elevado grau de ameaça, aliado à grande diversidade e endemismo, o bioma Mata Atlântica é um dos 34 *hotspots* do mundo, estando entre os cinco mais importantes (Conservação Internacional, 2005; Ministério do Meio Ambiente, 2011).

Dentre as diversas espécies arbóreas nativas encontradas na Mata Atlântica, a *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo pertencente a família Bignoniaceae, destaca-se pelo seu valor econômico, ecológico e medicinal. Esta árvore pode alcançar até 30 m de altura e até 80 cm de diâmetro do tronco. É

popularmente conhecida como ipê-roxo, ipê-roxo-de-sete-folhas, pau-d'arco-roxo e piúva. Suas folhas são compostas, digitadas com 5-7 folíolos serrilhados, elípticos, quase glabros, com até 14 cm de comprimento por 6 cm de largura. As flores são róseo-arroxeadas cobrindo quase toda a planta durante a floração (espécie decídua). Os frutos são do tipo siliqua, com comprimento de 20 a 35 cm e 1,5 cm de diâmetro, contendo sementes aladas com aproximadamente 20 mm de comprimento e 7 mm de largura (Lorenzi, 2002; Carvalho, 2003; Backes & Irgang, 2004; Ortolani, 2007).

Esta espécie tem ocorrência nos estados da Bahia, Espírito Santo, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina e São Paulo (Carvalho, 2003). Segundo o Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais (IPEF), o ipê-roxo-de-sete-folhas é comum na vegetação secundária, abrangendo capoeiras e capoeirões, possuindo como habitat: Floresta Estacional Semidecidual e Decidual, Floresta Ombrófila Densa e Mista, Chaco Sul-Mato-grossense e Pantanal Mato-grossense. Quanto ao grupo sucessional, Durigan & Nogueira (1990) a classificam como espécie do tipo secundária tardia.

Devido à alta densidade e elevada durabilidade, a madeira tem grande valor comercial, sendo empregada na construção civil, como quilhas de navios, mourões, pontes e assoalhos, além de produzir carvão de boa qualidade. Esta espécie também é muito utilizada no paisagismo urbano, pela beleza da floração, e indicada em reflorestamentos mistos (Lorenzi, 2002; Carvalho, 2003).

A literatura etnobotânica cita o uso da casca e da folha da planta na medicina popular sob a forma de chá, como antibacteriano, antifúngico, diurético, adstringente e no tratamento caseiro para impetigo e contra alguns tipos de câncer, lúpus, doença de Parkinson, psoríase e alergia. Sua casca interna também é utilizada como antiinflamatório, analgésico, antineoplásico e diurético (Miranda et al., 2001; Park et al., 2003). Higa (2006) cita que a atividade anticancerígena da casca do ipê é atribuída principalmente às naftoquinonas lapachol e hidro- $\alpha$ -lapachona, que apresentam efeito inibidor sobre o crescimento de tumores malignos.

Apesar de toda a potencialidade desta espécie, estudos ecofisiológicos que sirvam de base para sua utilização eficiente em programas de restauração

florestal ainda são escassos, principalmente, aqueles realizados em ambiente de ocorrência natural.

As florestas, assim como qualquer outro ecossistema, são o resultado de um processo lento e gradual, denominado de sucessão ecológica, onde se observam o aumento progressivo e a contínua substituição de espécies de diferentes grupos ecológicos ou categorias sucessionais, sob a influência das diferentes condições ambientais ao longo do tempo, principalmente em relação à qualidade e à quantidade de luz (Bazzaz, 1979; Rodrigues & Gandolfi, 1998).

Apesar de existirem várias classificações para delimitar as espécies em grupos funcionais distintos com relação à exigência de luz, pode-se reconhecer a existência de dois grupos extremos: as espécies consideradas pioneiras ou dependentes de luz e as não-pioneiras ou tolerantes à sombra (Brokaw, 1987; Denslow, 1987; Swaine & Whitmore, 1988). As espécies exigentes de luz colonizam regiões de clareira e bordas da floresta e as plântulas não sobrevivem na sombra do sub-bosque. Apresentam comumente espectro mais amplo de respostas fisiológicas e se aclimatam mais rapidamente às mudanças no regime de luz. As espécies tolerantes à sombra têm sementes que podem germinar nos ambientes sombreados do sub-bosque, com plântulas que sobrevivem nesta mesma condição por vários anos e apresentam em geral, metabolismo com baixa flexibilidade de resposta às mudanças no ambiente. No entanto, é reconhecido que dentro deste grupo de não-pioneiras existem espécies que podem crescer e se desenvolver no sub-bosque, mas que necessitam de clareiras para alcançar e compor o dossel florestal ou a condição de emergente (Bazzaz & Pickett, 1980; Pickett, 1983; Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996).

Segundo Chazdon et al. (1996), a plasticidade fisiológica e a capacidade de aclimação luminosa a diferentes regimes de luz estão relacionadas ao grupo sucessional ao qual a espécie pertence. A plasticidade descreve a taxa do potencial fenotípico, que é expressa pela resposta às condições ambientais enquanto a flexibilidade (ou aclimação) é vista como o processo pelo qual a plasticidade é expressa.

O processo de aclimação luminosa envolve um conjunto complexo de ajustes fisiológicos, bioquímicos e estruturais, com o objetivo de aumentar o aproveitamento da radiação luminosa dentro dos limites da constituição genética

da espécie (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Murchie & Horton, 1997; Valladares et al., 2006; Silva 2010).

A fotossíntese é o processo básico através do qual as plantas fixam o carbono atmosférico, formando compostos orgânicos. Assim, o estudo fotossintético é imprescindível na caracterização ecofisiológica das espécies.

Respostas à variação da irradiância podem ocorrer em nível de folha e envolvem aclimatação do aparato fotossintético e alterações anatômicas, ou em nível de planta inteira como resultado das mudanças dos padrões de crescimento e alocação de biomassa (Chazdon et al., 1996). Acúmulo de biomassa, taxa fotossintética, condutância estomática, teor de clorofilas, taxa de transporte de elétrons e espessura do limbo foliar, são algumas características que variam em resposta à irradiância.

Plantas desenvolvidas em baixas irradiâncias geralmente apresentam reduções na capacidade máxima fotossintética, na irradiância de saturação da fotossíntese, aumento nos níveis de clorofila total, acompanhado de redução da razão de clorofila *a/b*. Também ocorrem alterações anatômicas, com formação de folhas delgadas, com menor volume celular e menor espessura da camada de tecido paliçádico (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Lambers et al., 1998; Murchie & Horton, 1997; Cao & Booth, 2001).

Em contrapartida, plantas crescidas sob maior densidade de fluxo de fótons maximizam o ganho de carbono por meio da elevada capacidade fotossintética, alta condutância estomática, elevação do ponto de saturação luminosa e aumento da capacidade de fotoproteção. As alterações anatômicas compreendem a formação de folhas menores e mais espessas e parênquima paliçádico mais desenvolvido que o lacunoso (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Adams et al., 1999; Klich, 2000; Cao & Booth, 2001).

Experimentos realizados em condições controladas, com uso de sombreamento artificial, são úteis para analisar a tolerância das diferentes espécies a intensidades uniformes de luz (Engel, 1989; Mielke & Schaffer, 2010). Entretanto, experimentos em ambiente natural proporcionam a interação com fatores intrínsecos das matas fechadas, tais como: reduções da irradiância, reduções das temperaturas do ar e do solo, além do aumento da umidade relativa e conseqüente redução do déficit de pressão de vapor do ar (Loik & Holl, 2001; Lima et al., 2010).

Diante deste contexto, este trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar características ecofisiológicas de *Tabebuia heptaphylla* em resposta a diferentes ambientes de luz, contemplando o estudo em ambiente natural, num remanescente florestal de Mata Atlântica, e em condições controladas.

Espera-se que os resultados obtidos possam ampliar o conhecimento sobre a autoecologia das espécies arbóreas tropicais, servir de subsídio para futuras pesquisas, além de contribuir para ações que visem à conservação desta espécie, assim como o seu manejo correto em projetos de recomposição florestal.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS III, W.W., DEMMIG-ADAMS, B., LOGAN, B.A., BARKER, D.H., OSMOND, C.B. Rapid changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and photosystem II efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open Eucalyptus forest. **Plant, Cell and Environment**, v.22, p.125-136, 1999.

BACKES, P., IRGANG, B. **Mata Atlântica: as árvores e a paisagem**. Porto Alegre: Paisagem do Sul, 2004. 396 p.

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

BAZZAZ, F.A., PICKET, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.11, p.297-310, 1980.

BROKAW, N.V.L. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v.75, p.9-19, 1987.

CAO, K.F., BOOTH, E.W. Leaf anatomical structure and photosynthetic induction for seedlings of five dipterocarp species under contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Journal of Tropical Ecology**, v.17, p.163-175, 2001.

CARVALHO, P. E. **Espécies arbóreas brasileiras**. Colombo: EMBRAPA, 2003. 640p.

CHAZDON, R.L, PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman and Hall, New York, p. 5-55, 1996.

CONSERVAÇÃO INTERNACIONAL. **Hotspots revisados. As regiões biologicamente mais ricas e ameaçadas do planeta.** CEMEX, 2005

DENSLOW, J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.18, p.431-451, 1987.

DURIGAN, G.; NOGUEIRA, J. C. B. **Recomposição de matas ciliares: orientações básicas.** São Paulo: IF, n. 4, 14 p. 1990.

ENGEL, V. L. **Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de essências nativas, concentração de clorofila nas folhas e aspectos de anatomia.** 1989. Dissertação (Mestrado) – ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 202 p.

FAPESP. **Conhecimento e uso sustentável da biodiversidade brasileira: o Programa Biotá-FAPESP.** Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, São Paulo, 2008. 204 p.

GALINDO-LEAL, C. e CÂMARA, I.G. *Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese.* p. 3-12. In: **Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas.** São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica - Belo Horizonte: Conservação Internacional. 2005.

HIGA, T. C. **Morfogênese e Conservação *in vitro* para *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo (Bignoniaceae).** 2006. 134 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) – Universidade Federal de Santa Catarina. Porto Alegre.

KLICH, M.G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, v.44, p. 17-183, 2000.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S. & PONS, T.L. **Plant physiological ecology.** New York, Springer Verlag. 1998.

LIMA, M.A.O.; MIELKE M.S.; LAVINSKY, A.O.; FRANÇA, S.; ALMEIDA, A.A.F.; GOMES, F.P. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Scientia Forestalis**, v.38, p.527-534, 2010.

LOIK, M.E.; HOLL, K.D. Photosynthetic responses of three seedlings in grass and under shrubs in early-successional tropical old fields, Costa Rica. **Oecologia**, Berlin, v.127, p.40-50, 2001

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil.** (2ªed.). Instituto Plantarum, Nova Odessa, v.2, 2002, 384p.

MIELKE, M.S.; SCHAFFER, B. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v.68, p.113–121, 2010.

MINISTÉRIO DO MEIO MABIENTE. **Quarto relatório nacional para a convenção sobre diversidade biológica:** Brasil /Ministério do Meio Ambiente. Brasília: MMA, 2011, 248 p.

MIRANDA, F. G.; VILAR, J. C.; ALVES, I. A.; CAVALCANTI, S. C.; ANTONELLI, A. R. Antinoceptive and antidermatogenic properties and acute toxicity of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex Griseb. Inner bark aqueous extract. **BMC pharmacology**, 2001.

MURCHIE E. H; HORTON P. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. **Plant, Cell and Environment**, v.20, p.438-448,1997.

ORTOLANI, F. P. **Morfo-anatomia, citogenética e palinologia em espécies de ipês (bignoniaceae)**. 2007. Tese – (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas). Universidade Estadual Paulista. Jaboticabal, SP, 106 p.

PARK, B. S.; LEE, K. G.; SHIBAMOTO, T.; LEE, S. E.; TAKEOKA, G. R. Antioxidant activity and characterization of volatile constituents of *Tabebuia* (*Tabebuia impetiginosa* Martius ex DC). **J. Agric. Food Chem.**, v.51, p.295-300, 2003.

PICKET, S.T.A. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. **Tropical Ecology**, v.24, p.68-84, 1983.

RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S. Restauração de florestas tropicais: subsídios para uma definição metodológica e indicadores de avaliação e monitoramento. In: DIAS, L.E.; MELLO, J. W. V. (Ed.). **Recuperação de áreas degradadas**. Viçosa: UFV, 1998. 251p.

SILVA, L.A. **Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da floresta atlântica**. 2010. Viçosa: UFV, 109 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa. Viçosa.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S., BAZZAZ, F. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., SMITH, A.P. (Eds.), **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman and Hall, New York, p. 162-186, 1996.

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

THOMAS, W. W.; CARVALHO, A. M. V.; AMORIM, A. M. A.; GARRISON, J.; ARBELÁEZ, A. L. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v.7, p.311-322, 1998.

THOMAZ, L. D.; MONTEIRO, R. Composição florística da Mata Atlântica de encosta da Estação Biológica de Santa Lúcia, Município de Santa Tereza, ES. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v.7, p.3-48, 1997.

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

## CAPÍTULO 1

### **EMERGÊNCIA E CRESCIMENTO INICIAL DE *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ<sup>1</sup>**

---

<sup>1</sup>Artigo que será submetido ao Comitê Editorial do periódico científico Revista Árvore

## **EMERGÊNCIA E CRESCIMENTO INICIAL DE *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ**

Autora: Viviane Peixoto Borges

Orientadora: Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa

Co-orientador: Rogério Ferreira Ribas

**RESUMO:** *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo, popularmente conhecida como ipê-roxo ou ipê-roxo-de sete-folhas, é uma espécie nativa da Mata Atlântica, de importância econômica, medicinal e ornamental, além de ser indicada para reflorestamentos. Entretanto, informações ecofisiológicas a seu respeito são escassas. Sendo assim, este estudo objetivou avaliar o efeito de distintos regimes de luz sobre a emergência e o crescimento inicial desta espécie. Foram realizados dois experimentos independentes. O primeiro em condições controladas, com os tratamentos 70% de sombreamento e pleno sol; e o segundo em ambiente natural, com os tratamentos clareira e sub-bosque. Dentre os parâmetros utilizados para avaliar a emergência da espécie sob influência das intensidades luminosas, apenas a porcentagem de emergência diferiu estatisticamente no ambiente natural, sendo superior na clareira. Em condições controladas houve significância para a velocidade de emergência, sendo maior nas plantas submetidas ao pleno sol. A espécie apresentou menor crescimento inicial no sub-bosque, sendo todos os parâmetros inferiores estatisticamente em relação às plantas da clareira, com exceção da razão de área foliar e área foliar específica. Em condições controladas, os resultados que diferiram significativamente foram todos superiores nas plantas sob pleno sol. O estudo mostra que a espécie apresenta capacidade de formar plântulas em diferentes regimes de luz, inclusive sob forte sombreamento natural, porém, esta condição reduz significativamente seu crescimento inicial, sendo este favorecido por maiores intensidades luminosas.

**Palavras-chave:** Regeneração florestal, Ipê-roxo-de-sete-folhas, luz, clareira, sub-bosque

## **EMERGENCY AND INITIAL GROWTH OF *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo IN CONTRASTING LIGHT ENVIRONMENTS**

Author: Viviane Peixoto Borges

Avisor: Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa

Co-visor: Rogério Ferreira Ribas

**ABSTRACT:** *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo, popularly known as ipê-roxo or ipê-roxo-de sete-folhas, is a native species of Atlantic Forest, with economic, medicinal and ornamental importance, suitable for reforestation. However, ecophysiological information about them is scarce. This study was carried out to evaluate the effect of different light regimes on the emergence and early growth of this species. We made two independent experiments. The first was under controlled conditions, with two treatments: 70% shade and full sun. The second was in a natural environment, with also two treatments: gap and understory environments. From all the parameters used to evaluate the emergence of the species under the influence of light intensities, only the percentage of emergence was statistically different from the natural environment, with high results at gap treatment. In a controlled environment, there were significant differences for the emergence speed, which was higher in plants grown under full sun. The species showed slower initial growth in the understory, in which all parameters were statistically lower than those of plants at gap, except for leaf area ratio and specific leaf area. In controlled conditions, all the results that differed significantly were higher in plants under full sun. The study shows that the species has the capacity to germinate in different light regimes, even under strong natural shading. However, this condition reduces significantly its initial growth, which is favored by higher light intensities.

**Key words:** Forest regeneration, Ipê-roxo-de-sete-folhas, light, gap, understory

## INTRODUÇÃO

A propagação de um grande número de espécies florestais encontra sérias limitações em razão do pouco conhecimento que se dispõe sobre suas características ecofisiológicas. Inúmeros fatores ambientais, dentre eles disponibilidade de luz, água, temperatura e condições edáficas, influenciam no desenvolvimento das espécies vegetais e o suprimento inadequado de um desses fatores pode reduzir drasticamente o vigor da planta (Felfili, 1999; Scalon et al., 2001).

Dentre estes fatores, a luz é um dos mais importantes, pois exerce forte influência na taxa fotossintética, crescimento e arquitetura vegetal, e pode apresentar efeitos sobre a germinação. Sob condições de falta ou excesso de luz ocorre redução no crescimento das plantas, além de alterações morfo-anatômicas, como forma de compensar a situação estressante.

A promoção ou inibição da germinação pela luz é o resultado de uma reação química foto reversível, contida pelo fitocromo, pigmento de natureza protéica, encontrado nas plantas em duas formas interconvertíveis. A exposição da semente a luz vermelha (660 nm) converte o fitocromo para a forma ativa biológica, forma de fitocromo de absorção do vermelho-extremo, e a germinação acontece. A exposição à luz vermelho-extremo (730 nm) converte o fitocromo para a forma de fitocromo de absorção do vermelho e a germinação é bloqueada (Malavasi, 1988).

Todas as plantas têm capacidade de modificar o seu modelo de desenvolvimento em resposta ao ambiente luminoso. Porém, a natureza desta resposta varia entre as espécies, de acordo com sua capacidade de aclimação e a quantidade ou qualidade de luz, podendo classificá-las, de forma ampla, em dois grupos, plantas de sol ou de sombra (Walters & Field, 1987; Seemann, 1992; Holt, 1995; Groninger et al., 1996; Lima et al., 2008; Taiz & Zeiger, 2009).

A capacidade de uma determinada espécie em adaptar-se às condições de sol ou sombra pode ser evidenciada pela avaliação do crescimento inicial das plantas sob diferentes condições de disponibilidade de luz (Gonçalves et al., 2005; Mielke & Schaffer, 2010). Experimentos realizados em condições controladas permitem verificar a tolerância das espécies à luz, com uso de sombreamento artificial. Entretanto, não refletem integralmente as condições

proporcionadas pelo ambiente natural, onde, o estudo do crescimento fornece dados mais consistentes sobre a tolerância das espécies florestais ao sombreamento e sua sucessão ecológica (Valladares et al., 2002; Bloor, 2003; Gonçalves et al., 2005; Lima et. al, 2010).

Sendo assim, para ser compreendido o processo de regeneração natural dentro de uma floresta, é necessário o conhecimento de pelo menos três aspectos principais: os regimes de luz existentes dentro da floresta; a adaptação das diferentes espécies a esses regimes de luz e os processos relacionados com a gradual substituição dessas espécies no tempo (Gandolfi, 2000).

*Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo, conhecida popularmente como ipê-roxo ou ipê-roxo-de-sete-folhas, possui ampla dispersão no território brasileiro, tendo ocorrência natural da Bahia ao Rio Grande do Sul. É muito explorada comercialmente devido à madeira de alta densidade, com grande resistência e maleabilidade, amplamente empregada na construção civil. É comumente utilizada no paisagismo urbano e apresenta propriedades medicinais, inclusive atividade anti-cancerígena (Park et al., 2003; Awale et al., 2005; Higa, 2006).

Apesar do potencial da espécie, ainda persiste uma carência de informações em diversos aspectos, portanto, estudos que avaliem a sua plasticidade fisiológica durante a germinação e crescimento inicial, são importantes para dispor informações sobre as melhores condições de reprodução e propagação. Deste modo, este estudo objetivou avaliar o efeito de distintos regimes de luz sobre a germinação e o crescimento inicial de *Tabebuia heptaphylla* em condições naturais e controladas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Os experimentos foram realizados no *campus* do Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia (UFRB), e na Mata da Cazuzinha – fragmento de Mata Atlântica classificada como floresta de transição tropical subperenifólia/subcaducifólia, ambos localizados no município de Cruz das Almas, BA. O município está situado no Recôncavo Baiano, a 12°40'19" de latitude Sul, 39°06'22" de longitude Oeste de Greenwich e 220 m de altitude. O clima é tropical quente e úmido, com

pluviosidade média anual de 1170 mm, com variações entre 900 e 1300 mm, sendo os meses de março a agosto os mais chuvosos e de setembro a fevereiro os mais secos. A temperatura média anual é de 24,5° C e umidade relativa de 80% (Rezende, 2004). O solo é classificado como Latossolo Amarelo Álico distrocoeso, de textura argilosa e relevo plano (Ribeiro et al., 1995).

### *Material vegetal e estudo da emergência*

As sementes foram obtidas da Flora Tietê Associação de Recuperação Florestal - Penápolis/São Paulo, coletadas diretamente de matrizes localizadas nos municípios de Penápolis, Barbosa, e Birigui (SP) em formações florestais de Mata Atlântica com transição de cerrado.

Foram realizados dois experimentos independentes entre os meses de outubro a dezembro de 2010: um em condições controladas, localizado no *campus* do Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas da UFRB; e o outro em ambiente natural, localizado na Mata da Cazuzinha.

Em condições controladas foram avaliados dois tratamentos com variação na densidade de fluxo de fótons (DFF): 100% (pleno sol) e 30% da radiação solar incidente (70% de sombreamento). Para redução do fluxo de fótons foi utilizada tela do tipo sombrite na parte superior e nas laterais de uma armação de cano PVC de 1,60m de altura e 2,75m de largura.

Em ambiente natural os tratamentos foram: sub-bosque, sob condição de sombreamento natural imposto pela cobertura vegetal, e clareira, sob condição de curtos períodos diários de radiação plena.

As sementes foram semeadas em bandejas plásticas com areia lavada, sem pré-tratamento, nos dois locais de estudo. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado e em cada tratamento foram avaliadas cinco repetições com 40 sementes cada.

A emergência da plântula foi avaliada em dias alternados durante 40 dias. As variáveis calculadas foram: Porcentagem de emergência (%E =  $N/A \times 100$ , onde: N = n° de sementes germinadas; A = n° total de sementes); Índice de velocidade de emergência (IVE =  $N1/T1 + N2/T2 + \dots + Nn/Tn$ , onde: N = número de sementes germinadas na primeira contagem, na segunda e última contagem; T = n° de dias de semeadura da primeira, segunda e última contagem); Tempo

médio de emergência ( $TME = N1T1 + N2T2... + NnTn / N1 + N2... + Nn$ , onde:  $N1$ ,  $N2$  e  $Nn$  = números de sementes germinadas nos tempos  $T1$ ,  $T2$  e  $Tn$ , respectivamente) e Velocidade média de emergência (VME:  $1/t$ , onde:  $t$  = tempo médio de emergência), determinados conforme %G, IVG, TMG e VMG (Maguire, 1962; Edmond & Drapala, 1965; Laboriau, 1983).

### *Crescimento inicial*

Para avaliar o crescimento inicial, 40 plântulas por tratamento, apresentando cotilédones e ao menos um par de folhas primárias, foram transplantadas para vasos plásticos com volume de 1,7 l e mantidas nos mesmos tratamentos quanto à irradiância. O delineamento experimental foi do tipo inteiramente casualizado.

Os vasos foram acondicionados em buracos de 20 cm de profundidade e 12 cm de largura, visando maior conservação da umidade. No estudo em ambiente natural foi utilizado o solo do próprio local como substrato, retirado da profundidade de 0 a 20 cm e homogeneizado. Em condições controladas, utilizou-se o substrato comercial Vivatto (Technes Agrícola Ltda). A diferença de substratos nos experimentos foi para reforçar o estudo da regeneração da espécie em condições naturais e em condições controladas visando a produção de mudas. A rega das plantas foi realizada sempre que necessário, geralmente, em dias alternados. A análise química do solo e do substrato encontra-se no Anexo.

As plântulas foram mantidas nos tratamentos por um período de 95 dias na Mata e 85 dias na UFRB, sendo considerado dia zero o dia de transferência para os vasos plásticos. No dia zero, 15 plântulas/tratamento foram avaliadas quanto à altura, número de folhas, diâmetro do colo (com auxílio de paquímetro digital), massa seca de folhas (MSF), massa seca de caule (MSC), massa seca de raiz (MSR) e área foliar (AF). A massa seca foi obtida após secagem do material vegetal em estufa de ventilação forçada a  $\pm 70$  °C até atingir peso constante e posterior pesagem em balança analítica com precisão de 0,0001 g.

Ao final do experimento, estes parâmetros foram novamente quantificados e, a partir destes dados, foram calculados em 10 plantas por tratamento: área foliar específica (AFE =  $AF/MSF$ ); massa foliar específica (MFE =  $MSF/AF$ );

relação entre a massa seca da parte aérea e massa seca de raiz (MSPA/MSR); relação altura da parte aérea e diâmetro do coleto (H/D); razão de área foliar (RAF = AF/MST); taxa de crescimento relativo ( $TCR = (\ln MST_2 - \ln MST_1) / (T_2 - T_1)$ ) e taxa assimilatória líquida ( $TAL = [(MST_2 - MST_1) \times (\ln AF_2 - \ln AF_1) / (AF_2 - AF_1) \times (T_2 - T_1)]$ ), por meio das fórmulas descritas por Briggs et al., (1920) e Hunt (1982).

### *Análise dos dados*

Em cada ambiente de luz, natural e controlado, os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância e teste F a 5% de probabilidade. Foi utilizado o programa Statistica 7.0 (Statsoft Inc., USA) para comparação das médias e o SigmaPlot V.8 (SPSS Inc., USA) para elaboração dos gráficos.

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

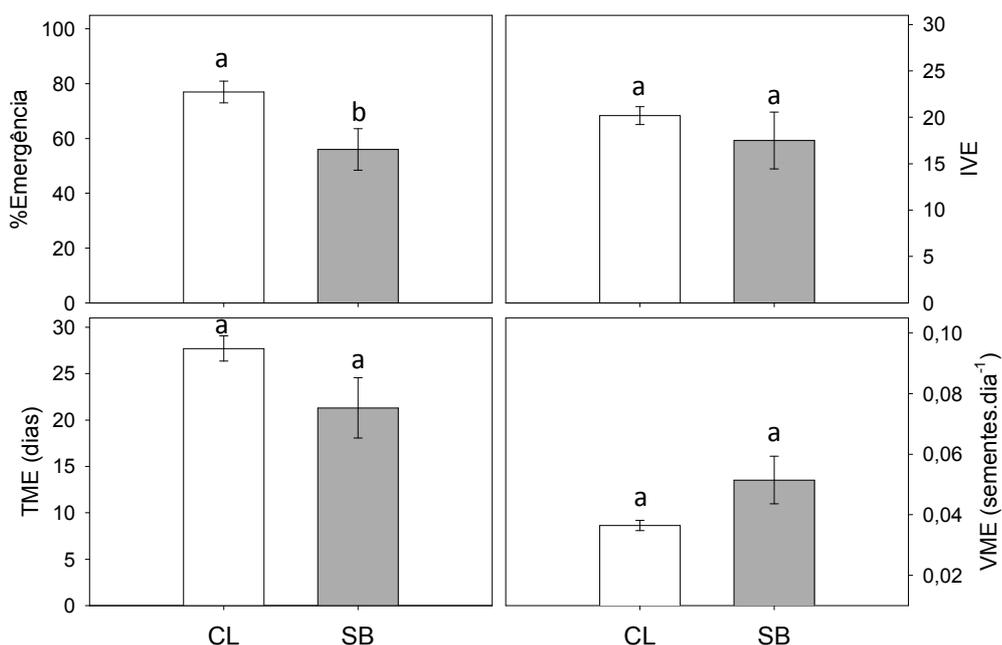
### **Emergência**

#### *Ambiente natural*

As sementes germinaram sob as duas condições de luminosidade, em ambiente natural (clareira e sub-bosque). A emergência das plântulas foi observada a partir do sétimo dia após semeadura (DAS) no sub-bosque e do oitavo DAS na clareira. Este tempo foi menor que o indicado por Lorenzi (2002), o qual informa que a emergência desta espécie ocorre de 10 a 12 dias.

A porcentagem de emergência diferiu significativamente entre os tratamentos sendo de 77% na clareira e 56% no sub-bosque (Figura 1). Este resultado mostra que a menor disponibilidade de luz no sub-bosque e, possivelmente, a qualidade desta luz, reduzem a capacidade de emergência das sementes. Entretanto, observa-se que a espécie apresenta capacidade de formar plântulas sob o dossel florestal, em ausência de luz solar direta, característica esta das espécies de estádios mais avançados de sucessão.

O processo de germinação é influenciado tanto pela quantidade, quanto pela qualidade da luz, que corresponde à relação entre os comprimentos de onda vermelho e vermelho-extremo (620 a 775 nm). Essa relação a céu aberto está em torno de 1,2 enquanto que em sub-bosque é em torno de 0,5 (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Muniz, 2004). Em espécies pioneiras, o aumento desta relação promove a germinação, enquanto que espécies secundárias e clímax são capazes de se estabelecerem tanto sob os dosséis florestais, quanto em clareiras, como foi observado neste estudo.



**Figura 1.** Porcentagem de emergência (% Emergência), índice de velocidade de emergência (IVE), tempo médio de emergência (TME) e velocidade média de emergência (VME) de sementes de *Tabebuia heptaphylla* aos 40 DAS em ambiente natural de clareira (CL) e sub-bosque (SB) na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

Os demais parâmetros avaliados não diferiram significativamente entre os tratamentos. O índice de velocidade de emergência (IVE) foi de 20,17 nas plantas da clareira e 17,5 nas do sub-bosque. O tempo médio de emergência (TME) e velocidade média de emergência (VME) na clareira foram de 27,7 dias e 0,036 sementes.dia<sup>-1</sup>, respectivamente e no sub-bosque tais valores foram de 21,3 dias e 0,051 sementes.dia<sup>-1</sup>.

De acordo com Nassif et al. (1998), a velocidade e uniformidade de emergência são diretamente influenciadas pela temperatura considerada ótima para a espécie. Considerando que a variação na intensidade luminosa ocasiona em variação de temperatura, este resultado pode ser explicado por a espécie apresentar uma faixa ótima de temperatura para a germinação, compreendida entre 20 e 30°C (Azevedo, 2008), compatível com os locais de estudo (clareira e sub-bosque). Santos et al. (2005), também obtiveram resultados semelhantes ao avaliarem três espécies do gênero *Tabebuia*, onde a faixa de temperatura entre 20° e 30°C promoveu os maiores valores de porcentagem de germinação e velocidade média de germinação.

#### *Ambiente controlado*

As sementes submetidas aos tratamentos 70% de sombreamento e pleno sol, apresentaram porcentagem de emergência de 60,5% e 51%, respectivamente, sem diferença significativa (Figura 2). O processo germinativo iniciou no sétimo DAS sob pleno sol e no sexto DAS sob 70% de sombreamento.

Bochese et al. (2008) ao avaliarem a emergência de *T. heptaphylla* em diferentes substratos e sob 70% de sombreamento, encontraram valores próximos: emergência a partir do sexto DAS com o maior percentual equivalente a 42,08%. Resultado semelhante também foi obtido por Martins et al. (2012), que obteve taxa de 46% ao avaliar emergência de *T. heptaphylla* em bandejas com areia sob luminosidade indireta.

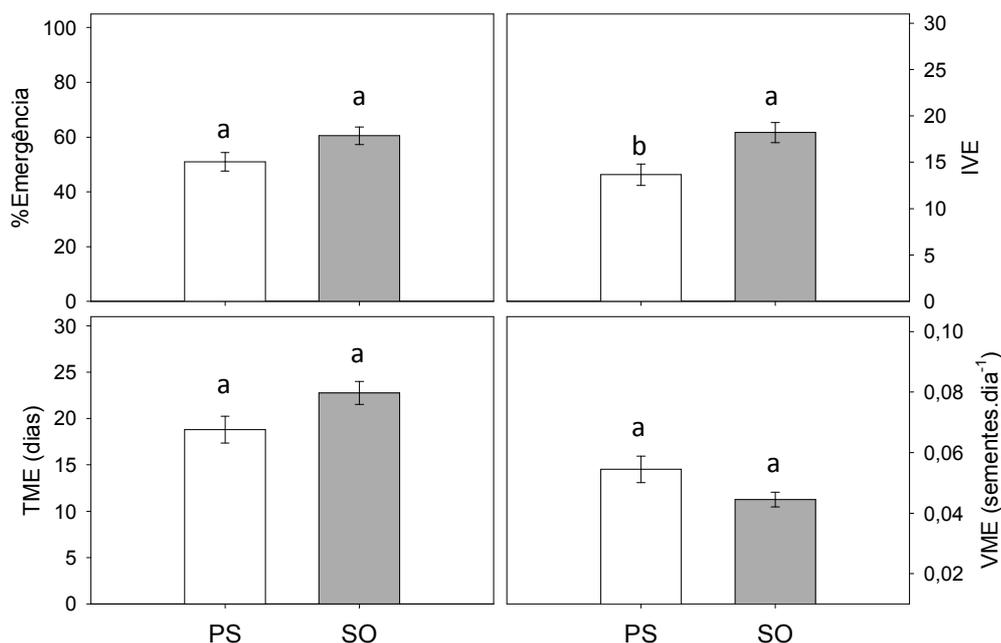
Esta baixa taxa de germinação encontrada nos estudos é compatível com a informada pelo IPEF (Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais) na descrição da espécie, equivalente a 60% para germinação em campo.

O TME, que corresponde ao tempo médio necessário para atingir a germinação máxima, foi semelhante nas duas intensidades luminosas, correspondente a 22,75 dias sob 70% de sombreamento e 18,8 dias em pleno sol. A VME também não foi influenciada pelos regimes de luz, sendo de 0,054 sementes.dia<sup>-1</sup> no pleno sol e 0,044 sementes.dia<sup>-1</sup> sob sombreamento. Estes resultados demonstram considerável plasticidade da espécie em relação ao processo germinativo, indicando que, havendo disponibilidade hídrica, suas

sementes podem germinar e formar plântulas tanto em ambientes totalmente abertos, quanto em locais sombreados.

Apenas o IVE diferiu significativamente entre os tratamentos, com valores de 18,2 no sombrite e 13,7 no pleno sol. Por o IVE determinar o número de sementes emergidas a cada contagem, este resultado deve-se às sementes sombreadas terem emergido mais rapidamente e em maior quantidade, nas primeiras contagens, que aquelas sob pleno sol. Observa-se que por esta condição não ter permanecido até o fim da avaliação, não proporcionou em menor TME sob 70% de sombreamento.

Aguiar et al. (2005), ao avaliarem a germinação de *Caesalpinia echinata* (pau-brasil) sob pleno sol e níveis de sombreamento, não observaram variação significativa para a porcentagem de emergência, resultado semelhante ao encontrado neste estudo. Entretanto, o IVE também não diferiu entre os tratamentos, demonstrando maior plasticidade desta espécie em comparação à *T. heptaphylla*.



**Figura 2.** Porcentagem de emergência (% Emergência), índice de velocidade de emergência (IVE), tempo médio de emergência (TME) e velocidade média de emergência (VME) de sementes de *Tabebuia heptaphylla* aos 40 DAS sob ambiente controlado em pleno sol (PS) e 70% de sombreamento (SO) no *campus* da UFRB, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

## Crescimento inicial

### *Ambiente natural*

Os resultados encontrados mostram que a espécie apresenta crescimento pouco expressivo sob o dossel florestal (Tabela 1). Os valores médios de número de folhas, altura, diâmetro de caule, massa seca de folhas, caule e raiz, massa seca total, área foliar e massa foliar específica foram todos significativamente menores no sub-bosque. Siebeneichler et al. (2008), ao estudar o comportamento desta espécie em diferentes condições de luminosidade, também encontraram valores inferiores de altura, diâmetro e biomassa nas plantas submetidas ao sombreamento natural.

**Tabela 1.** Valores médios ( $\pm$  erro padrão) do número de folhas (NF), altura (H), diâmetro de caule (DC), massa seca de folhas (MSF), massa seca de caule (MSC) massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca de raiz (MSR), massa seca total (MST) e área foliar (AF) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de clareira e sub-bosque na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA.

Parâmetros	Tratamento		p- Anova
	Clareira	Sub-bosque	
NF	15,0 $\pm$ 1,4	9,0 $\pm$ 0,4	0,001
H (cm)	17,6 $\pm$ 1,8	8,2 $\pm$ 0,6	0,000
DC (mm)	3,77 $\pm$ 0,23	1,96 $\pm$ 0,02	0,000
MSF (g)	0,95 $\pm$ 0,06	0,11 $\pm$ 0,00	0,000
MSC (g)	0,31 $\pm$ 0,03	0,04 $\pm$ 0,00	0,000
MSPA (g)	1,26 $\pm$ 0,09	0,16 $\pm$ 0,01	0,000
MSR (g)	0,67 $\pm$ 0,08	0,07 $\pm$ 0,01	0,000
MST (g)	1,93 $\pm$ 0,14	0,22 $\pm$ 0,01	0,000
AF (cm <sup>2</sup> )	226,7 $\pm$ 15,1	41,6 $\pm$ 2,0	0,000

p < 0,05 representa diferença significativa entre as médias pelo Teste F.

Em geral, há redução no crescimento conforme aumento do sombreamento devido à menor taxa fotossintética e, conseqüentemente, menor produção de fotoassimilados. Resultados semelhantes também foram observados em outras espécies (Popma & Bongers, 1988; Court & Mitchell, 1989; Osunkoya & Ash, 1991; Marimon et al., 2008; Silva et al., 2010). Lima et al. (2008), ao estudar o comportamento de *Caesalpinia ferrea* em diferentes luminosidades, também

encontraram inibição no crescimento inicial de mudas submetidas ao sombreamento natural.

Para a área foliar e massa seca total, as plantas da clareira apresentaram valores 445% e 777,3% maiores que as do sub-bosque, respectivamente. Estes resultados comprovam a forte inibição no crescimento que as plantas sofreram sob sombreamento natural, devido às limitações fisiológicas impostas pela baixa luminosidade.

A relação entre a massa seca da parte aérea e massa seca de raiz (MSPA/MSPR) não diferiu entre os tratamentos. Para a área foliar específica, que está relacionada com a espessura foliar, as plantas do sub-bosque apresentaram maior valor significativo. Este resultado deve-se ao fato de que sob baixa luminosidade, as plantas apresentam folhas mais delgadas, pois possuem cutícula, epiderme e parênquimas menos espessos que aquelas submetidas a uma maior intensidade luminosa (Tabela 2).

A relação altura da parte aérea e diâmetro do coleto (H/D), utilizada para prever o potencial de sobrevivência das mudas, uma vez que se espera um equilíbrio no desenvolvimento (Gomes, 2001; Campos & Uchida, 2002), apresentou valores próximos: 4,77 na clareira e 4,26 no sub-bosque. Entretanto, este resultado está dentro do indicado por Birchler et al. (1998), onde tal valor deve ser menor que 10, variando entre as espécies florestais.

**Tabela 2.** Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da massa foliar específica (MFE), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), relação massa seca da parte aérea/massa seca de raiz (MSPA/MSPR), relação altura/diâmetro do colo (H/D), taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa assimilatória líquida (TAL) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de clareira e sub-bosque na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA.

Parâmetros	Tratamento		
	Clareira	Sub-bosque	p-Anova
MFE (g.cm <sup>-2</sup> )	41,9 $\pm$ 0,9	27,4 $\pm$ 2,0	0,000
AFE (cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> )	240 $\pm$ 5,3	375 $\pm$ 24,9	0,000
RAF (cg.m <sup>-1</sup> )	118,1 $\pm$ 3,0	189,6 $\pm$ 16,9	0,001
MSPA/MSPR	1,96 $\pm$ 0,16	2,57 $\pm$ 0,33	0,127
H/D	4,77 $\pm$ 0,55	4,26 $\pm$ 0,36	0,458
TCR (mg.g <sup>-1</sup> .dia <sup>-1</sup> )	23,5 $\pm$ 0,8	20,6 $\pm$ 0,7	0,014
TAL (cm <sup>2</sup> .dia <sup>-1</sup> )	0,16 $\pm$ 0,01	0,09 $\pm$ 0,01	0,000

p < 0,05 representa diferença significativa entre as médias pelo Teste F.

Os índices taxa de crescimento relativo (TCR), taxa assimilatória líquida (TAL) e razão de área foliar (RAF) diferiram significativamente entre os tratamentos. A TCR é uma taxa de crescimento comparativa com o crescimento inicial e dependente de alteração na fisiologia, medida pela TAL, e/ou na morfologia da planta, medida pela RAF (Hunt, 1982). Por sua vez, a TAL é uma estimativa da fotossíntese líquida e a RAF representa a relação entre a área foliar e a biomassa total da planta (Peixoto et al., 2011).

Observa-se que a RAF foi superior no sub-bosque. Segundo Benincasa (2003), a RAF decresce conforme aumento na disponibilidade de luz, pois, quanto maior a intensidade luminosa, menor será a área foliar necessária para produzir massa seca. Entretanto, apesar da maior RAF, a reduzida TAL apresentada por estas plantas proporcionou um menor crescimento relativo no sub-bosque.

#### *Ambiente controlado*

Na Tabela 3 encontram-se os valores médios dos parâmetros utilizados para avaliar a plasticidade da espécie durante o crescimento inicial sob 70% de sombreamento e pleno sol e em. Os valores de altura, diâmetro do caule, massa seca de raiz, massa seca do caule e área foliar não diferiram significativamente entre os tratamentos.

O número de folhas no tratamento pleno sol foi estatisticamente superior ao sombrite: 18,6 e 15,8, respectivamente. Este resultado, aliado a maiores valores também significativos de massa seca de folhas, massa seca da parte aérea e massa seca total mostram que, durante a fase inicial de crescimento, o acúmulo de biomassa é favorecido pela maior irradiância. Oliveira & Gualtieri (2011) estudando o crescimento inicial de *Tabebuia aurea* sob três intensidades luminosas, concluíram que esta espécie também apresenta maior acúmulo de biomassa quando cultivada em maior intensidade luminosa.

De acordo com Larcher (2004), as plantas que crescem sob forte radiação desenvolvem folhas espessas e apresentam um metabolismo mais ativo, como consequência, essas plantas apresentam maior produção de massa seca, com maior conteúdo energético.

**Tabela 3.** Valores médios ( $\pm$  erro padrão) do número de folhas (NF), altura (H), diâmetro de caule (DC), massa seca de folhas (MSF), massa seca de caule (MSC) massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca de raiz (MSR), massa seca total (MST) e área foliar (AF) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob pleno sol e 70% de sombreamento na UFRB, Cruz das Almas, BA.

Parâmetros	Tratamento		p-Anova
	Pleno sol	Sombreamento 70%	
NF	18,6 $\pm$ 0,7	15,8 $\pm$ 0,2	0,001
H (cm)	22,3 $\pm$ 1,0	23,2 $\pm$ 1,0	0,532
DC (mm)	5,12 $\pm$ 0,16	4,85 $\pm$ 0,09	0,174
MSF (g)	3,10 $\pm$ 0,18	2,23 $\pm$ 0,14	0,001
MSC (g)	0,93 $\pm$ 0,06	0,80 $\pm$ 0,05	0,115
MSPA (g)	4,03 $\pm$ 0,21	3,03 $\pm$ 0,18	0,001
MSR (g)	2,79 $\pm$ 0,24	2,38 $\pm$ 0,22	0,225
MST (g)	6,82 $\pm$ 0,34	5,41 $\pm$ 0,32	0,007
AF (cm <sup>2</sup> )	650,5 $\pm$ 58,5	530,8 $\pm$ 32,8	0,091

p < 0,05 representa diferença significativa entre as médias pelo Teste F.

As plantas sob pleno sol apresentaram maior massa foliar específica (Tabela 4). Este resultado era esperado já que folhas de sol geralmente são mais espessas que folhas de sombra. Isto ocorre, pois, níveis elevados de luz causam um maior desenvolvimento dos parênquimas paliçádico e lacunoso, resultando em folhas mais espessas (Abrams, 1987; Wiebel et al., 1994; Hlwatika & Bhat, 2002).

A TCR foi significativamente maior no tratamento pleno sol (50,3 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>) que no sombrite (44,4.mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>). Este maior crescimento e, conseqüentemente, produtividade biológica das plantas sob alta radiação ocorreu devido à maior TAL (Tabela 4). Batiston et al. (2008), avaliando o crescimento inicial de *Machaerium sp* também encontraram maiores valores de TCR e TAL para as plantas sob pleno sol, aos 120 DAS.

Os tratamentos não diferiram significativamente para a RAF. A relação MSPA/MSR obtida nas duas intensidades luminosas (ambas abaixo de 2), indica que as mudas apresentam boa qualidade para o plantio, assim como a relação H/D (abaixo de 10).

**Tabela 4.** Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da massa foliar específica (MFE), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), relação massa seca da parte aérea/massa seca de raiz (MSPA/MSR), relação altura/diâmetro do colo (H/D), taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa assimilatória líquida (TAL) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob pleno sol e 70% de sombreamento na UFRB, Cruz das Almas, BA.

Parâmetros	Tratamento		p-Anova
	Pleno sol	Sombreamento 70%	
MFE ( $\text{g.cm}^{-2}$ )	49,5 $\pm$ 3,1	42,1 $\pm$ 1,0	0,037
AFE ( $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ )	210 $\pm$ 15,1	239 $\pm$ 5,8	0,097
RAF ( $\text{cg.m}^{-1}$ )	95,6 $\pm$ 7,8	99,5 $\pm$ 5,2	0,684
MSPA/MSR	1,57 $\pm$ 0,18	1,37 $\pm$ 0,13	0,372
H/D	4,40 $\pm$ 0,25	4,80 $\pm$ 0,21	0,245
TCR ( $\text{mg. g}^{-1}.\text{dia}^{-1}$ )	50,3 $\pm$ 0,9	44,4 $\pm$ 1,0	0,000
TAL( $\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ )	0,53 $\pm$ 0,03	0,44 $\pm$ 0,02	0,035

$p < 0,05$  representa diferença significativa entre as médias pelo Teste F.

Os resultados encontrados concordam com os obtidos por Siebeneichler et al. (2008), que verificaram crescimento semelhante desta espécie quando submetida a 50 e 100% de luminosidade.

## CONCLUSÃO

A espécie *Tabebuia heptaphylla* possui capacidade de regeneração em ambientes ensolarados e sombreados.

As plantas apresentam crescimento lento no sub-bosque, contudo, sobrevivem a esta condição de sombreamento.

As maiores taxas de crescimento e acúmulo de biomassa são encontradas nas plantas desenvolvidas sob pleno sol.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAMS, M.S. Leaf structural and photosynthetic pigment characteristics of three gallery-forest hardwood species in Northeast Kansas. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.22, p.261-266, 1987.

AGUIAR, F.F.A.; KANASHIRO, S.; TAVARES, A. R.; PINTO, M. M.; STANCATO, G. C.; AGUIAR, J. & NASCIMENTO, T. D. R. Germinação de sementes e formação de mudas de *Caesalpinia echinata* Lam. (Pau-brasil): Efeito de sombreamento. **Revista Árvore**, v.29, p.871-875, 2005.

AWALE, S.; KAWAKAMI, T.; TIEZUKA, Y.; UEDA, J.; TANAKA, K.; KADOTA, S. Nitric Oxide (NO) production inhibitory constituents of *Tabebuia avellanedae* from Brazil. **Chem. Pharm. Bull.**, v.6, p.710-713, 2005.

AZEVEDO, V.K. **Efeito da temperatura e do substrato na germinação de sementes de *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo (Ipê-roxo)**. 2008. 22p. Monografia - Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Seropédica.

BATISTON, D.A.; ARANTES, W. M.; ALMEIDA, V. P. DE. Crescimento inicial de *Machaerium SP* (Leguminosae-Papilionoideae) em resposta a diferentes condições de sombreamento. **Revista Eletrônica de Biologia**, v.1, p. 8-20, 2008.

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

BIRCHLER, T.; ROSE, R. W.; ROYO, A.; PARDOS, M. La planta ideal: revision del concepto, parâmetros definitorios e implementacion practica. **Investigacion Agraria, Sistemas y Recursos Forestales**, v.7, n.1/2, p.109-121, 1998.

BLOOR, J.M.G. Light responses of shade-tolerant tropical tree species in north-east Queensland: a comparison of forest- and shadehouse-grown seedlings. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.19, p.163-170, 2003.

BOCCHESI R.A, OLIVEIRA A.K.M, MELOTTO A.M, FERNANDES V, LAURA V.A Efeito de diferentes tipos de solos na germinação de sementes de *Tabebuia heptaphylla*, em casa telada. **Cerne**, v.14, p.62-67, 2008.

BRIGGS, G.E.; KIDD, E; WEST, C.A. Quantitative analysis of plant growth. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v.7, p.103-23, 1920.

CAMPOS, M.A.A.; UCHIDA, T, Influência do sombreamento no crescimento de mudas de três espécies amazônicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.37, p.281-288, 2002.

COURT, A.J.; MITCHELL, N.D. The growth responses of *Dysoxylum spectabile* (Meliaceae) to a shaded environment. **New Zealand Journal of Botany**, v.85, p.955-963, 1989.

EDMOND, J.B.; DRAPALA, W.J. The effects of temperature, sand and soil, and acetone on germination of okra seed. **Proceedings of the American Journal Society for Horticultural Science**, v.71, p.428-434, 1965.

FELFILI, J.M.; HILGBERT, L.F.; FRANCO, A.C.; SOUSA-SILVA, J.C.; REZENDE, A.V.; NOGUEIRA, M.V.P. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.34, p. 297-301, 1999.

GANDOLFI, S. **História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil)**. 2000. 520p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Campinas.

GOMES, J.M. **Parâmetros morfológicos na avaliação da qualidade de mudas de *Eucalyptus grandis*, produzidas em diferentes tamanhos de tubete e de dosagens de N-P-K**. 2001. 166p. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa. Viçosa.

GONÇALVES, J.F.C.; BARRETO, D.C.S.; SANTOS JÚNIOR, U.M.; FERNANDES, A.V.; SAMPAIO, P.T.B.; BUCKERIDGE, M.S. Growth, photosynthesis and stress indicators in Young rose Wood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, São Carlos, v.17, p.325-334, 2005.

GRONINGER, J.W.; SEILER, J.R., PETERSON, J.A.; KREH, R.E. Growth and photosynthesis responses of four Virginia Piedmont tree species to shade. **Tree Physiology**, v.16, p.773-778, 1996.

HIGA, T. C. **Morfogênese e Conservação *in vitro* para *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo (Bignoniaceae)**. 2006. 134 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) – Universidade Federal de Santa Catarina. Porto Alegre.

HLWATIKA, C.N.M.; BHAT, R. B. An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. **Annals of Botany**, v.89, p.109-114, 2002.

HOLT, J.S. Plant response to light: a potencial tool for weed management. **Weed Science**, v.43, p.474-482, 1995.

HUNT, R. **Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis**. London, Edward Arnold. 1982.

LABOURIAU, L. G. **A germinação de sementes**. Washington: OEA, 1983. 174 p.  
LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMA Artes e Textos, 2004. 531 p.

LIMA, J.D.; SILVA, B.M.S.; MORAES, W.S.; DANTAS, V.A.V.; ALMEIDA, C.C. Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ExTul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). **Acta Amazonica**. v.38, p.5-10. 2008.

LIMA, M.A.O.; MIELKE, M.S.; LAVINSKY, A.O.; FRANÇA, S.; ALMEIDA, A.A.F.; GOMES, F.P. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Scientia Forestalis**, v.38, p.527-534, 2010.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. (2ªed.). Instituto Plantarum, Nova Odessa, v.2, 2002. 384p.

MAGUIRE, J. D. Speed of germination—aid selection evolution for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, Madison, v.2, p.176-177, 1962.

MALAVASI, M. M. **Germinação de sementes**. In: PIÑA-RODRIGUES, F. C. (Coord.). **Manual de Análise de Sementes Florestais**. Campinas: Fundação Cargill. p. 25-40, 1988.

MARIMON, B. S.; FELFILI, J. M.; MARIMON JÚNIOR, B.; FRANCO, A. C.; FAGG, C. W. Desenvolvimento inicial e partição de biomassa de *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Botanica Brasilica**, v.22, p.941-953, 2008.

MARTINS, L.; LAGO, A. A.; CÍCERO, S. M. Conservação de sementes de ipê-roxo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.16, p.108–112, 2012.

MIELKE, M.S.; SCHAFFER, B. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v.68, p.113-121, 2010.

MUNIZ, M.R.A. **Estudo do regime de luz nas quatro principais formações fitogeográficas no Estado de São Paulo durante o inverno do ano de 2003**. 2004. 190p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual de Campinas. Campinas.

NASSIF, S. M. L.; VIEIRA, I. G.; FERNANDES, G. D. (LARGEA/). **Fatores Externos (ambientais) que Influenciam na Germinação de Sementes**. Piracicaba: IPEF/LCF/ESALQ/USP, Informativo Sementes IPEF, Abr-1998. Disponível em: <<http://www.ipef.br/sementes/>>. Acesso em: 03 abr. 2012.

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERE, S. C. J. Crescimento inicial de *Tabebuia aurea* sob três intensidades luminosas. **REVSBAU**, Piracicaba, v.6, p.90-103, 2011  
OSUNKOYA, O.O.; ASH, J.E. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. **Australian Journal of Botany**, v.39, p.591-605, 1991.

PARK, B.S.; LEE, K.G.; SHIBAMOTO, T.; LEE, S.E.; TAKEOKA, G.R. Antioxidant activity and characterization of volatile constituents of *Tabebuia impetiginosa* Martius ex DC). **J. Agric. Food Chem.**, v.51, p.295-300, 2003.

PEIXOTO, C.P.; CRUZ, T.V.; PEIXOTO, M.F.S.P. Análise Quantitativa do Crescimento de Plantas: Conceitos e Prática. **Enciclopédia Biosfera**, Goiânia, v.7, p. 51-76, 2011.

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

REZENDE, J. O. **Recôncavo Baiano, berço da universidade federal segunda da Bahia: passado, presente e futuro**. Salvador: P&A, 2004, 194 p.

RIBEIRO, L. P.; SANTOS, D. M. B.; LIMA NETO, I. A.; BARBOSA, M. F.; CUNHA, T. J. F. Levantamento detalhado dos solos, capacidade de uso e classificação de terras para irrigação da Estação de Plasticultura da Universidade Federal da Bahia/Politeno em Cruz das Almas (BA). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v.19, p.105-113, 1995.

SANTOS, D.L.; SUGAHARA,V.Y.; TAKAKI, M. Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Tabebuia serratifolia* (Vahl)Nich, *Tabebuia chrysotrichia* (Mart.exDC.) Standl. e *Tabebuia róseo-alba* (Ridl)Sand-Bignoniaceae. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v.15, p.87-92, 2005.

SCALON, S.P.Q.; SCALON FILHO, H.; RIGONI, M.R. VERALDO, F. Germinação e crescimento de mudas de pitangueira (*Eugenia uniflora* L.) sob condições de sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.23, p.652-655, 2001.

SEEMANN, J.R. Light adaptation/acclimation of photosynthesis and the regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in sun and shade plants. **Plant Physiology**, v.91, p.1-18, 1992.

SIEBENEICHLER, S. C.; FREITAS G. A.; SILVA, R. R.; ADORIAN G. C.; CAPELLARI, D. Características morfofisiológicas em plantas de *Tabebuia heptaphylla* (vell.) tol. em condições de luminosidade. **Acta Amazônica**. v.38, p.467-472, 2008.

SILVA, R. R; FREITAS, G.A; VAZ DE MELO; PIETRALONGA, A.G; AGUIAR, R. W. S.; PELUZIO, J.M.; NASCIMENTO, I. R. Potencial de desenvolvimento inicial da *Aspidosperma polyneuron* Müll em projetos de recuperação de área degradada na região sudeste da Amazônia Legal. **Revista Brasileira de Tecnologia Aplicada nas Ciências Agrárias**, v.2, p.71-78, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 819p.

VALLADARES F.; CHICO, J.M.; ARANDA, I.; BALAGUER, L.; DIZENGREMEL, P.; MANRIQUE, E.; DREYER, E. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. **Trees**, Berlin, v.16, p.395-403, 2002.

VÁZQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. **Ann. Review in Ecology and Systematics**, v.24, p.69-87, 1993.

WALTERS, M.B; FIELD, C.B. Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. **Oecologia**, v.72, p.449-456, 1987.

WIEBEL, J.; CHACKO, E. K.; DOWNTOWN, W. J. S. e LUDDERS, P. Influence of irradiance on photosynthesis, morphology and growth of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) seedlings. **Tree Physiology**, Vitoria, v.14, p. 263-274, 1994.

## CAPÍTULO 2

### **PLASTICIDADE FISIOLÓGICA E ANATÔMICA DE *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ<sup>1</sup>**

---

<sup>1</sup>Artigo que será submetido ao Comitê Editorial do periódico científico Photosynthetica

## **PLASTICIDADE FISIOLÓGICA E ANATÔMICA DE *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo EM AMBIENTES CONTRASTANTES DE LUZ**

Autora: Viviane Peixoto Borges

Orientadora: Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa

Co-orientador: Rogério Ferreira Ribas

**RESUMO:** Neste trabalho, foi investigada a plasticidade fisiológica e anatômica de plantas jovens de *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo (Ipê-roxo-de-sete-folhas) crescendo sob condições naturais de clareira e sub-bosque, e condições controladas sob 70% de sombreamento e pleno sol. Para tal, foi avaliado o efeito dos distintos regimes de luz sobre parâmetros de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, fotoproteção, pigmentos cloroplastídicos e características anatômicas foliares. Em ambiente natural, as plantas da clareira apresentaram melhores características fisiológicas com valores superiores de taxa fotossintética, condutância estomática, rendimento quântico efetivo do fotossistema II e taxa de transporte de elétrons. Em condições controladas, os parâmetros de fluorescência da clorofila e trocas gasosas foram semelhantes entre as plantas sob sombreamento e pleno sol, com exceção da relação entre a concentração interna e ambiente de CO<sub>2</sub>, maior nas plantas sob pleno sol. Sintomas de fotoinibição e danos foto-oxidativos foram observados em plantas crescidas sob pleno sol. As plantas submetidas tanto ao sombreamento natural quanto artificial apresentaram maior teor de clorofila total e clorofila *a* e menor relação carotenóides/clorofila. O estudo da anatomia foliar revelou que a espécie apresenta ajustes anatômicos tanto para maximizar a quantidade de energia absorvida em ambiente de baixa irradiância, quanto para reduzir os danos causados pelo excesso de radiação. Os resultados mostram que o melhor desempenho fisiológico de plantas de *T. heptaphylla* durante o crescimento inicial é obtido em condições intermediárias de luz.

**Palavras-chave:** Ipê-roxo-de-sete-folhas, fotossíntese, clorofila, aclimação, sub-bosque

## **ANATOMICAL AND PHYSIOLOGICAL PLASTICITY OF *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo IN CONTRASTING LIGHT ENVIRONMENTS**

Author: Viviane Peixoto Borges

Aadvisor: Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa

Co-aadvisor: Rogério Ferreira Ribas

**ABSTRACT:** In this study we investigated the anatomical and physiological plasticity of young plants of *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo (Ipê-roxo) growing under natural conditions of gap and understory and growing under controlled conditions of 70% shade and full sun. For this purpose, was evaluated the effect of different light regimes on leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence, photoprotection, chloroplastidic pigments and anatomical characteristics of leaves. In natural environment, plants of the gap had better physiological characteristics with higher values of photosynthetic rate, stomatal conductance, effective quantum yield of photosystem II and electron transport rate. In controlled conditions, the parameters of chlorophyll fluorescence and gas exchange were similar between the plants under shade and full sun, except for the ration between the internal and environment concentrations of CO<sub>2</sub>, with higher results in plants under full sun. Symptoms of photoinhibition and photo-oxidative damage were observed in plants grown under full sun. Plants grown in both natural and artificial shading had higher concentration of total chlorophyll and chlorophyll *a*, also lower ratio carotenoids/chlorophyll. The leaf anatomy study revealed that the species has anatomical adjustments to maximize the amount of energy absorbed in an environment of low irradiance and also to reduce the damage caused by excessive radiation. The results show that the best physiological performance of plants of *T. heptaphylla* during the initial growth is obtained in intermediate conditions of light.

**Key words:** Ipê-roxo-de-sete-folhas, chlorophyll, photosynthesis, acclimation, understory

## INTRODUÇÃO

As formações florestais do Brasil, em geral, vêm sofrendo níveis significativos de degradação. Para atenuar esses problemas ambientais, torna-se necessário o desenvolvimento de estudos e programas para a regeneração desses ambientes degradados (Lima Júnior et al., 2005), principalmente com pesquisas que avaliem as características fisiológicas de espécies florestais nativas, visando adequação no manejo e êxito no processo de restauração.

O grau de complexidade estrutural de uma floresta implica em grande heterogeneidade quanto ao regime de luz, definindo ambientes mais ou menos iluminados, e este fator influencia diretamente a dinâmica florestal (Hogan & Machado, 2002). A quantidade de energia radiante que chega ao sub-bosque das florestas tropicais além de ser muito variável tanto espacial como temporal, é extremamente baixa, variando entre 0,1 a 1,9% do total de energia que chega ao dossel, chegando até 2,0% contando com 'sunflecks' (fachos de luz direta) (Bazzaz & Pickett, 1988).

A luz, especialmente nos planos qualitativo e quantitativo, age regulando vários processos do desenvolvimento vegetal, como a taxa de fotossíntese, biossíntese de pigmentos e anatomia foliar (Schluter et al., 2003). Em resposta a diferentes regimes de luz, as plantas crescidas em locais sombreados apresentam uma série de características distintas, tanto no aspecto fisiológico quanto morfológico, daquelas desenvolvidas sob maior intensidade luminosa.

Taxa fotossintética, condutância estomática, teor de clorofilas, taxa de transporte de elétrons e espessura dos parênquimas, são algumas características que variam em resposta à irradiância. Com base nesses padrões de resposta à luz, é possível identificar sob qual intensidade luminosa a espécie apresenta melhor desenvolvimento, além de determinar o seu grau de plasticidade.

Plasticidade fenotípica refere-se a mudanças que ocorrem em características funcionais e estruturais dos indivíduos em resposta aos fatores ambientais a que estão expostos, e ela é essencial para que os organismos possam sobreviver em ambientes heterogêneos ou sob condições ambientais variáveis (Sultan, 2003; Corrêa, 2004; Sabbi et al., 2010).

O conhecimento das respostas anatômicas e fisiológicas de espécies florestais nativas aos fatores do meio contribui para a escolha adequada das

espécies a serem utilizadas em projetos de restauração. Saber como estas se comportam e se aclimatam frente a variáveis ambientais pode indicar ou não se determinada espécie é adequada para determinado local, já que o fracasso de muitos projetos de restauração ocorrem devido a escolha inadequada das espécies utilizadas (Sabbi et al., 2010).

*Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo (ipê-roxo ou ipê-roxo-de-sete-folhas) é uma Bignoniaceae arbórea, nativa, muito empregada no paisagismo urbano e indicada em programas de restauração de ecossistemas florestais. Ao longo de décadas, a espécie foi explorada pela alta qualidade de sua madeira, que possui elevada durabilidade e resistência ao ataque de cupins. Apresenta propriedades medicinais como atividade analgésica, antiinflamatória, anticoagulante e anticancerígena (Falkenberg et al., 1999; Lorenzi, 2002; Higa, 2006). Em relação a seu comportamento sucessional, Carvalho (2003), cita que a espécie é do tipo secundária tardia, enquanto que Longhi (1995) afirma que é uma espécie secundária tardia passando a clímax.

Diante do exposto, este estudo objetivou avaliar a plasticidade fisiológica e anatômica de plantas jovens de *Tabebuia heptaphylla* crescendo sob condições naturais de clareira e sub-bosque e condições controladas sob 70% de sombreamento e pleno sol.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Foram realizados dois experimentos independentes, um na Mata da Cazuzinha – fragmento de Mata Atlântica classificada como floresta de transição tropical subperenifólia/subcaducifólia e o outro no *campus* do Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia (UFRB), ambos localizados no município de Cruz das Almas, BA. O município está situado no Recôncavo Baiano, a 12°40'19" de latitude Sul, 39°06'22" de longitude Oeste de Greenwich e 220 m de altitude. O clima é tropical quente e úmido, com pluviosidade média anual de 1170 mm, com variações entre 900 e 1300 mm, sendo os meses de março a agosto os mais chuvosos e de setembro a fevereiro os mais secos. A temperatura média anual é de 24,5° C e

umidade relativa de 80% (Rezende, 2004). O solo é classificado como Latossolo Amarelo Álico distrocoeso, de textura argilosa e relevo plano (Ribeiro et al., 1995).

Cada experimento foi constituído de dois tratamentos quanto à irradiância. Em ambiente natural (Mata da Cazuzinha), os tratamentos foram clareira e sub-bosque, e em condições controladas (UFRB) foram avaliados os tratamentos 70% de sombreamento (obtido por meio do uso de tela preta do tipo sombrite) e pleno sol.

Em cada tratamento, as sementes foram semeadas em bandejas plásticas contendo areia lavada. Aos 35 dias após a emergência (DAE), plântulas apresentando cotilédones e ao menos um par de folhas primárias foram transplantadas para vasos plásticos com volume de 1,7 l e mantidas nos mesmos tratamentos. Os vasos foram acondicionados em buracos de 20 cm de profundidade e 12 cm de largura, visando maior conservação da umidade. No experimento na Mata da Cazuzinha foi utilizado o solo do próprio local, retirado da profundidade de 0 a 20 cm e homogeneizado. Em ambiente controlado, utilizou-se o substrato comercial Vivatto (Technes Agrícola Ltda). A diferença de substratos nos experimentos foi para reforçar o estudo da regeneração da espécie no ambiente natural de ocorrência, e em condições controladas visando a produção de mudas. A rega das plantas foi realizada sempre que necessário, geralmente, em dias alternados nas condições naturais e diariamente nas condições controladas. A análise química do solo e do substrato encontra-se no Anexo 1.

Os experimentos foram do tipo inteiramente casualizado, onde cada tratamento foi constituído por 40 plantas, sendo considerada cada planta uma repetição. As avaliações foram realizadas em 10 plantas/tratamento aos 130 DAE na Mata e 120 DAE na UFRB. Os parâmetros avaliados foram:

### *Trocas gasosas*

As taxas de assimilação líquida de carbono ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e a razão entre a concentração interna e ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ), foram medidas em sistema aberto por meio de um sistema de medição de trocas gasosas portátil LCpro<sup>+</sup> (ADC Bioscientific Ltd., England) equipado com uma fonte de luz azul/vermelho. As medidas foram realizadas das 8:00 às 12:00 h, sob luz

saturante artificial de  $1.000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e c\u00e2mara foliar ajustada para trabalhar com concentra\u00e7\u00e3o de  $\text{CO}_2$ , temperatura e vapor de  $\text{H}_2\text{O}$  sob condi\u00e7\u00f5es do ambiente. Ap\u00f3s a fotoss\u00edntese l\u00edquida ter atingido valor constante, foram realizados quatro registros por folha, um a cada 60s, sendo a m\u00e9dia destes registros considerada uma medida.

As curvas de resposta fotossint\u00e9tica em fun\u00e7\u00e3o da intensidade luminosa foram avaliadas em oito n\u00edveis de densidade de fluxo de f\u00f3tons (DFF) (0, 43, 87, 217, 435, 870, 1305 e 1740), em ordem decrescente com intervalos de 120s entre cada leitura.

#### *Fluoresc\u00eancia da clorofila "a"*

As medidas de fluoresc\u00eancia da clorofila *a* foram obtidas utilizando um fluor\u00f4metro port\u00e1til modulado OS5p (Opti-Sciences, Hudson, USA). O rendimento qu\u00e2ntico potencial do fotossistema II (FSII) (Van Kooten e Snel, 1990) foi calculado ap\u00f3s 30 minutos de adapta\u00e7\u00e3o ao escuro como  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ , em que  $F_0$  \u00e9 a fluoresc\u00eancia m\u00ednima, excitada por uma luz vermelha modulada de baixa intensidade ( $0,03 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e  $F_m$  \u00e9 a fluoresc\u00eancia m\u00e1xima obtida pela aplica\u00e7\u00e3o de um pulso de 0,8s de luz act\u00ednica saturante ( $>6000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). Os rendimentos das vias competitivas de desexcita\u00e7\u00e3o da energia absorvida no FSII: rendimento qu\u00e2ntico efetivo,  $Y(\text{II})$ ; rendimento qu\u00e2ntico de dissipa\u00e7\u00e3o regulada,  $Y(\text{NPQ})$ ; e o rendimento qu\u00e2ntico de dissipa\u00e7\u00e3o n\u00e3o-regulada,  $Y(\text{NO})$ ; foram determinados de acordo com Kramer et al. (2004) e Klughammer & Schreiber (2008). O  $Y(\text{II})$  foi utilizado para estimar a taxa aparente de transporte de el\u00e9trons (ETR) de acordo com Bilger et al. (1995):  $\text{ETR} = Y(\text{II}) \times \text{DFF} \times 0,5 \times 0,84$ , onde DFF \u00e9 a densidade de fluxo de f\u00f3tons ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) incidente sobre a folha, 0,5 o valor correspondente \u00e0 fra\u00e7\u00e3o da energia de excita\u00e7\u00e3o distribu\u00edda para o fotossistema II (FSII) (Laisk & Loreto, 1996), e 0,84 o valor correspondente \u00e0 fra\u00e7\u00e3o de luz incidente que \u00e9 absorvida pelas folhas (Ehleringer, 1981).

Para determina\u00e7\u00e3o da capacidade de fotoprote\u00e7\u00e3o e a suscetibilidade \u00e0 fotoinibi\u00e7\u00e3o ao excesso de radia\u00e7\u00e3o, dez plantas/tratamento foram aclimatadas ao escuro por 24 horas e ent\u00e3o expostas por 60 minutos a uma DFF com intensidade superior a  $1500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Ap\u00f3s esse per\u00edodo, os coeficientes de extin\u00e7\u00e3o dependente de energia ( $qE$ ), estado de transi\u00e7\u00e3o ( $qT$ ) e fotoinibit\u00f3rio ( $qI$ )

do excesso de energia absorvida foram determinados usando-se a cinética de relaxamento de  $F_m$ , submetendo-se as folhas a pulsos de luz actínica saturante ( $0,8s$  de  $6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em intervalos de 1, 5 e 20 min de aclimação ao escuro, em que foram obtidos os valores de  $F_m'1$ ,  $F_m'5$  e  $F_m'20$ , respectivamente. Diante desses valores, foram calculadas as variáveis  $nF1$  ( $F_m - F_m'1$ ),  $nF5$  ( $F_m - F_m'5$ ) e  $nF20$  ( $F_m - F_m'20$ ) que, por sua vez, foram utilizadas para determinar os valores de  $qE$ ,  $qT$  e  $qI$  (Lichtenthaler et al., 2005).

### *Conteúdo de pigmentos cloroplastídicos*

Os teores de clorofila e carotenóides foram determinados segundo o método proposto por Hiscox & Israelstam (1979). Foram retirados discos foliares de área conhecida ( $0,3927 \text{ cm}^2/\text{disco}$ ) e imediatamente imersos em 5 mL de dimetilsulfóxido (DMSO), em tubos vedados e envoltos em papel alumínio. Os tubos foram mantidos no escuro em temperatura ambiente por um período de aproximadamente 48 horas. Após a extração, a absorbância das amostras foi determinada a 480, 649 e 665 nm com o auxílio do Espectrofotômetro Digital Ultravioleta Microprocessado - Q798U2M. O cálculo dos teores de clorofila e carotenóides, expressos em  $\text{mg.g}^{-1}$ , foi realizado de acordo com as equações propostas por Wellburn (1994) para extratos em DMSO.

### *Estudo anatômico*

Folhas completamente expandidas foram coletadas e fixadas em FAA (formalina, ácido acético, álcool etílico 50%, 1:1:18 v/v) por 24 horas (Johansen 1940), submetido a vácuo em dessecador durante o processo de fixação e estocados em álcool etílico 70%.

As peças foram isoladas e transferidas para álcool butílico terciário 70, onde permaneceram por aproximadamente sete dias, desidratadas em série butílica e incluídas em parafina histológica (Histosec/Merck) (Johansen, 1940). Secções seriadas transversais e longitudinais com espessura de aproximadamente  $14\mu\text{m}$  foram realizadas com uso de um micrótomo rotativo. As secções foram coradas com safranina alcoólica 1,5% e azul de astra aquoso 1%

(Gerlarch 1969) e as lâminas permanentes montadas em resina sintética (Permout/Fisher).

As fotomicrografias foram obtidas em microscópio Olympus BX51 equipado com câmera digital Olympus E330. As escalas das figuras foram obtidas através da projeção de uma lâmina micrométrica fotografada/digitalizada nas mesmas condições ópticas das demais ilustrações.

#### *Análise dos dados*

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e teste F a 5% de probabilidade. Foi utilizado o programa Statistica 7.0 (Statsoft Inc., USA) para comparação das médias e o SigmaPlot V.8 (SPSS Inc., USA) para elaboração dos gráficos.

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

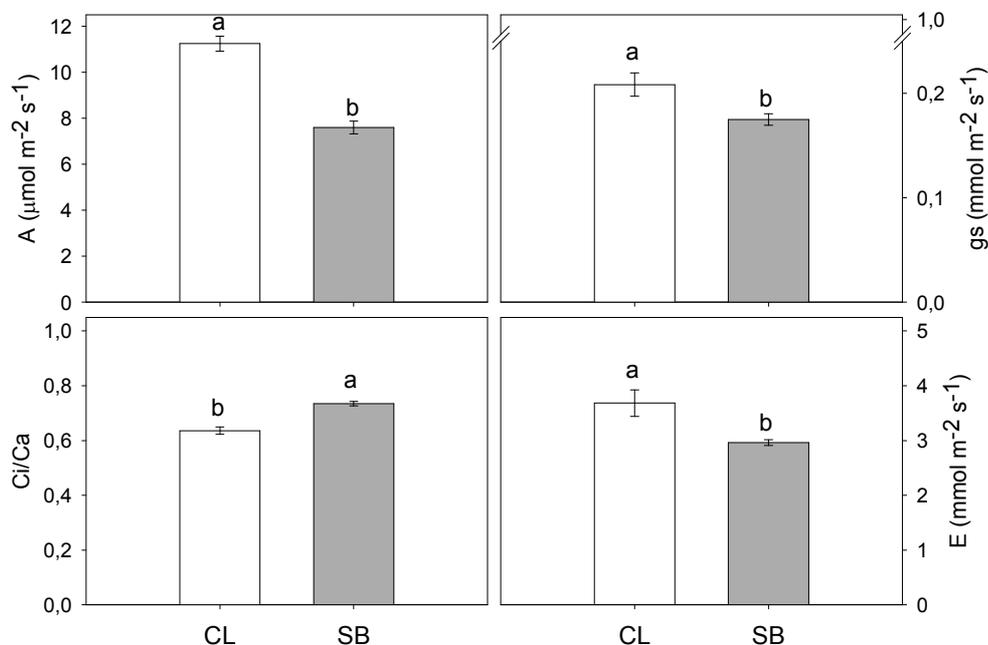
### **Trocas gasosas**

#### *Ambiente natural*

Os resultados obtidos mostram que a espécie apresenta redução na assimilação de CO<sub>2</sub> quando submetida ao sombreamento imposto pelo dossel florestal. A taxa fotossintética foi significativamente menor nas plantas crescidas no sub-bosque, estando relacionada com a menor condutância estomática apresentada por estas plantas (Figura 1). A taxa de transpiração também foi inferior nas plantas do sub-bosque em relação às da clareira.

Os principais fatores ambientais que causam variações na condutância estomática são a luz e a umidade do solo e do ar (Landsberg, 1986). Uma vez que não houve restrição hídrica, o movimento estomático foi influenciado pela intensidade luminosa e, por tal razão, as plantas sob menor irradiância (sub-bosque) apresentaram menor condutância estomática. Fator este que também pode ocorrer em função de uma menor densidade de estômatos encontrada em folhas desenvolvidas sob condições de sombreamento (Fetcher et al., 1983).

Ribas (2006), estudando a plasticidade fotossintética de oito espécies arbóreas em ambientes de clareira e sub-bosque, obteve resultados semelhantes, em que as plantas do sub-bosque apresentaram menores taxas de assimilação de  $\text{CO}_2$  e de transpiração que as da clareira.



**Figura 1.** Valores médios da taxa fotossintética ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), relação entre a concentração interna e ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) e transpiração ( $E$ ) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de clareira (CL) e sub-bosque (SB) na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

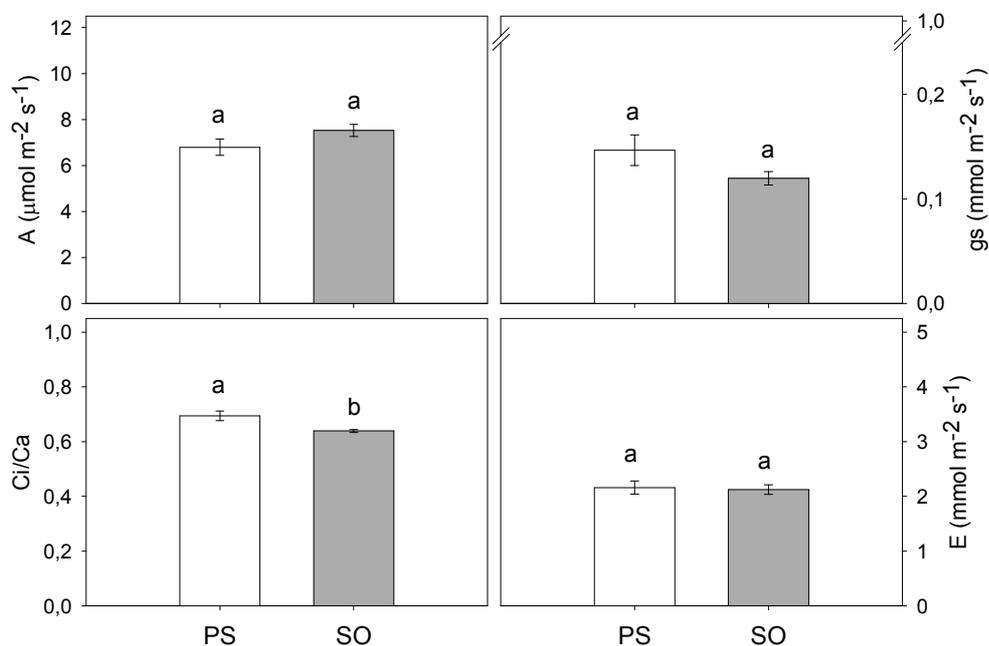
A relação entre a concentração interna e atmosférica de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) integra as respostas estomáticas e metabólicas do processo fotossintético. Normalmente a concentração de  $\text{CO}_2$  no ambiente é constante e a concentração interna varia em função da demanda de  $\text{CO}_2$  no mesófilo (Mott, 1988). As plantas do sub-bosque apresentaram relação  $C_i/C_a$  superior às plantas da clareira. Este aumento pode estar associado à inibição da capacidade de redução do carbono em nível do ciclo de Calvin, devido à baixa intensidade luminosa, já que a luz provoca alterações iônicas no estroma que aumentam a atividade de enzimas-chave do ciclo de Calvin (Heldt, 1979).

#### *Ambiente controlado*

As plantas sob pleno sol e 70% de sombreamento apresentaram valores semelhantes de taxa fotossintética, condutância estomática e transpiração (Figura 2).

Em geral, plantas submetidas a uma maior densidade de fluxo de fótons (DFF) apresentam maior capacidade fotossintética que aquelas sombreadas. Porém, sob condição de elevada irradiância, as plantas, principalmente as não-pioneiras, podem absorver densidades de fluxo de fótons além daquelas requeridas para a fixação de CO<sub>2</sub>. Esse excesso de luz absorvida pode resultar num decréscimo da eficiência e/ou da capacidade máxima fotossintética e em danos foto-oxidativos ao maquinário fotossintético, processo denominado fotoinibição (Long et al., 1994).

As semelhantes taxas fotossintéticas nos dois tratamentos, associada à não variação da condutância estomática, demonstram que as plantas sob pleno sol poderiam estar fotoinibidas. Foi observado, inclusive, que a exposição à alta irradiância causou danos foto-oxidativos nas folhas, caracterizados por manchas não definidas de coloração amarronzada (Dados não apresentados).



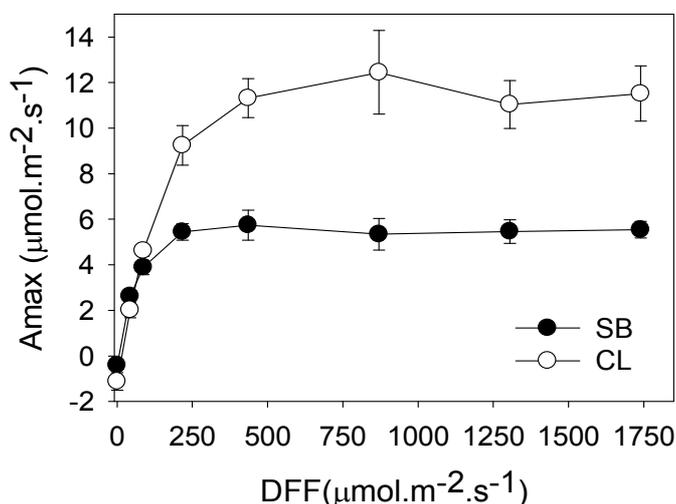
**Figura 2.** Valores médios da taxa fotossintética ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), relação entre a concentração interna e ambiente de CO<sub>2</sub> ( $C_i/C_a$ ) e transpiração ( $E$ ) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob pleno sol (PS) e 70% de sombreamento (SO) na UFRB, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

Os tratamentos promoveram variação significativa apenas para a relação  $C_i/C_a$ , sendo superior nas plantas sob pleno sol. O aumento na relação  $C_i/C_a$  nas plantas sob pleno sol pode ter ocorrido como consequência de danos fotoinibitórios ao fotossistema II (FSII). Em condição de luz saturante, a alta temperatura inibe a assimilação de  $CO_2$  pelo decréscimo do estado de ativação da Rubisco via inibição da Rubisco ativase (Law & Crafts-Brandner, 1999) ou pela limitação no transporte de elétrons e redução na capacidade de regeneração da ribulose 1,5 bifosfato (Wise et al., 2004).

### Curva de resposta fotossintética em função da irradiância

#### *Ambiente natural*

As curvas da assimilação de  $CO_2$  em resposta à densidade de fluxo de fótons encontram-se na Figura 3. Observa-se que as plantas mantidas na clareira apresentaram maior capacidade máxima fotossintética ( $A_{max}$ ) que as plantas do sub-bosque.



**Figura 3.** Curva de resposta fotossintética ( $A_{max}$ ) à densidade de fluxo de fótons (DFF) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de clareira (CL) e sub-bosque (SB) na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA. Barras representam o erro padrão da média.

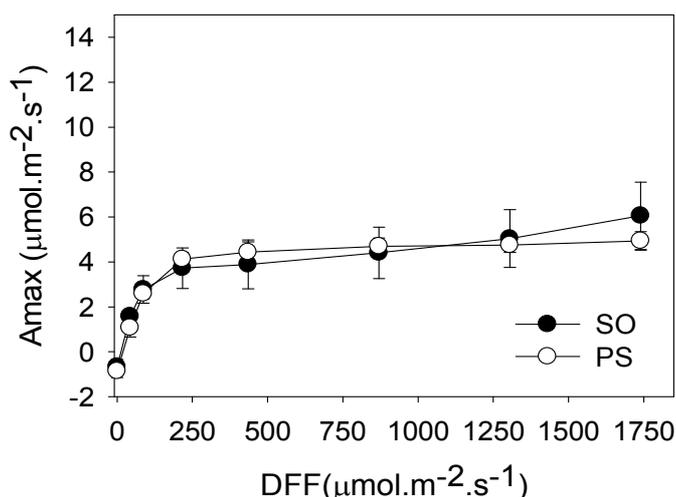
Este resultado demonstra que a espécie apresenta plasticidade fisiológica, para estas condições, por elevar a capacidade fotossintética conforme algum

incremento na irradiância. As plantas da clareira apresentaram taxa de fotossíntese significativamente crescente até  $435 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , enquanto as plantas crescidas no sub-bosque apresentaram saturação luminosa sob  $217 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

A maior plasticidade de regular a  $A_{\text{max}}$  pode representar uma vantagem para as plantas que crescem em clareiras e bordas da floresta. Conforme ocorre o aumento na densidade da vegetação nesses locais, estas plantas podem vivenciar algum grau de sombreamento e a maior flexibilidade de ajuste da  $A_{\text{max}}$  pode definir a habilidade de persistência e competição com outras plantas de crescimento rápido e garantir a sobrevivência do indivíduo (Strauss- Debenedetti & Bazzaz, 1996).

#### *Ambiente controlado*

As plantas sob pleno sol e 70% de sombreamento apresentaram valores de  $A_{\text{max}}$  semelhantes em resposta à intensidade luminosa (Figura 4). Este resultado indica que a espécie apresenta plasticidade fotossintética limitada quando submetida a maiores intensidades luminosas, demonstrando menor capacidade de aclimação à alta irradiância e maior susceptibilidade à fotoinibição.



**Figura 4.** Curva de resposta fotossintética ( $A_{\text{max}}$ ) à densidade de fluxo de fótons (DFF) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob pleno sol (PS) e 70% de sombreamento (SO) na UFRB, Cruz das Almas, BA. Barras representam o erro padrão da média.

Apesar da espécie não apresentar maior  $A_{\max}$  em plantas sob radiação plena, as taxas fotossintéticas atingidas estão de acordo com o indicado por Bazzaz e Pickett (1980), onde, as espécies tardias sob alta irradiância apresentam  $A_{\max}$  entre 1,38 e 9,4  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

## **Fluorescência da clorofila a**

### *Ambiente natural*

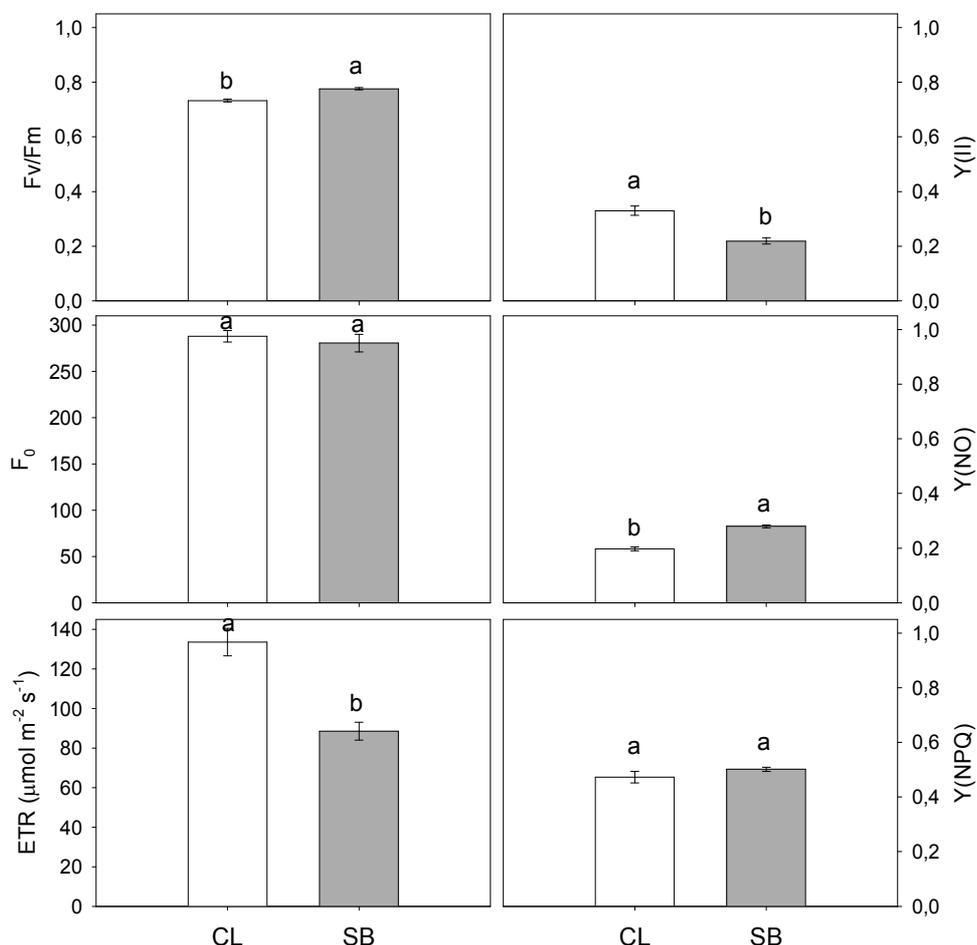
Segundo Falqueto et al. (2007), a absorção e uso da energia luminosa pelos vegetais podem ser estimados através da análise da fluorescência da clorofila. Como pode ser observado na Figura 5, o regime de luz promoveu efeito significativo sobre a maioria dos parâmetros relacionados com a fluorescência da clorofila a, exceto para a fluorescência mínima ( $F_o$ ) e o rendimento quântico de dissipação regulada,  $Y(\text{NPQ})$ , que representa a proporção do excesso de radiação luminosa absorvida dissipada termicamente.

A razão  $F_v/F_m$  é uma estimativa da eficiência quântica máxima da atividade fotoquímica do FSII, quando todos os centros de reação estão abertos (Baker & Rosenqvist, 2004), ou seja, o  $F_v/F_m$  refere-se à eficiência máxima na qual a luz absorvida pelo FSII é utilizada para induzir o processo fotoquímico (Björkman & Demmig, 1987). As plantas do sub-bosque apresentaram maior  $F_v/F_m$  em comparação as plantas da clareira, o que é uma característica desejável em um ambiente com baixa disponibilidade de luz.

Entretanto, o rendimento quântico efetivo do FSII ( $Y_{II}$ ) nas plantas da clareira foi 51% maior que nas plantas do sub-bosque. Este maior rendimento está relacionado com o incremento de 39,7% na taxa de transporte de elétrons (ETR) e com o decréscimo de 29,4% no valor do rendimento quântico de dissipação não-regulado ( $Y(\text{NO})$ ) das plantas da clareira em relação as sub-bosque.

Segundo Björkman & Demmig-Adams (1994), a taxa de transporte de elétrons, associada à regeneração da ribulose-1,5-bifosfato (RuBP), aumenta proporcionalmente com a DFF, uma vez que há uma maior disponibilidade de energia de excitação dos fotossistemas. Em relação ao  $Y(\text{NO})$ , Klughammer &

Schreiber (2008) citam que este parâmetro reflete a fração da energia que é dissipada na forma de calor e fluorescência (perdas constitutivas) principalmente quando os centros de reação do FSII estão fechados ou danificados.



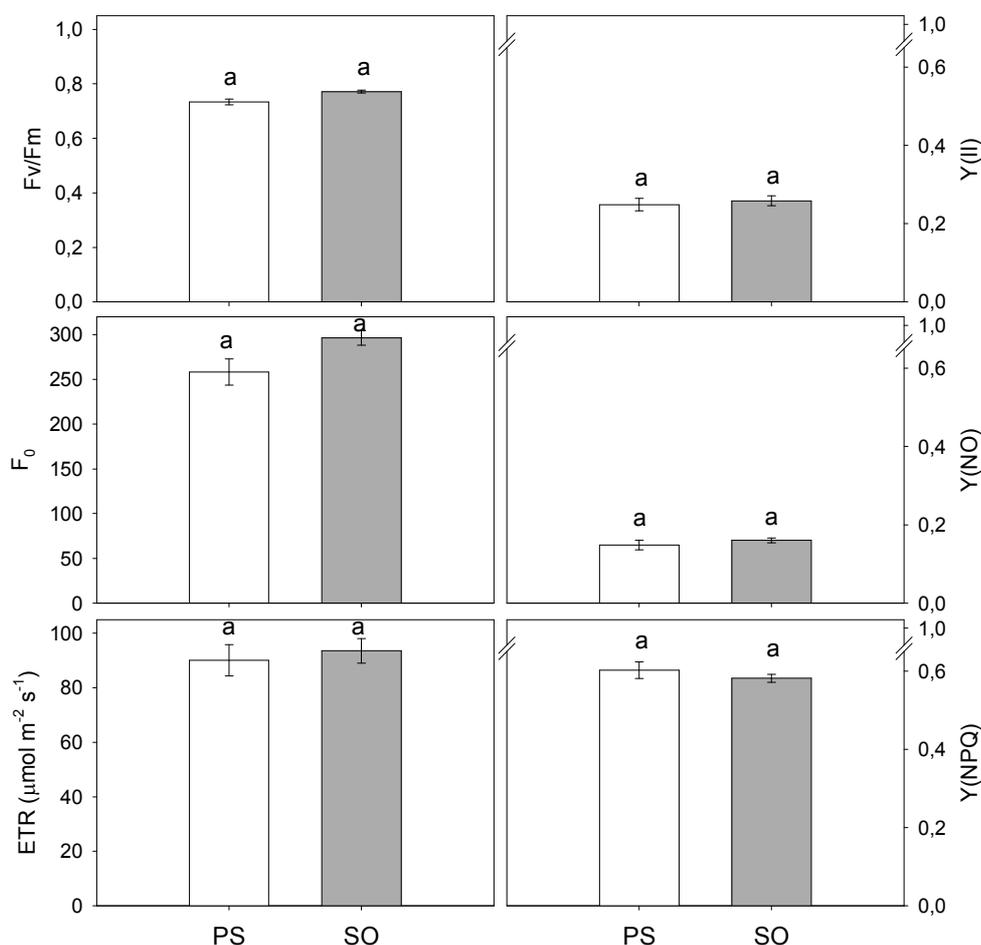
**Figura 5.** Valores médios do rendimento quântico máximo do FS II (Fv/Fm), rendimento quântico efetivo do FSII (YII), fluorescência mínima (F<sub>0</sub>), rendimento quântico de dissipação não-regulada (Y(NO)), taxa de transporte de elétrons (ETR) e rendimento quântico de dissipação regulada (Y(NPQ)) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de clareira (CL) e sub-bosque (SB) na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

#### Ambiente controlado

Conforme observado na Figura 6, a diferença na intensidade luminosa entre os tratamentos pleno sol e 70% de sombreamento não proporcionou variação significativa nos parâmetros relacionados à fluorescência da clorofila a.

Verifica-se, desta forma, que plantas de *T. heptaphylla* apresentam rendimentos fotossintéticos, perdas constitutivas e mecanismos de dissipação térmica e transporte de elétrons semelhantes entre pleno sol e 70% de sombreamento.

Este resultado indica que a espécie apresenta reduzida plasticidade em se ajustar fisiologicamente a ambientes com elevada irradiância. Esta menor capacidade de aclimação de espécies tolerantes à sombra a altas irradiâncias, também foi verificada por outros autores (Griffin et al., 2004; Ribeiro et al., 2005; Santos et al., 2006; Silva, 2010).



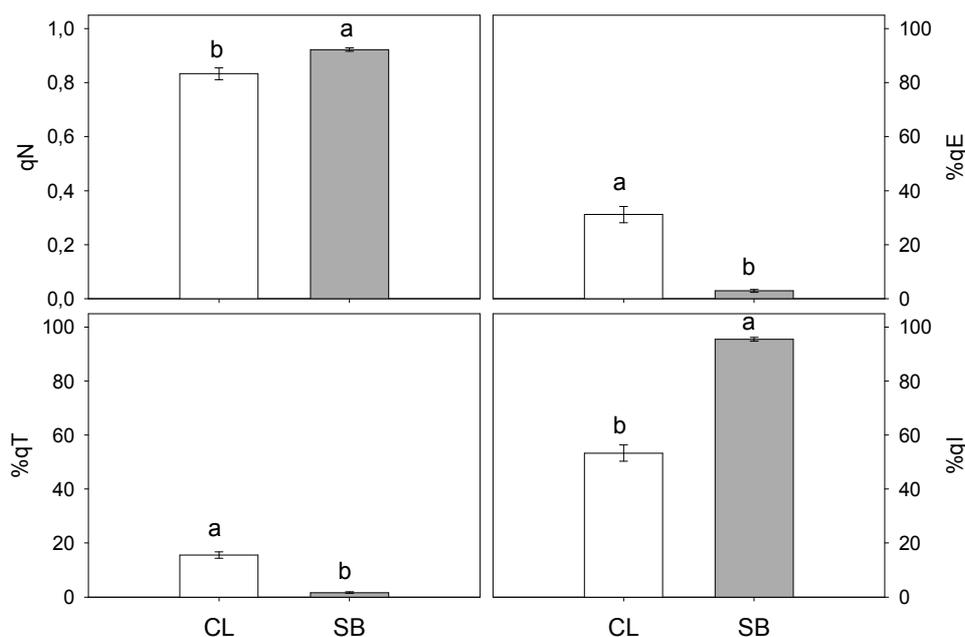
**Figura 6.** Valores médios do rendimento quântico máximo do FS II (Fv/Fm), rendimento quântico efetivo do FSII (YII), fluorescência mínima (F<sub>0</sub>), rendimento quântico de dissipação não-regulada (Y(NO)), taxa de transporte de elétrons (ETR) e rendimento quântico de dissipação regulada (Y(NPQ)) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob pleno sol (PS) e 70% de sombreamento (SO) na UFRB, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

## Decomposição do coeficiente de extinção não-fotoquímico

### *Ambiente natural*

A dissipação térmica, que protege o maquinário fotossintético contra danos fotoinibitórios é um parâmetro que pode ser medido pela extinção não-fotoquímica da fluorescência ( $qN$ ) (Demmig-Adams et al., 1996; Müller et al., 2001). Este parâmetro pode ser dividido em três componentes de acordo com sua cinética de relaxamento no escuro e que são representados pelo  $qE$  (coeficiente de extinção dependente de energia),  $qT$  (coeficiente de extinção do estado de transição) e o  $qI$  (coeficiente de extinção fotoinibitório) (Daloso, 2009).

A dissipação não-fotoquímica da energia luminosa e a taxa percentual dos seus componentes encontram-se na Figura 7.



**Figura 7.** Coeficiente de extinção não fotoquímica ( $qN$ ), coeficiente de extinção dependente de energia (% $qE$ ), coeficiente de extinção do estado de transição (% $qT$ ) e coeficiente de extinção fotoinibitório (% $qI$ ) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de clareira (CL) e sub-bosque (SB) na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

Todos os parâmetros diferiram estatisticamente entre os tratamentos, sendo que o maior valor de  $qN$  encontrado nas plantas do sub-bosque foi

associado a maiores percentuais de  $q_l$  e menores percentuais de  $q_E$  e  $q_T$ . Observa-se que o  $q_l$  representou 95,5% da dissipação térmica nas plantas do sub-bosque. Este resultado concorda com os encontrados na literatura, em que plantas de sub-bosque apresentam maior susceptibilidade à fotoinibição quando submetidas ao excesso de radiação, além de menor capacidade de recuperação em relação às plantas de ambientes mais abertos (Jonhson et al., 1993; Lovelock et al., 1998; Ribas, 2006).

O valor percentual de  $q_E$  encontrado nas plantas da clareira foi 10 vezes maior ao encontrado nas plantas crescidas no sub-bosque. Este resultado deve-se ao fato do  $q_E$  estar associado a processos fotoprotetores regulados por xantofilas ligadas às proteínas do complexo coletor de luz do fotossistema II (Krause & Weis, 1991; Pérez-Bueno et al., 2008; Frenkel et al., 2009). Desta forma, as plantas sob maior irradiância apresentam maior eficiência de mecanismos fotoprotetores e, conseqüentemente, maior  $q_E$  que aquelas submetidas a elevado sombreamento.

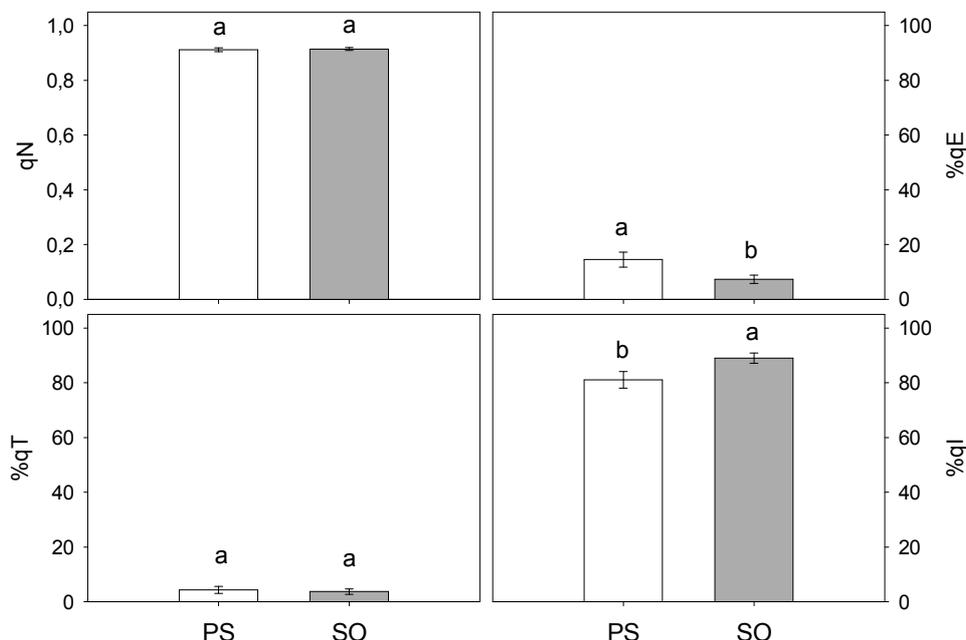
### *Ambiente controlado*

Em geral, as plantas desenvolvidas sob uma alta densidade de fluxo de fótons apresentam elevada capacidade de dissipação do excesso de energia de excitação (Walter, 2005). Segundo Long et al. (1994), sob alta irradiância, até 90% da energia luminosa absorvida, com potencial para ser utilizada na fotossíntese, pode ser dissipada não-fotoquimicamente, como mecanismo de proteção contra possíveis danos ao maquinário fotossintético.

Não houveram diferenças significativas entre os tratamentos para o coeficiente de extinção não-fotoquímico ( $q_N$ ) e ao coeficiente de extinção de estado de transição ( $q_T$ ). Para o coeficiente dependente de energia ( $q_E$ ), as plantas sob pleno sol apresentaram maior valor percentual (Figura 8). Este resultado mostra que, sob pleno sol, há maior ativação de mecanismos fotoprotetores como forma de minimizar os danos causados pelo excesso de luz.

As plantas sombreadas apresentaram maior  $q_l$ , demonstrando 89% de susceptibilidade a fotodanos. Nota-se que as plantas sob pleno sol apesar de apresentarem o dobro de mecanismos fotoprotetores que as plantas sombreadas,

possuem apenas 7% menos de susceptibilidade a fotodanos. Ou seja, mesmo com mecanismos de fotoproteção, as plantas a pleno sol não estão conseguindo dissipar o excesso de energia absorvida de forma a manter a efetividade dos seus processos fotossintéticos.



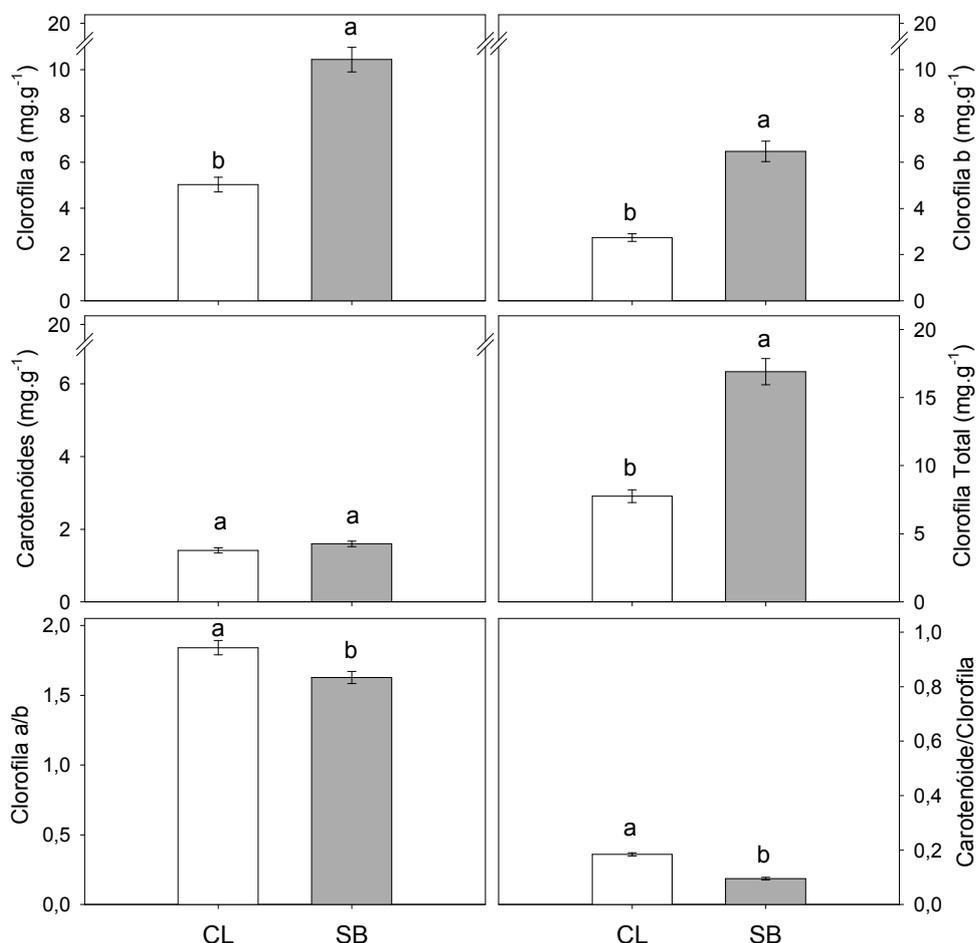
**Figura 8.** Coeficiente de extinção não fotoquímica (qN), coeficiente de extinção dependente de energia (%qE), coeficiente de extinção do estado de transição (%qT) e coeficiente de extinção fotoinibitório (%qI) em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob pleno sol (PS) e 70% de sombreamento (SO) na UFRB, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

## Conteúdo de pigmentos cloroplastídicos

### *Ambiente natural*

Os regimes de luz promoveram efeito significativo para todos os parâmetros relacionados com os pigmentos cloroplastídicos, exceto para o teor de carotenóides (Figura 9). As plantas do sub-bosque apresentaram maior teor de clorofila *a*, clorofila *b* e, conseqüentemente, clorofila total. Por a luz ser um fator limitante em ambiente de sombreamento natural, as plantas possuem maior teor de clorofilas como um mecanismo de adaptação à sombra, já que desta forma há

maior eficiência na captação da luz (Larcher, 2004). Trabalhando com esta mesma espécie, Siebeneichler et al. (2008) também encontraram maior teor de clorofila *a*, *b* e total para as plantas sob sombreamento natural em relação aquelas sob 50% de sombreamento e pleno sol.



**Figura 9.** Teores de Clorofila *a*, clorofila *b*, carotenóides, clorofila total, razão clorofila *a/b* e razão carotenóides/clorofila em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de clareira (CL) e sub-bosque (SB) na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

A razão clorofila *a/b* foi menor nas plantas do sub-bosque, devido ao maior conteúdo de clorofila *b* que estas apresentaram. Este é um mecanismo adaptativo à condição de menor intensidade luminosa, porque a clorofila *b* capta energia de outros comprimentos de onda e a transfere para a clorofila *a*, que efetivamente atua nas reações fotoquímicas da fotossíntese (Scalon et al., 2002).

Os carotenóides são pigmentos que absorvem luz e transferem para a clorofila para uso na fotossíntese e, por tal razão, são denominados pigmentos acessórios. O teor de carotenóides não diferiu entre os tratamentos, porém, a razão carotenóides/clorofila foi significativamente maior nas plantas da clareira em relação às do sub-bosque. Este resultado deve-se ao maior investimento em fotoproteção das plantas sob maior intensidade em comparação àquelas que não estão submetidas à radiação direta, pois, além de atuar na absorção de luz, os carotenóides também atuam como fotoprotetores do sistema fotossintético.

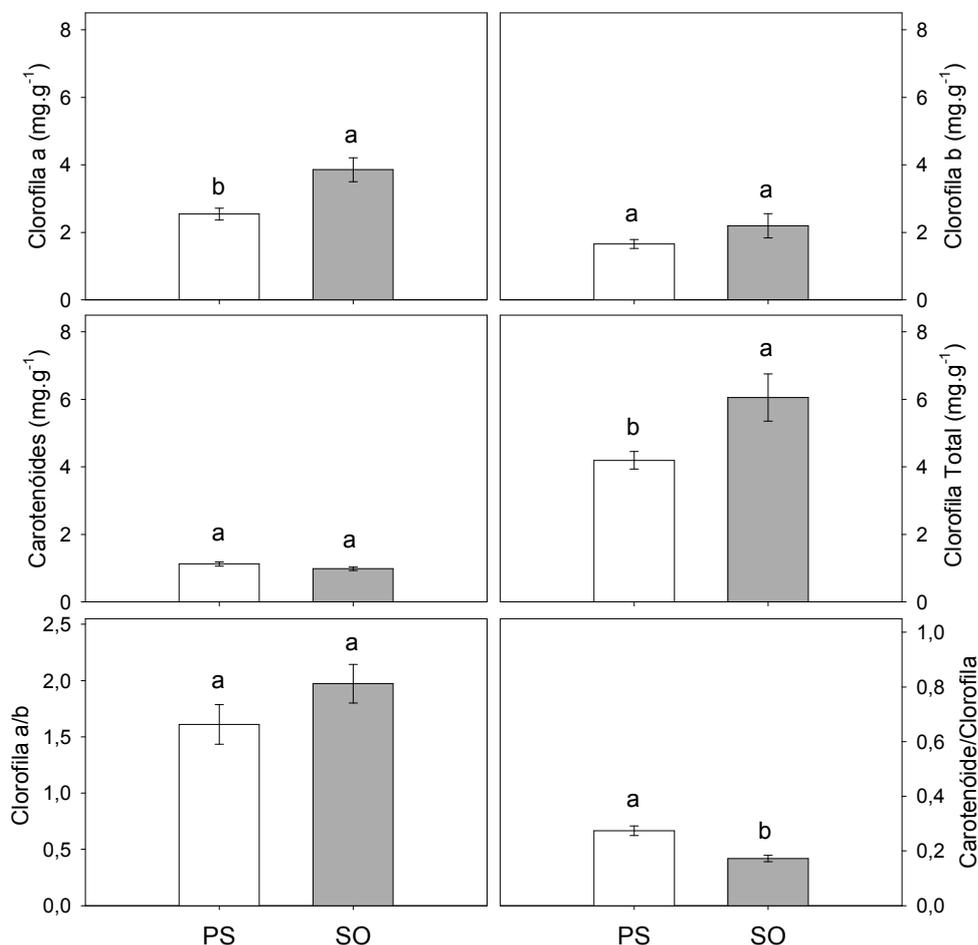
Segundo Cardoso (1997), o mecanismo de fotoproteção envolve a supressão dos estados tripleto da clorofila (que ocorre em condição de radiação solar intensa), evitando a formação de oxigênio singleto ( $^1O_2$ ) (forma de oxigênio altamente tóxica) via sensibilização, ou seja, transferência de energia da clorofila tripleto para o carotenóide. Se houver formação de oxigênio singleto por outros processos, o mesmo pode ser diretamente suprimido pelo carotenóide.

#### *Ambiente controlado*

As plantas cultivadas sob pleno sol apresentaram menor teor de clorofila *a* e clorofila total. Diversos trabalhos, como os de Castro et al. (2005), Lima Júnior et al. (2006), Martins et al. (2009) e Souza et al. (2011), relataram redução no teor de clorofilas em níveis mais elevados de irradiância, principalmente em espécies florestais. Nestas condições, por a luz não ser um fator limitante à fotossíntese, as plantas não necessitam investir em clorofilas como forma de aumentar a capacidade de absorção. Adicionalmente, as clorofilas tendem a ser foto-oxidadas sob alta irradiação devido à formação do oxigênio singleto, que acomete preferencialmente moléculas com duplas ligações, como ácidos graxos insaturados e clorofilas, danificando o sistema de membranas do cloroplasto e o complexo de pigmentos das antenas coletores de luz (Hendry & Price, 1993; Moler et al., 2007),

O teor de clorofila *b* e a razão clorofila *a/b*, não diferiram significativamente entre os tratamentos. Variação significativa foi observada para a razão carotenóide/clorofila, sendo superior nas plantas cultivadas sob pleno sol. Este resultado deve-se a menor proporção de clorofila total nestas plantas e à atuação

dos carotenóides como fotoprotetores do maquinário fotoquímico (Kerbaux, 2008), prevenindo danos fotooxidativos às moléculas de clorofila, quando a planta é submetida a elevada irradiância (Raven et al., 2007).



**Figura 10.** Teores de Clorofila *a*, clorofila *b*, carotenóides, clorofila total, razão clorofila *a/b* e razão carotenóides/clorofila em plantas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob pleno sol (PS) e 70% de sombreamento (SO) na UFRB, Cruz das Almas, BA. Barras indicam o erro padrão da média e letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste F ( $p \leq 0,05$ ).

## Estudo anatômico

### *Ambiente natural*

Muitas espécies florestais têm capacidade de desenvolver folhas com características anatômicas diversas dependendo da luminosidade do ambiente,

resultando nas chamadas folhas de sol e folhas de sombra (Justo et al., 2005; Appezzato-da-Gloria & Carmello-Guerreiro, 2006).

Observa-se na Tabela 1, que as plantas apresentaram alterações anatômicas em função do regime luminoso. Apenas a espessura da face adaxial da epiderme não diferiu entre os ambientes de clareira e sub-bosque, os demais parâmetros foram todos superiores nas plantas da clareira. O mesofilo das plantas da clareira foi 41% mais espesso que o das plantas do sub-bosque. Este resultado deve-se às maiores espessuras dos parênquimas paliçádicos e lacunosos nas plantas sob maior irradiância (clareira). Segundo Terashima et al. (2006), as folhas desenvolvidas em maior intensidade luminosa são mais espessas, com parênquima paliçádico mais desenvolvido do que o parênquima lacunoso e, portanto, maior quantidade de tecido fotossintético por unidade de área.

**Tabela 1.** Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da espessura ( $\mu\text{m}$ ) dos parênquimas paliçádico e lacunoso, do mesofilo e das faces adaxial e abaxial da epiderme de folhas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de clareira (CL) e sub-bosque (SB) na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA.

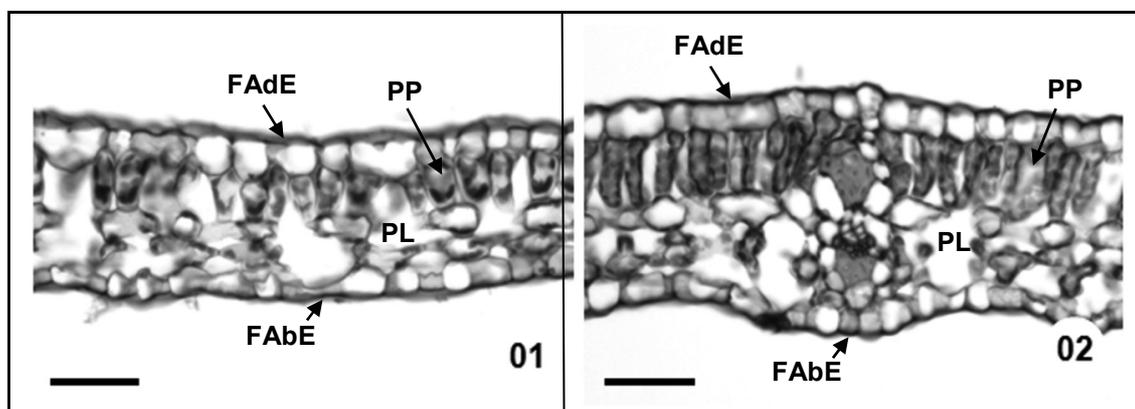
Parâmetros	Tratamento		
	Clareira	Sub-bosque	p-Anova
Parênquima lacunoso	36,1 $\pm$ 4,62	22,4 $\pm$ 1,88	0,000
Parênquima paliçádico	38,15 $\pm$ 5,26	25,7 $\pm$ 1,27	0,000
Mesofilo	77,4 $\pm$ 5,43	44,95 $\pm$ 1,48	0,000
Face adaxial da epiderme	14,65 $\pm$ 2,56	12,57 $\pm$ 5,17	0,269
Face abaxial da epiderme	12,8 $\pm$ 2,54	8,98 $\pm$ 3,72	0,015

p < 0,05 representa diferença significativa entre as médias pelo Teste F.

Os resultados encontrados concordam com o de Ribas (2006) que, ao avaliar cinco espécies florestais, encontrou maior espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso nas plantas desenvolvidas na clareira em relação às desenvolvidas no sub-bosque. Chiamolera et al. (2010) trabalhando com a espécie *Podocarpus lambertii*, também encontraram maior espessura dos parênquimas nas plantas desenvolvidas em áreas abertas em relação às desenvolvidas numa capoeira.

Nos dois ambientes de estudo, as folhas apresentaram apenas uma camada de células do parênquima paliçádico (Figura 11), demonstrando que a maior espessura deste tecido nas plantas da clareira foi devido ao alongamento das células e não à sobreposição de camadas.

Pôde-se verificar que os espaços intercelulares do parênquima lacunoso foram maiores nas plantas do sub-bosque em relação às da clareira. Para Majerowicz (2008) e Dias (2005), o maior espaçamento entre as células lacunosas de folhas de sombra, permite um maior aproveitamento da luz incidente na porção inferior interna do indivíduo, uma vez que os espaços intercelulares geram interfaces ar-água, que refletem e refratam a luz possibilitando a difusão luminosa.



**Figura 11.** Fotomicrografias de seções transversais de folhas de *Tabebuia heptaphylla* aos 130 dias após emergência, em ambiente natural de sub-bosque (01) e clareira (02) na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas, BA. (FAdE = face adaxial da epiderme; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso; FAbE = face abaxial da epiderme). Escala = 150  $\mu$ m.

#### *Ambiente controlado*

Todos os parâmetros anatômicos avaliados diferiram de forma altamente significativa entre os regimes de luz em condições controladas (Tabela 2). Os parênquimas lacunoso e paliçádico das folhas sob pleno sol apresentaram incrementos de 67% e 46,8% em comparação com as plantas sob 70% de sombreamento, respectivamente. Desta forma, o mesofilo foi 35,3% mais espesso nas folhas das plantas de sol que nas plantas de sombra. Segundo Chiamolera et

al. (2010), esse aumento na espessura foliar gera um aumento significativo na dissipação de calor, e isso é um importante fator para a sobrevivência da planta em habitats mais secos e com alta irradiância, onde o superaquecimento e as altas taxas de transpiração são lesivos.

A espessura da epiderme tanto na face adaxial quanto abaxial da folha foi maior nas plantas submetidas a pleno sol. O aumento da espessura na face adaxial relaciona-se com a prevenção de perda de água. Lima Júnior et al. (2006), encontraram maior espessura da face adaxial da epiderme em plantas de *Cupania vernalis* sob pleno sol que sob 70% de sombreamento. No mesmo estudo, também foi observada maior espessura da epiderme abaxial sob pleno sol em relação a 70% de sombreamento, porém, sem variação significativa.

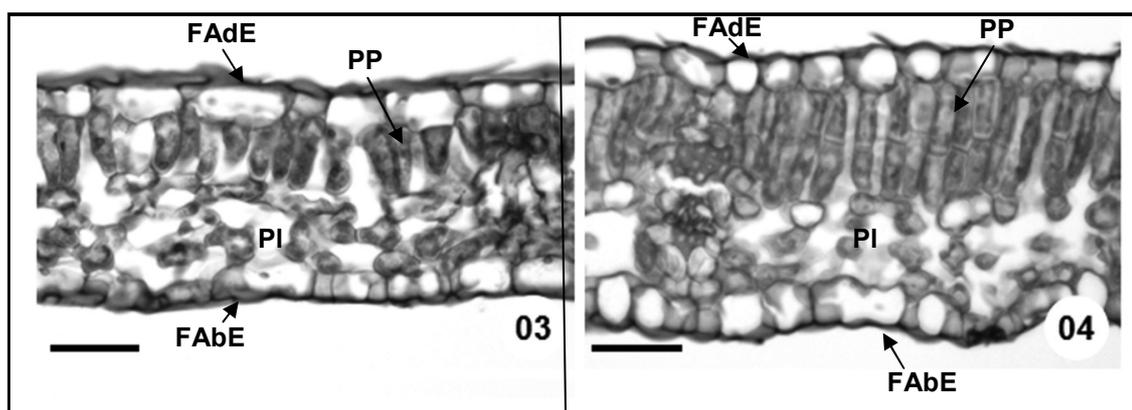
**Tabela 2.** Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da espessura ( $\mu\text{m}$ ) dos parênquimas paliçádico e lacunoso, do mesofilo e das faces adaxial e abaxial da epiderme de folhas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob pleno sol (PS) e 70% de sombreamento (SO) na UFRB, Cruz das Almas, BA.

Parâmetros	Tratamento		
	Pleno sol	Sombreamento 70%	p-Anova
Parênquima lacunoso	56,4 $\pm$ 4,06	18,6 $\pm$ 6,55	0,000
Parênquima paliçádico	46,65 $\pm$ 4,51	24,8 $\pm$ 2,03	0,000
Mesofilo	102,85 $\pm$ 6,10	66,6 $\pm$ 4,73	0,000
Face adaxial da epiderme	27,75 $\pm$ 2,38	15,45 $\pm$ 1,84	0,000
Face abaxial da epiderme	23,15 $\pm$ 2,31	11,45 $\pm$ 1,82	0,000

p < 0,05 representa diferença significativa entre as médias pelo Teste F.

Observa-se na Figura 12 que o parênquima paliçádico das folhas das plantas crescidas em pleno sol, foi constituído por duas camadas de células e que há poucos espaços entre as células paliçádicas. Este arranjo mostra que a espécie apresenta plasticidade anatômica por modificar sua estrutura foliar de forma a reduzir os danos causados pelo excesso de radiação absorvida. Segundo Syvertsen et al. (1995), a presença de maior espessura do parênquima paliçádico em folhas de sol é importante para evitar a fotoinibição, ao contrário das folhas de sombra, que apresentam uma maior área foliar e menor espessura de parênquima paliçádico.

As plantas sombreadas apresentaram maior quantidade de espaços intercelulares que pode ser interpretado como um mecanismo para aumentar a as taxas de fotossíntese. Segundo Apezatto-da-Gloria & Carmello-Guerreiro (2006), a ampliação de um sistema de espaços intercelulares no mesofilo, aumenta a eficiência fotossintética por facilitar as trocas gasosas, já que grandes superfícies das células ficam expostas e entram em contato com ar, presente nos espaços intercelulares.



**Figura 12.** Fotomicrografias de seções transversais de folhas de *Tabebuia heptaphylla* aos 120 dias após emergência, em ambiente controlado sob 70% de sombreamento (03) e pleno sol (04) na UFRB, Cruz das Almas, BA. (FAdE = face adaxial da epiderme; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso; FAbE = face abaxial da epiderme). Escala = 150  $\mu$ m.

## CONCLUSÃO

Os resultados deste trabalho demonstram que a espécie *Tabebuia heptaphylla* tolera o sombreamento imposto pelo dossel florestal e que as plantas crescidas em ambiente de clareira apresentam melhor resposta fotossintética.

A espécie apresenta ajustes fisiológicos e anatômicos em função da intensidade luminosa do ambiente em que se desenvolve. No entanto, sob pleno sol as plantas apresentam danos fotoinibitórios;

Os resultados confirmam sua classificação como não-pioneira, sendo mais especificamente, tolerante ao sombreamento florestal e sensível ao pleno sol durante a fase inicial de crescimento.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APPEZZATO-DA-GLORIA, B. & CARMELLO-GUERREIRO, S.M. **Anatomia Vegetal**. 2ª ed., Editora UFV, Viçosa. 2006, 438p.

BAKER, N.R.; ROSENQVST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.55, p.1607-1621, 2004.

BAZZAZ, F.A., PICKET, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v.11, p.297-310, 1980.

BAZZAZ, F.A. & PICKETT, S.T.A. Ecofisiologia de la sucesión tropical: una revision comparativa. **Crónica Forestal y del Medio Ambiente**. v.6, p.1-27, 1988.

BILGER, W., SCHREIBER, U., BOCK, M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia**. v.102, p.425-432, 1995.

BJÖRKMAN, O., DEMMIG, B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta** v.170, p.489-504, 1987.

BJÖRKMAN, O. & DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion and dissipation in leaves of higher plants. Pp. 17-47. In: E.D. Schulze & M.M. Caldwell (eds.). **Ecophysiology of photosynthesis**. New York, Springer. 1994.

CARDOSO, S. L.; Fotofísica de carotenoides e o papel antioxidante do beta-caroteno. **Química Nova**, São Paulo, v.20, p.535-540, 1997.

CARVALHO, P. E. **Espécies arbóreas brasileiras**. Colombo: EMBRAPA. 2003, 640p.

CASTRO, E.M.; PINTO, J.E.B P.; MELO, H C.; SOARES, A.M.; ALVARENGA, A. A.; LIMA JÚNIOR, E.C. Aspectos anatômicos e fisiológicos de plantas de Guaco submetidas a fotoperíodos. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v.23, p.846-850, 2005.

CHIAMOLERA, L. de B.; ANGELO, A.C.; BOEGER, M.R.T. Resposta morfoanatômica da folha de *Podocarpus ambertii* klotzschex endl (podocarpaceae) implantado em duas áreas com diferentes graus de sucessão às margens do reservatório Iraí. **Biotemas**, Florianópolis, v.23, p.1-11, 2010.

CORRÊA, I. J. **Plasticidade fenotípica em indivíduos jovens de *Aloysia virgata* (Ruiz et Pav.) A. L. Juss – Verbenaceae**. 2004. 58p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

DALOSO, D.M. **Caracterização fisiológica do mutante *Gun4* de *Arabidopsis thaliana* sob estresse luminoso**. 2009. 41p. UFV, Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS III, W.W., BARKER, D.H., LOGAN, B.A., BOWLING, D.R., VERHOEVEN, A.S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. **Physiologia Plantarum**. v,98, p.253-264, 1996.

DIAS, J. **Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de sol e de sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)**. 2005. 60p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

EHLERINGER, J. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. **Oecologia**. v.102, p.366-370, 1981.

FALKENBERG, M.B. Quinonas. In: SIMÕES, CM.O.; SCHENKEL, E.P.; GOSMANN, G.; MELLO, J.C.P.; MENTZ, L.A.; PETROVICK, P.R. (Eds.) **Farmacognosia: da planta ao medicamento**. Florianópolis, Ed. Universidade Federal de Santa Catarina. 1999. p. 545-570.

FALQUETO, A.R; CASSOL, D.; MAGALHÃES JÚNIOR, A.M.; OLIVEIRA, A.C.; BACARIN, M.A. Características da fluorescência da clorofila em cultivares de arroz com ciclo precoce, médio e tardio. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, p. 579-581, 2007.

FETCHER, N., STRAIN, B.R., OBERBAUER, S.F. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. **Oecologia**. v.58, p.314-319, 1983.

FRENKEL, M; KÜLHEIM, C; JÄNKÄNPÄÄ, HJ; SKOGSTRÖM, O; DALL'OSTO, L; ÅGREN, J; BASSI, R; MORITZ, T; MOEN, J; JANSSON, S. Improper excess light energy dissipation in *Arabidopsis* results in a metabolic reprogramming. **BMC Plant Biol**, v.9, p.12-20, 2009.

GERLARCH, D. **Botanische mikrotechnik**: Eine Einführung. Georg Thieme, Stuttgart. 1969, 311p.

GRIFFIN, J.J.; RANNEY, T.G.; PHARR, D.M. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and carbohydrate content of *Illicium taxa* grown under varied irradiance. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.** v.129, n.1, p.46-53, 2004.

HELDT H.W. Light-dependent changes of stromal H1 and Mg12 concentration controlling CO<sub>2</sub> fixation. In M Gibbs, E Latzko, eds, **Encyclopedia of Plant Physiology**, v.6: Photosynthesis II. Springer-Verlag, Berlin, p. 202–207, 1979.

HENDRY, G.A.F.; PRICE, A.H. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: HENDRY, G.A.F.; GRIME J.P. (Eds.) **Methods in comparative plant ecology**. London : Chapman & Hall, p.148-152, 1993.

HIGA, T. C. **Morfogênese e Conservação *in vitro* para *Tabebuia heptaphylla* (Vellozo) Toledo (Bignoniaceae)**. 2006. 134 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) – Universidade Federal de Santa Catarina. Porto Alegre.

HISCOX, J.D., ISRAELSTAM, G.F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany**. v.57, p.1332-1334, 1979.

HOGAN, K.P.; MACHADO, J.L. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. In: GUARIGUATA, M.R. & KATTAN, G.H. (eds). 2002. **Ecología y conservación de Bosques Neotropicales**. LUR (Livro Universitário Regional), p.119-143, 2002.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill, New York. 1940.

JOHNSON, G.N., YOUNG, A.J., SCHOLLES, J.D., HORTON, P. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. **Plant, Cell and Environment**. v.16, p.673-679, 1993.

JUSTO, C. F.; SOARES, A. M.; GAVILANES, M. L.; CASTRO, E. M. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v.19, p.111-123, 2005.

KERBAUY, G.B. **Fisiologia Vegetal**. 2ª ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2008. 445p.

KRAMER, D.M.; JOHNSON, G.; KIIRATS, O.; EDWARDS, G.E. New fluorescence parameters for the determination of  $Q_A$  redox state and excitation energy fluxes. **Photosynthesis Research**, v.79, p.209-218, 2004.

KLUGHAMMER, C.; SCHREIBER, U. Complementary PSII quantum yield calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and saturation pulse method. **PAM Application Notes**, v.1, p. 27-35, 2008.

KRAUSE, G.H., WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.42, p.313-49, 1991.

LAISK, A., LORETO, F. Determining photosynthetic parameters from leaf  $CO_2$  exchange and chlorophyll fluorescence. **Plant Physiology**, v.110, p.903-912, 1996.

LANDSBERG, J.J. **Physiological Ecology of Forest Production**. Academic Press, Sydney, 1986. 198 p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima Artes e Textos, 2004. 531 p.

LAW, R.D.; CRAFTS-BRANDNER, S.J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant Physiology**, v.120, p.173-182, 1999.

LICHTENTHALER, H.K.; BUSCHMANN, C.; KNAPP, M. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio RFd of leaves with the PAM fluorometer. **Photosynthetica**, v.43, p.379-393, 2005.

LIMA JUNIOR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; OLIVEIRA, H.M. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Ciência Rural**, v.35, p.1092-1097, 2005.

LIMA JUNIOR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M. Physioanatomy traits of leaves in young plants of *Cupania vernalis* camb. subjected to different shading levels. **Revista Árvore**, Viçosa, v.30, p.33-41, 2006.

LONG, S.P., HUMPHRIES, S., FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.45, p.633-662, 1994.

LONGHI, R.A. **Livro das árvores; árvores e arvoretas do Sul**. 2.ed., Porto Alegre: L&PM, 1995. 176p.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. 2ªed., Instituto Plantarum, Nova Odessa, v.2, 2002. 384p.

LOVELOCK, C.E., KURSAR, T.A., SKILLMAN, J.B., WINTER, K. Photoinhibition in tropical forest understory species with short-and long-lived leaves. **Functional Ecology**, v.12, p.553-560, 1998.

MAJEROWICZ, N., Fotossíntese. In: Kerbauy, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2008, 445p.

MARTINS, J. R.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; SILVA, A. P. O.; OLIVEIRA, C.; ALVES, E. Anatomia foliar de plantas de alfavaca-cravo cultivadas sob malhas coloridas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.39, p.82-87, 2009.

MOLLER, I.M.; JENSEN, P.E.; HANSSON, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v.58, p.459-481, 2007.

MOTT, K.A. Do stomata respond to CO<sub>2</sub> concentrations other than intercellular? **Plant Physiology**, v.86, p.200-203, 1988.

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.

PÉREZ-BUENO, ML; JOHNSON, MP; ZIA, A; RUBAN, AV; HORTON, P. The Lhcb protein and xanthophyll composition of the light harvesting antenna controls the DpH dependency of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana*. **FEBS Lett**, v.582, p.1477–1482, 2008.

RAVEN, P.H.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. **Biologia Vegetal**. 7ª ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2007. 856p.

REZENDE, J. O. Recôncavo Baiano, berço da universidade federal segunda da Bahia: passado, presente e futuro. Salvador: **P&A**, 2004, 194 p.

RIBAS, R.F. **Plasticidade e aclimação fotossintética de espécies arbóreas tropicais**. 2006. 111p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

RIBEIRO, L. P.; SANTOS, D. M. B.; LIMA NETO, I. A.; BARBOSA, M. F.; CUNHA, T. J. F. Levantamento detalhado dos solos, capacidade de uso e classificação de terras para irrigação da Estação de Plasticultura da Universidade Federal da Bahia/Politeo em Cruz das Almas (BA). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v.19, p.105-113, 1995.

RIBEIRO, R.V.; SOUZA, G.M.; OLIVEIRA, R.F.; MACHADO, E.C. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**. v.28, p.149-161, 2005.

SABBI, L. de B.C.; ÂNGELO, A.C.; BOEGER, M.R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (*Anacardiaceae*) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **IHERINGIA**, Sér. Bot., v.65, p.171-181, 2010.

SANTOS, U.M.Jr.; GONÇALVES, J.F.C.; FELDPAUSCH. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v.226, p.299-309, 2006.

SCALON, S.P.Q.; MUSSURY, R.M.; RIGONI, M.R.; VERALDO, F. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v.26, p.1-5, 2002.

SCHLUTER, U. et al. Photosynthetic performance of an *Arabidopsis* mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, p.867-874, 2003.

SIEBENEICHLER, S. C.; FREITAS G. A.; SILVA, R. R.; ADORIAN G. C.; CAPELLARI, D. Características morfofisiológicas em plantas de *Tabebuia heptaphylla* (vell.) tol. em condições de luminosidade. **Acta Amazônica**. v.38, p. 467-472, 2008.

SILVA, L.A. **Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da floresta atlântica**. 2010. 109 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

SOUZA, G.S.; CASTRO, E. M.; SOARES, A.M.; SANTOS, A. R.; ALVES, E. Photosynthetic pigments content, photosynthesis rate and chloroplast structure in young plants of *Mikania laevigata* Schultz Bip. ex Baker grown under colored nets. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 32, p.1843-1854, 2011.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S., BAZZAZ, F. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman and Hall, New York, p.162-186, 1996.

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

SYVERTSEN, J. P.; LLOYD, J.; MCCONCHIE, C.; KRIEDEMANN, P. E. e FARQUHAR, G. On the relationship between leaf anatomy e CO<sub>2</sub> diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant Cell Environ**, v.18, p.149-157, 1995.

TERASHIMA I, HANBA YT, TAZOE Y, VYAS P, YANO S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion. **Journal of Experimental Botany**, v.57, p.343-354, 2006.

VAN KOOTEN, O.; SNEL, J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v.25, p.147-150, 1990.

WALTER, R. G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. **Journal of Experimental Botany**, v.56, p.435-447, 2005.

WELLBURN, A.R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, v.144, p.307-313, 1994.

WISE, R.R.; OLSON, A.J.; SCHRADER, S.M.; SHARKEY, T.D. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. **Plant, Cell and Environment**, v.27, p.717-724, 2004.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar da grande diversidade de espécies arbóreas brasileiras, estudos que avaliem a plasticidade fisiológica em função de fatores ambientais, como a luz, ainda são insuficientes para embasar projetos de reflorestamentos e recomposição de ambientes degradados que não consistam apenas no plantio de árvores, muitas vezes exóticas, mas que realmente se propõem a recuperar, o quanto possível, o ecossistema nativo. Para tal, é necessário um planejamento que envolva grande número de espécies nativas considerando-se fatores como: estágio sucessional, plasticidade fenotípica, velocidade de crescimento, atração de agentes polinizadores e animais, dentre outros.

Desta forma, este estudo foi realizado a fim de somar-se a outros do gênero, fornecendo informações sobre características ecofisiológicas da espécie

‘ *Tabebuia heptaphylla*, para auxiliar tanto em ações conservacionistas *in situ*, quanto na formação de mudas seja para fins ecológicos ou comerciais.

Foi possível verificar que a espécie tem capacidade de emergência em todas condições de luminosidade avaliadas, porém o crescimento das plântulas é lento no ambiente de sub-bosque. O crescimento e acúmulo de biomassa foram favorecidos pelas maiores intensidades luminosas, enquanto que os melhores parâmetros fotossintéticos foram encontrados nas plantas crescidas na clareira. Foram observados ajustes fisiológicos e anatômicos como forma de aclimação às diferentes irradiâncias.

Recomenda-se a continuidade de pesquisas que contemplem, principalmente, avaliações que não foram realizadas neste trabalho, a exemplo do cultivo das plantas diretamente no solo e por um maior tempo, além de analisar as respostas da espécie a outros fatores atuantes.

## **ANEXO**

**Anexo A.** Análise química dos solos de um local de clareira e um sub-bosque localizados na Mata da Cazuzinha, Cruz das Almas (BA), e do substrato comercial Vivatto (Trchnes Agrícola LTDA).

LOCAL	pH	P	K	Ca	Mg	Ca <sup>+</sup> Mg	Al	Na	H+Al	SB	CTC	V	MO
	(h <sub>2</sub> O)	(mg/ dm <sup>3</sup> )	(cmolc/dm <sup>3</sup> )										%
Clareira	5,8	4	0,07	2,7	0,9	3,6	0,0	0,13	2,75	3,80	6,55	58	22,97
Sub- bosque	4,7	3	0,14	1,2	0,7	1,9	0,3	0,08	5,06	2,11	7,17	29	16,76
Substrato	4,8	550	1,56	11,6	12,1	23,7	0,2	0,31	8,14	25,58	33,72	76	-