

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA E ACLIMATAÇÃO DE *Siparuna guianensis*
EM RESPOSTA A GRADIENTE DE LUZ**

TATIANE DE OLIVEIRA VIEIRA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE

DARCY RIBEIRO - UENF

COMPOS DOS GOYTACAZES/RJ

AGOSTO, 2013

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA E ACLIMATAÇÃO DE *Siparuna guianensis*
EM RESPOSTA A GRADIENTE DE LUZ**

TATIANE DE OLIVEIRA VIEIRA

“Dissertação apresentada ao Centro de
Biotecnologia e Biotecnologia – CBB, da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro – UENF,
como parte das exigências para
obtenção do título de mestre em
Ecologia e Recursos Naturais

**ORIENTADOR (A): ANGELA PIERRE VITÓRIA
UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO - UENF
COMPOS DOS GOYTACAZES/RJ
AGOSTO, 2013**

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA E ACLIMATAÇÃO DE *Siparuna guianensis*
EM RESPOSTA A GRADIENTE DE LUZ**

TATIANE DE OLIVEIRA VIEIRA

“Dissertação apresentada ao Centro de
Biotecnologia e Biotecnologia – CBB, da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro – UENF,
como parte das exigências para
obtenção do título de mestre em
Ecologia e Recursos Naturais

Aprovada em 22 de agosto de 2013

Comissão examinadora:

Gustavo Maia de Souza - UNOESTE

Eliemar Campostrini – LMGV/CCTA/UENF

Guilherme Rodrigues Rabelo – LBCT/ CBB/ UENF

Angela Pierre Vitória – LCA/CBB/UENF (Orientadora)

Dedico este trabalho à minha amada vó Ziza, pessoa que me inspira e me encoraja através de sua luta pessoal. Seu exemplo de vida, amor e coragem levo comigo todos os dias.

AGRADECIMENTOS

Hoje concluo mais uma etapa. Chegar até aqui não teria sido possível se sozinha estivesse. Por isso, agradeço a muitas pessoas, de coração, mas em especial:

... à Deus, pois sei que “a mão direita do Senhor fez maravilhas” (Sl 117, 16) não só durante meu mestrado, mas em todos os instantes da minha vida. Ele que me conduziu e me fortaleceu a todo momento durante essa jornada, me mostrando novos caminhos. **Obrigada meu Deus!**

... à minha Mãe, Juracema, por seu incansável esforço em me fazer feliz e me incentivar a alcançar meus sonhos. Mãezinha, nunca poderei retribuir tamanho amor. **Obrigada Mãe.**

... à minha avó, Josenete, por seu carinho, amor e paciência. Por entender e aceitar minha ausência. Obrigada por seu abraço a cada retorno à casa. **Obrigada Vó.**

... aos meus irmãos, Fabiano e Cristiano, pelo carinho, pelas brincadeiras, por me permitir ser sempre a irmã mais velha chata, mesmo que a distância. **Obrigada maninhos.**

... à minha bisavó Zildir, minha vó Ziza, pelo seu amor e exemplo de vida. Por me acolher com o sorriso mais lindo do mundo a cada retorno a casa. **Obrigada Vó Ziza.**

... à todos os meus amigos, pela paciência, pelo carinho, por seus ouvidos, pelos seus abraços, pelas conversas bobas, pelos puxões de orelha. Sem vocês teria sido impossível. **Obrigada a cada um de vocês.**

... ao meu grupo de pesquisa, em especial à minha co-autora, Maria Stela, por dividir comigo todos os momentos dessa dissertação, pelo incentivo a todo momento, pela paciência, amizade e carinho. **Obrigada a todos vocês.**

... a Frederico e Douglas, que mesmo distantes fisicamente, participaram desta etapa comigo. **Obrigada meninos.**

... à minha orientadora, Angela, pessoa com a qual me surpreendo e aprendo a cada dia. Obrigada pelo seu empenho na minha formação, por sua paciência e carinho, por acreditar e confiar em mim durante todos esses anos. **Obrigada Angela.**

... à Gustavo Maia e a seu grupo de pesquisa, em especial à Suzana Bertolli, e à Guilherme Rabelo pelas colaborações na execução deste trabalho. Obrigada pelo empenho, dicas e ensinamento passado. **Obrigada de verdade.**

... à Alena Torres, revisora deste trabalho, por sua dedicação e atenção.

Obrigada Alena.

... à minha família, meu pai, tios e tias, primos e primas, madrinha e padrinho, a minha avó Maria e meu avô Rui (*in memória*), por todo o carinho e zelo.

Obrigada de coração.

... à Vinícius Leite pela colaboração na confecção do mapa da área de estudo.

Obrigada Vinícius.

... à ReBio União e seus funcionários por viabilizarem nosso estudo, pelo suporte e toda atenção a nós despendida. **Obrigada a todos.**

... à Helmo, técnico do LCA, pelas incansáveis idas ao campo, por sua colaboração, paciência, calma e bom humor a todo tempo. **Obrigada Helmo.**

... à Patrícia, pelas conversas divertidas, comidinhas mais que gostosas, companhia durante a estadia na ReBio. **Obrigada Patrícia.**

... à CAPES pela concessão da bolsa durante o mestrado. **Obrigada.**

... aos laboratórios LCA e LBCT pelo suporte, pelo espaço físico cedido,
Obrigada.

...à UENF, seus funcionários e setores pelo suporte. **Obrigada.**

... à todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho. **Obrigada de verdade.**

*“A ciência incha, a caridade constrói. Se alguém
pensa que sabe alguma coisa, ainda não
conhece nada como convém conhecer”*

(I Coríntios 8, 1b-2)

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

REBIO	Reserva Biológica União
RFFSA	Rede Ferroviária Federal
ICMBio	Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
MMA	Ministério do Meio Ambiente
SbDA	Sub-bosque de Dossel Aberto
SbDF	Sub-bosque de Dossel Fechado
SbDI	Sub-bosque de Dossel Intermediário
DFFF	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
DPV	Déficit de Pressão de Vapor
A	Altura
AFT	Área foliar total
DAS	Diâmetro a Altura do Solo
NF	Número de folhas
$A_{potencial}$	Assimilação fotossintética potencial de CO ₂ (mmol CO ₂ /dia)
$A_{efetiva}$	Assimilação fotossintética efetiva de CO ₂ (mmol CO ₂ /dia)
$\Delta_{assimilação}$	Variação da capacidade assimilativa (mmol CO ₂ /dia)
$A_{máxCO_2}$	Assimilação máxima de CO ₂
$J_{máx}$	Taxa máxima de transporte de elétrons
L_S	Limitação estomática relativa da fotossíntese
$V_{cmáx}$	Velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato

	carboxilase/oxigenase
TPU	Utilização da triose fosfato
$A_{m\acute{a}xLuz}$	Capacidade fotossintética máxima
P_{SatLuz}	Ponto de saturação luminoso
qP	Coeficiente de dissipação fotoquímico
NPQ	Coeficiente de dissipação não-fotoquímico de Stern-Volmer
F_v/F_m	Rendimento quântico máximo do FSII
FSII	Fotossistema II
$\Delta F/F_m'$	Rendimento quântico efetivo do FSII
<i>ETR</i>	Taxa aparente de transporte de elétrons ($\mu\text{mol elétrons m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
Clo	Clorofila
<i>Caro</i>	Carotenóides
DMSO	Dimetilsulfóxido
CAS	Coeficiente de ajuste a sombra

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa da área de estudo: Reserva Biológica União, RJ. Localização das áreas de estudos: SbDF – Sub-bosque de Dossel Fechado; SbDI – Sub-bosque de Dossel Intermediário; e SbDA – Sub-bosque de Dossel Aberto. 16

Figura 2. Imagens da região de sub-bosque e de dossel das áreas de estudo. A e D – Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF) - corresponde à região de mata secundária nativa na faixa de borda, com estrato arbóreo desenvolvido e com ampla cobertura de dossel; B e E – S Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) – corresponde a área de plantio de eucalipto (*Corymbia citriodora*) abandonado (sem tratamentos silviculturais) com sub-bosque em desenvolvimento e cobertura de dossel intermediária; C e F – Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA) – corresponde à área de plantio de eucalipto (*Corymbia citriodora*) abandonado (sem tratamentos silviculturais) com sub-bosque pouco desenvolvido e cobertura de dossel reduzida. 17

Figura 3. Caracterização microclimática (umidade relativa e temperatura) das áreas de estudo ao longo do dia no período de Dez/2012. Linhas representam a Umidade Relativa (%) SbDF (●▲●); SbDI (●●●); SbDA (●●●) e barras representam a Temperatura, onde: SbDF (■); SbDI (■); SbDA (□), onde: SbDF - Sub-bosque de Dossel Fechado; SbDI – Sub-Bosque de Dossel Intermediário; SbDA – Sub-Bosque de Dossel Aberto. 18

Figura 4. Indivíduos de *Siparuna guianensis*. A – Plântula e B – Jovem..... 14

Figura 5. Curvas de resposta à luz. A - Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF); B - Sub-bosque de Dossel Intermediária (SbDI); C - Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA). (—◆—) para plântulas e (—■—) para jovens. (n=3) (*) representa a intensidade luminosa saturante estabelecida ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)..... 21

Figura 6. Integração dos valores de assimilação de CO₂ diária - Assimilação potencial ($A_{potencial}$) (A), Assimilação efetiva ($A_{efetiva}$) (B) e Variação da eficiência assimilativa ($\Delta_{assimilação} = A_{potencial} - A_{efetiva}$) (C) de plântulas (■) e Jovens (□) de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de

luminosidade contrastante: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA). Os dados foram coletados às 8:00AM, 12:00PM e 16:00PM. Letras maiúsculas comparam os ambientes em cada estágio e letras minúsculas comparam os estágios de desenvolvimento dentro dos ambientes, ($p \leq 0,05$)..... 29

Figura 7. Seções transversais de folhas de plântulas (A, C, e E) e jovens (B, D e F) de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes que formam um gradiente de luz na Reserva Biológica União: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF) (A e B); Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) (C e D) e Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA) (E e F). Barra = 50 μ ; Obj. 40x. Epiderme adaxial (ad); Epiderme abaxial (ab); Parênquima paliçádico (pp); Parênquima lacunoso (pl); Cutícula (ct)..... 34

Figura 8. Espaço de ordenação gerado pela análise dos componentes principais. Foram considerados todos os parâmetros de crescimento, curva A/Ci e A/DFFF, fluorescência da clorofila a, teor de pigmentos fotossintéticos e anatômicos. Os símbolos Δ , \diamond e \circ representam o estágio de plântula (P) das áreas SbDF, SbDI e SbDA, respectivamente e os símbolos \blacktriangle , \blacklozenge e \bullet representam os indivíduos jovens (J) das áreas de Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA), respectivamente. 35

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Caracterização da Densidade de Fluxo Fótons Fotossintéticos (DFFF - $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) no período de Dez/2012 disponíveis para os estádios de desenvolvimento (plântulas e jovens) das áreas de estudo ao longo do dia. SbDF – Sub-bosque de Dossel Fechado; SbDI – Sub-bosque de Dossel Intermediário; SbDA - Sub-bosque de Dossel Aberto ao longo do dia 18
- Tabela 2.** Levantamento florístico realizado nas três áreas de estudo (SbDF, SbDI e SbDA) na ReBio União. Dados de abundância total, distribuição nas áreas e percentual de representatividade (%) 13
- Tabela 3.** Valores médios de crescimento no período de Setembro/2012 a Dezembro/2012. Valor Final (VF), Crescimento absoluto (CA) e Ganho percentual (Ganho%) em Número de folhas (NF), altura (A), diâmetro à altura do solo (DAS) e área foliar total (AFT) em plântulas e indivíduos jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastante: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel aberto (SbDA). Letras maiúsculas comparam os ambientes em cada estágio de desenvolvimento. Letras minúsculas comparam os estádios de desenvolvimento dentro dos ambientes ($p \leq 0,05$) 28
- Tabela 4.** Valores médios de Clorofila a (Clo a), Clorofila b (Clo b), Carotenóides (Caro), Razão clorofila a/b (Clo a/b), Razão clorofila total (Clo total), rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NQP), rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$), taxa de transporte de elétrons (ETR), capacidade fotossintética máxima ($A_{\text{máxLuz}}$) e ponto de saturação luminoso (P_{SatLuz}), capacidade fotossintética potencial ($A_{\text{máxCO}_2}$), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ($V_{\text{cmáx}}$), taxa máxima de transporte de elétrons ($J_{\text{máx}}$), utilização da triose fosfato (TPU) e limitação estomática relativa da fotossíntese (L_s) em plântulas e jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastantes: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel aberto (SbDA). Letras maiúsculas comparam os ambientes em cada estágio de desenvolvimento. Letras minúsculas comparam os estádios de desenvolvimento dentro dos ambientes. ($p \leq 0,05$) 31

Tabela 5. Valores de r da correlação de Pearson entre o coeficiente de dissipação não fotoquímico (NPQ) e teor de carotenoides (Caro) em plântulas e jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastantes: Sub-bosque de Dossel F Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel aberto (SbDA) ($p \leq 0,05$)..... 32

Tabela 6. Valores médios da espessura (μm) da Lâmina foliar, Cutícula, Superfície Adaxial, Parênquima Paliçádico, Parênquima Lacunoso e Superfície Abaxial em plântulas e jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastantes: S Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel aberto (SbDA). Letras maiúsculas comparam os ambientes em cada estágio de desenvolvimento. Letras minúsculas comparam os estágios de desenvolvimento dentro dos ambientes. ($p \leq 0,05$)..... 33

RESUMO

A plasticidade e o desempenho metabólico são dois fatores determinantes na capacidade de ocorrência e permanência das espécies vegetais em ambientes heterogêneos quanto à luz como a Mata Atlântica. As respostas vegetais a luz podem ser moduladas pelo estágio de desenvolvimento e/ou pela disponibilidade deste recurso. O presente estudo objetivou relacionar a grande abundância da espécie secundária inicial nativa de Mata Atlântica *Siparuna guinenensis* na Reserva Biológica União (ReBio União) ao seu potencial de aclimação em plântulas e jovens em três áreas regenerantes que formam um gradiente de luz. Foram analisados aspectos da anatomia foliar, eficiência fotoquímica, capacidade fotossintética e crescimento. Os resultados da análise multivariada por componentes principais (PCA) revelou a formação de seis grupos, caracterizando diferentes padrões de resposta ao gradiente de luz e ao estágio de desenvolvimento. O ganho de carbono e o crescimento diferiram com relação aos estádios de desenvolvimento, sendo maiores nos indivíduos jovens. Entretanto, a capacidade fotossintética (assimilação de CO₂) e o crescimento foram, preponderantemente, modulados pela disponibilidade luminosa, com maiores valores destes parâmetros verificados em locais de maior disponibilidade luminosa. A mesma tendência foi observada para os dados de fluorescência da clorofila *a* (Fv/Fm, ΔF/F_m' , qP e ETR), evidenciando favorecimento dos processos fotoquímicos em resposta ao aumento na disponibilidade de luz, não sendo verificada condição de estresse luminoso. Entretanto, os teores de carotenóides foram maiores no local de maior luminosidade, sugerindo utilização desta via fotoprotetora. O cálculo do coeficiente de ajuste a sombra para vários parâmetros fisiológicos sugere que ainda no estágio de plântula os indivíduos desta espécie já disponham de capacidade de aclimação para tolerar variações luminosas. Alguns ajustes anatômicos, como aumento da espessura da lâmina foliar e da cutícula foram observados em indivíduos de locais com maior disponibilidade luminosa.

Convexidade das células epidérmicas de plântulas do local mais sombreado também foram observados. Nossos resultados indicam que a *Siparuna guianensis* é uma espécie plástica, tolerante a sombra e que seu desempenho metabólico seja favorecido pelo aumento na disponibilidade de luz. Os dados sugerem ainda não haver diferença no conjunto de atributos adaptativos utilizados para tolerar variações luminosas em função do estágio de desenvolvimento.

Palavras-chave: metabolismo vegetal, assimilação, ganho de carbono, crescimento, tolerância, aclimatação, atributos, plântulas, jovens.

ABSTRACT

The plasticity and metabolic performance are two factors that determine the ability of occurrence and persistence of plant species in heterogeneous and lighted environments in the Atlantic Forest. The plant responses to light can be modulated by the stage of development and / or the availability of this resource. The present study aimed to relate the abundance of early secondary species native Atlantic Forest *Siparuna guianensis* the Reserva Biológica União (Rebio União) to its potential acclimation in seedlings and young saplings in three sites that form a light gradient. Were analyzed leaf anatomy, photochemical efficiency, photosynthetic capacity and growth. The results of the multivariate analysis of principal components (PCA) revealed the formation of six groups, featuring different patterns of response to light gradient and the stage of development. The carbon gain and growth differed between the stages of development, being higher in young individuals. However, the photosynthetic capacity (CO₂ assimilation) and growth were primarily modulated by the availability of light, with higher values of these parameters observed in areas of higher light availability. The same tendency was observed for the data of chlorophyll a fluorescence (Fv/Fm, ΔF/F_m' , qP e ETR), showing favoritism of photochemical processes in response to increased light availability and is not verified stress condition of light. However, carotenoid levels were higher at the site of higher luminosity, suggesting use of this route sunscreen. The calculation of the shadow adjustment coefficient for various physiological parameters suggests that even at the seedling stage individuals of this species already have the ability to tolerate variations acclimation to light. Some anatomical adjustments, such as increasing the thickness of the leaf cuticle and were observed in subjects with greater availability of local luminous. Convex curvature of epidermal cells seedling more site were also observed. Our results indicate that *Siparuna guianensis* is a species plastic shade-tolerant and that their metabolic performance is facilitated by an increase in light availability. The

data also suggest no difference in the set of attributes used to tolerate adaptive light variations depending on the developmental stage.

Keywords: plant metabolism, assimilation, carbon gain, growth tolerance, acclimatization, attributes, seedlings, young.

SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS.....	vi
LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABELAS	x
RESUMO.....	xii
ABSTRACT	xiv
SUMÁRIO.....	xvi
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 Metabolismo vegetal e sua relação com a utilização da luz.....	1
1.2 Ganho de carbono e crescimento vegetal.....	4
1.3 Plasticidade fenotípica e estratégias adaptativas.....	6
1.4 Mata Atlântica e o caso da Reserva Biológica União.....	8
2. OBJETIVOS.....	11
2.1 Objetivo geral.....	11
2.2 Objetivos específicos	11
3. HIPÓTESES	11
4. MATERIAL E MÉTODOS	12
4.1 Escolha e caracterização da espécie estudada	12
4.2 Área de estudo.....	14
4.3 Avaliações.....	19
4.3.1 Análises de crescimento	19
4.3.2 Assimilação de CO ₂	20
4.3.3 Curvas A/DFFF	22
4.3.4 Curvas A/ C _i	22
4.3.5 Fluorescência da clorofila a.....	23
4.3.6 Teor de pigmentos fotossintéticos.....	24

4.3.7 Anatomia foliar	24
4.3.7.1 Microscopia Óptica.....	25
4.3.7.2 Parâmetros quantitativos da lâmina foliar	25
4.3.8 Coeficiente de ajuste a sombra (CAS)	25
4.4 Análise estatística	26
5. RESULTADOS	27
6. DISCUSSÃO	36
7. CONCLUSÃO.....	48
8. CONSIDERAÇÕES FINAIS	49
9. BIBLIOGRAFIA	50

1. INTRODUÇÃO

1.1 Metabolismo vegetal e sua relação com a utilização da luz

As espécies vegetais tendem a possuir desempenho metabólico dinâmico devido à distribuição heterogênea de recursos no espaço e no tempo, o que se reflete no seu metabolismo (SCHURR *et al.*, 2006).

A luz é um fator ambiental oscilante em sua intensidade e qualidade, variando em escalas temporais e espaciais (KITAJIMA, 1996; CHAZDON, 1988), modulando processos em pequenas escalas, como a nível foliar e de indivíduo, e/ou também em maiores escalas, populacional e de comunidade (WELDEN *et al.*, 1991; OBERBAUER *et al.*, 1993; KOBE, 1999; POORTER, 1999). Em florestas tropicais, tais alterações expõem as espécies a um ambiente altamente heterogêneo, em relação à disponibilidade de luz, influenciando diretamente o crescimento e a sobrevivência (CHAZDON *et al.*, 1996; FETCHER *et al.*, 1994).

O aproveitamento máximo da radiação incidente varia entre os indivíduos e ambientes em função da disponibilidade de luz. Fatores como o tipo de hábitat, período do dia (ritmo circadiano) e do ano (sazonalidade), fluxo e espectro da luz solar ambiente (CLARK *et al.*, 1996; GENTY & HARBINSON *et al.*, 2004) e a formação vegetal predominante (espécies decíduas, semi decíduas e/ou sempre verdes) podem alterar tanto a intensidade, quanto a qualidade da luz disponível em sub-bosques florestais (CHAZDON *et al.*, 1988; 1996; HOGAN & MACHADO, 2002).

A formação e o desenvolvimento do sub-bosque estão submetidos às alterações na dinâmica do recurso luminoso e promovem a distribuição dos indivíduos em estratos. Segundo RICHARDS (1996), as florestas tropicais apresentam estratificação vertical contínua, com a distribuição de indivíduos em estratos inferiores e superiores. Isto gera um gradiente vertical de disponibilidade luminosa dentro do sub-bosque e diferenciação quanto à abundância e composição de espécies entre os estratos. De acordo com

GILLIAM *et al.* (1995), as espécies que os compõe podem ser agrupadas em residentes e transitórias, a depender do hábito de crescimento.

O grupo de espécies residentes é formado por espécies que, ao longo da sua história de vida, não apresentam grande variação em altura, e, portanto, não transitam nas faixas de estratificação vertical. Esse grupo compõe o estrato inferior, sendo formado por espécies rastejantes, herbáceas e lianas. Já as espécies que compõe o grupo transitório são capazes de ocupar diferentes estratos ao longo da sua história de vida, a depender do seu hábito de crescimento, sendo formados por plântulas, árvores, arvoretas e trepadeiras, que podem estar presentes em ambos os estratos.

Os estratos inferiores tendem a ser considerados os mais diversos, uma vez que abrigam espécies residentes e transitórias (GENTRY & DODSON, 1987; GALEANO *et al.*, 1998) e são também diretamente influenciados pelos estratos imediatamente superiores, além da estrutura do dossel (MONTGOMERY & CHAZDON, 2002). Segundo MONTGOMERY (2004), a composição da vegetação dos estratos superiores (sub-bosque e dossel) é um fator fundamental na determinação da intensidade, qualidade e periodicidade da luz que alcança os estratos inferiores.

A radiação disponível em região de sub-bosque representa, em média, de 1 à 2% da porção disponível incidente no dossel, sendo que 80% está disponível na forma de *sunflecks* que variam no tempo e no espaço (CHAZDON *et al.* 1988; MARENCO & VIEIRA, 2005; WAY & PEARCY, 2012). A intensidade, duração e frequência com que os *sunflecks* ocorrem estão sujeitos a diversos fatores como a altura e densidade do dossel, orientação e geometria dos ramos e folhas, latitude, estações do ano e condições microclimáticas diárias (presença de nuvens) (DALLING *et al.*, 1999; MIYASHITA *et al.*, 2012). Nesse caso, o aparato fotossintético deve ser capaz de utilizar a energia luminosa dos *sunflecks* de forma eficiente dado o período de exposição e a intensidade luminosa incidente (DENSLOW, 1980; WAY & PEARCY, 2012)

O ganho de carbono a partir da utilização eficiente de *sunflecks* na fotossíntese está relacionado à tolerância ao sombreamento e na capacidade

de explorar os pulsos de luz eficientemente (PEARCY, 1990; PEARCY *et al.*, 1994; VALLADARES *et al.*, 1997; PORTES *et al.*, 2010), o que segundo WHITMORE (1996) se reflete na capacidade diferencial das espécies de se estabelecer, desenvolver, crescer e se reproduzir sob regimes luminosos distintos.

A utilização eficiente da luz variável está relacionada à manutenção da capacidade de ativação do aparato fotossintético após a iluminação da folha, e envolve fatores bioquímicos e estomáticos (PEARCY, 1990), uma vez que a luz atua na ativação de enzimas relacionadas à fixação de carbono e no controle da abertura e fechamento estomático (TANG, 1997).

A rubisco (ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase), por exemplo, é progressivamente ativada pela incidência de luz (WOODROW & MOTT, 1989). A ativação incompleta e/ou um lento processo de regeneração dessa enzima reduzem a velocidade de carboxilação e são considerados limitações bioquímicas frequentes sob baixa irradiância, o que afeta o aproveitamento da luz (WOODROW & MOTT, 1989; SASSENATH-COLE & PEARCY, 1992; MARTIN *et al.*, 2000; MOTT & WOODROW, 2000). O controle da abertura estomática pode afetar o suprimento de carbono inorgânico ao reduzir a concentração do CO₂ intracelular, limitando a atividade de carboxilação da rubisco, o que favorece a fotorrespiração e reduz o ganho de carbono (SHARKEY, 1988; LONG, 1991; VALLADARES *et al.*, 1997; ALLEN & PEARCY, 2000).

Maiores disponibilidades de luz podem promover a intensificação da atividade fotossintética, ou reduzir a mesma, através da fotoinibição por excesso de luz a depender da espécie (RIDDOCH *et al.*, 1991; LOVELOCK *et al.*, 1994; KITAJIMA, 1996; KRAUSE *et al.*, 2001; VIEIRA *et al.*, 2012). O aumento na intensidade luminosa induz a elevação na temperatura e diminuição na umidade atmosférica (GANDOLFI *et al.*, 2009), e segundo SESTAK *et al.*, (1971) altas temperaturas promovem o aumento da solubilidade do O₂ em detrimento do CO₂, o que estimularia a via fotorrespiratória e em detrimento da via fotossintética em plantas C3.

A luminosidade e a temperatura são dois fatores que podem vir a limitar a fotossíntese e contribuir para a redução da aquisição de carbono, e conseqüentemente, reduzir a taxa de crescimento (FARIA *et al.*, 1998). Em situações de déficit hídrico isto pode se tornar mais acentuado (LEMOS-FILHO, 2000; THOMAS & TURNER, 2001).

Assim, a capacidade de utilização da luz disponível no processo fotossintético e aclimatação em resposta às variáveis microclimáticas a ela associadas, são fatores determinantes na distribuição das espécies florestais nos estratos, sub-bosque e dossel (FAVARETTO, 2009; LAGE-PINTO *et al.*, 2012; RIBEIRO *et al.*, 2005; SILVESTRINE *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2010; SOUZA & RIBEIRO, 2008; SOUZA *et al.*, 2009; VIEIRA *et al.*, 2012).

1.2 Ganho de carbono e crescimento vegetal

A dinâmica de crescimento vegetal é caracterizada pelo ganho de carbono em resposta ao balanço metabólico positivo entre a disponibilidade e o uso dos recursos (FOYER & PAUL, 2001). Esse ganho de carbono varia com relação ao estágio de desenvolvimento (CARVALHO, 1997; VILLAR *et al.*, 2005, BANSAL & GERMINO, 2008), características da espécie e/ou grupo sucessional (BAZZAZ & PICKETT, 1980; CHAZDON *et al.*, 1996, REICH *et al.*, 1998, SOUZA *et al.*, 2008), condições ambientais, como temperatura, radiação incidente, disponibilidade hídrica e nutricional (SCHNEIDER, 1993; TJOELKER *et al.*, 1999; AMTHOR, 2000; LEE *et al.*, 2005; MIRANDA *et al.*, 2005; LIBERATO *et al.*, 2006; GONÇALVES *et al.*, 2009; VIEIRA *et al.*, 2012) e com a capacidade de manter o equilíbrio da alocação de recursos (BROUWER, 1983; GIVINISH, 1986, KITAGIMA, 1994).

Características ontogenéticas vegetais influenciam o crescimento em função da capacidade de ganho de carbono, uma vez que as propriedades fisiológicas de um organismo tendem a se alterar em relação ao seu tamanho - princípio alométrico (GOULD, 1966) e/ou estágio de desenvolvimento. Estudos apontam que alterações metabólicas ao longo do desenvolvimento estariam

relacionadas à atividade fotossintética e ao padrão de utilização dos recursos, onde o metabolismo fotossintético seria maior em estádios iniciais de desenvolvimento (TICHÁ *et al.*, 1985; SUZUKI *et al.*, 1987), refletindo um metabolismo mais acelerado, e o crescimento estaria relacionado a utilização do carbono assimilado (KITAGIMA, 1994;1996; MONTGOMERY, 2004), *trade-off* entre estabelecimento e crescimento.

As características particulares de cada espécie ou grupo sucessional, como o ciclo de vida (curto ou longo) influenciam a velocidade e o investimento em crescimento, a depender do seu desempenho metabólico e capacidade de ganho de carbono (REICH *et al.*, 1998; SOUZA *et al.*, 2008). As espécies pioneiras, por exemplo, tendem a apresentar crescimento rápido já nos estágios iniciais de desenvolvimento, em função da intensa atividade fotossintética (BAZZAZ & PICKETT, 1980; CHAZDON *et al.*, 1996; SOUZA *et al.*, 2008), o que garante a essas espécies um ganho de carbono elevada, quando comparado as espécies tardias (BAZZAZ & PICKETT, 1980).

A capacidade de manter o equilíbrio da alocação de recursos e o crescimento em um determinado ambiente estão sujeitos a manutenção de um balanço metabólico positivo, e relacionados à capacidade de ganho de carbono (KRÖMER, 1995). A manutenção de atividades metabólicas pode vir a representar um alto custo energético em ambientes estressantes, ou que exijam altos investimentos em atributos adaptativos, estabelecendo relações competitivas (*trade-offs*) (GIVINISH, 1986; POORTER & POTHMANN, 1992; SIMS & PEARCY, 1994; CLARK *et al.*, 1996). Nesse caso, o investimento em mecanismos adaptativos pode promover a redução da alocação de biomassa voltada para o crescimento (CLARK *et al.*, 1996).

A capacidade de aquisição de carbono pelas espécies vegetais frente às alterações da condição ambiental pode modular não apenas o ganho de carbono de uma espécie, mas também de toda a comunidade vegetal, a depender da flexibilidade metabólica das espécies (VALLADARES *et al.*, 2000, WALTERS, 2005).

1.3 Plasticidade fenotípica e estratégias adaptativas

A capacidade de tolerar e responder a heterogeneidade das condições ambientais está relacionada à habilidade de promover ajustes na expressão do genótipo, o que é denominado plasticidade fenotípica. Esta pode ser definida como a propriedade de um único genótipo expressar diferentes fenótipos induzido pela variabilidade ambiental (BRADSHAW, 1965; SCHLICHTING & PIGLIUCCI, 1998; SULTAN, 2000; 2003; 2004; PIGLIUCCI, 2001).

SCHLICHTING (1986) considera a plasticidade fenotípica como um meio de adaptação dos indivíduos/espécies que varia no espaço e no tempo, e que, segundo GRIME *et al.* (1986) estaria relacionada à manutenção da homeostase, utilização de recursos, e defesa, o que, de acordo com JOHNSON *et al.* (1997) tende a aumentar a probabilidade de sobrevivência das espécies.

O grau de plasticidade na utilização da luz no processo fotossintético é um fator determinante na distribuição das espécies vegetais em ambientes heterogêneos, como o das florestas tropicais (FAVARETTO, 2009; RIBEIRO *et al.*, 2005; SILVESTRINE *et al.*, 2007; SOUZA & RIBEIRO, 2008; SOUZA *et al.*, 2009; VIEIRA *et al.*, 2012). De acordo com KITAJIMA (1996), a capacidade de aclimação a mudanças na intensidade de luz varia entre as espécies e dentro de uma mesma espécie, o que alguns autores relacionam a um conjunto de atributos morfo-fisiológicos (BAZZAZ, 1979; BUDOWSKI, 1965; RIBEIRO *et al.*, 2005; GANDOLFI *et al.*, 2009) e a condição de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (SILVESTRINE *et al.*, 2007; VIEIRA *et al.*, 2012), respectivamente.

Segundo LEE *et al.* (2000) os indivíduos quando expostos a alterações na irradiância, respondem a essas mudanças com a produção de folhas com características morfo-estruturais diferenciadas. A capacidade de resposta às alterações na disponibilidade de luz varia não apenas entre as espécies (THOMPSON *et al.*, 1992), como também ao longo do desenvolvimento. KITAJIMA *et al.* (1996) sugere que os indivíduos mais jovens, as plântulas, possuam maior capacidade de se aclimatar a mudança a qual são expostas.

Esse elevado potencial de aclimação das plântulas pode ser atribuído à constante formação de novas estruturas em função da demanda em crescimento. No caso das plântulas, que ocupam o estrato inferior no sub-bosque e compreendem um estágio transitório e inicial do desenvolvimento vegetal, a utilização de estratégias de sobrevivência e crescimento demandam capacidade de expressar respostas em função das condições ambientais, bem como requerem grande plasticidade fenotípica para garantir o estabelecimento e desenvolvimento (MONTGOMERY, 2004; VALLADARES *et al.*, 2000).

A aclimação a luz e as consequentes alterações ocorrem com o intuito de maximizar os processos metabólicos e garantir o crescimento e desenvolvimento do indivíduo. Tais alterações envolvem ajustes dos órgãos e organelas fotossintetizantes de ordem morfo-fisiológica como mudanças na espessura da lâmina foliar e na proporção de tecidos fotossintetizantes e não fotossintetizantes (RÔÇAS & SCARANO, 2001; SILVA *et al.*, 2010; RABELO *et al.*, 2012; 2013), composição de pigmentos fotossintéticos (SILVESTRINE *et al.*, 2007; LAGE-PINTO *et al.*, 2012; VIEIRA *et al.*, 2012) e capacidade fotossintética (SILVESTRINE *et al.*, 2007; SOUZA *et al.*, 2008; PORTES *et al.*, 2010).

Indivíduos expostos à alta intensidade luminosa tendem a apresentar maior capacidade fotossintética e maior eficiência na carboxilação, características que são atribuídas a quantidade de rubisco (ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase) e ao centro de reação de FSII que aumentam com a expansão do complexo coletor de luz do FSII (EVANS, 1989; HIKOSAKA & TERASHIMA, 1995). BJÖRKMAN (1981) e OGUCHI *et al.* (2003) sugerem que a alta capacidade fotossintética sob alta irradiância estaria relacionada ao aumento na concentração de rubisco nos cloroplastos. Sob condições de baixa luminosidade por sua vez, os indivíduos são capazes de produzir e manter uma grande área foliar, ampliando a superfície para captura da luz, o que lhes confere maior rendimento total, compensando a baixa taxa fotossintética (JONES & MCLEOD 1990; CHAZDON *et al.* 1996).

SOUZA *et al.* (2009) sugerem que a utilização eficiente da luz disponível possa promover vantagem competitiva à espécies vegetais que possuam

maior plasticidade no que se refere ao aproveitamento da transformação de energia luminosa em energia química, o que estaria relacionado a capacidade de uma espécie em expressar diferentes fenótipos em resposta aos fatores ambientais, como disponibilidade de luz. Para SWAINE & WHITMORE (1988), isto se traduziria na capacidade de tolerância de uma espécie a uma determinada condição e/ou ambiente, de modo que ela seja capaz de germinar, se estabelecer e persistir no ambiente.

1.4 Mata Atlântica e o caso da Reserva Biológica União

O bioma Mata Atlântica é um dos mais ricos em biodiversidade, abriga elevado número de espécies animais, vegetais e microorganismos endêmicos, sendo considerado um dos cinco mais importantes *hotspots* no mundo (MYERS *et al.*, 2000). A Mata Atlântica compreende um grande mosaico com formações florestais (Floresta Ombrófila Densa; Floresta Ombrófila Mista; Floresta Ombrófila Aberta; Floresta Estacional Semi-decidual; Floresta Estacional Decidual) (JOLY *et al.*, 1999; OLIVEIRA FILHO & FONTES, 2000) e ecossistemas associados (Manguezais; Restingas, Brejos), de modo que a elevada diversidade de espécies encontradas neste ecossistema está relacionada à grande variedade de habitats disponíveis (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA & INPE, 2012).

Originalmente, a Floresta Atlântica possuía cerca de 1.300.000 Km², cobrindo aproximadamente 15% do território brasileiro (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA & INPE, 2012). Atualmente, é um dos ecossistemas mais ameaçados do planeta, restando entre 13% a 16% em relação a sua área original se levada em consideração todas as áreas de remanescentes florestais (RIBEIRO *et al.*, 2009). Porém, quando contabilizadas as áreas consideradas representativas para a preservação da biodiversidade (fragmentos com mais de 100 hectares), o índice cai para aproximadamente 7% da área original e no estado do Rio de Janeiro este bioma se encontra reduzido a menos de 20% da cobertura original (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA & INPE, 2012).

Segundo LAURANCE (2009), menos de 2% do território atual está distribuído em áreas protegidas (Unidades de conservação e/ou áreas particulares).

A substituição da cobertura vegetal nativa por plantios monodominantes ou pastagens, vem ocasionando redução direta da diversidade da Mata Atlântica e causando perturbações que levam alterações das condições ambientais, dificultando a regeneração natural (EVARISTO *et al.*, 2011). Segundo SARTORI *et al.* (2002), áreas de plantio tendem a gerar maior competição, o que influencia na capacidade de regeneração de espécies nativas e podem promover o surgimento de espécies ou grupos dominantes.

Alguns autores apontam que as alterações das condições de temperatura, umidade e luminosidade (abruptas ou graduais), promovem a variação na dinâmica dos recursos naturais disponíveis (KAPOS, 1989; RODRIGUES, 1995). Tais alterações podem influenciar o estabelecimento, crescimento, sobrevivência e reprodução de espécies nativas em florestas tropicais (UHL, 1987; CHAZDON *et al.*, 1996; NEPSTAD *et al.* 1996; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1996; PADILLA & PUGNAIRE, 2006) e retardar o processo de regeneração natural.

EVARISTO *et al.* (2011) caracterizando as condições microclimáticas de plantios de eucalipto (*Corymbia citriodora*) na Reserva Biológica União (RJ), observaram diferenças entre os plantios que podem ser atribuídas ao período de abandono (ausência de tratamento silvicultural) dos mesmos, e que podem ser diretamente relacionadas ao avanço no estágio de regeneração. Foi observado também que as condições ambientais (umidade e temperatura do ar e do solo; porcentagem de água no solo, radiação) dos plantios que se mostraram mais próximas às verificadas na área de mata nativa, ainda assim, podem ser consideradas desfavoráveis para o estabelecimento de novas espécies. Tais resultados evidenciam as alterações microclimáticas causadas pela substituição da cobertura vegetal.

Alguns estudos na Reserva Biológica União, RJ, sugerem que, embora sejam encontradas espécies nativas regenerando no sub-bosque de plantios de eucalipto (*Corymbia citriodora*), a regeneração tem sido lenta, com baixa diversidade de espécies (RABELO, 2003) e dominância de espécies de

estágios iniciais de sucessão (EVARISTO, 2006), como a espécie *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis* o que configuraria um baixo desenvolvimento do sub-bosque.

RABELO (2003) observou uma distribuição dos indivíduos em forma de J-reverso, com maior densidade de indivíduos nos estratos inferiores, com presença de indivíduos da espécie secundária inicial *Siparuna guianensis* presente nos três estratos de sub-bosque avaliados (plântulas, arbustivos e arbóreos), chegando a representar a terceira espécie mais abundante no estágio de plântula.

Resultados semelhantes foram obtidos por RIBEIRO (2008) que também verificou grande abundância de indivíduos da espécie *Siparuna guianensis*, com a mesma atingindo grande representatividade no total de indivíduos amostrados. A elevada representatividade, ou mesmo a dominância de uma espécie, em sua maioria, ocorre devido à sua capacidade de se sobrepor as demais em função de características que promovam um estabelecimento eficiente. Tais características estariam relacionadas à capacidade de ajuste e modulação de características de ordem morfológica, fisiológica e/ou anatômica, sob condições ambientais distintas, revelando o potencial de aclimatação da espécie (SILVA *et al.*, 2010; LAGE-PINTO *et al.*, 2012).

Compreender as estratégias adaptativas de espécies nativas dominantes e suas interações com o ambiente em diferentes fases de crescimento pode ser considerada a chave em estudos de manejo e conservação, revelando a dinâmica de processos sucessionais na regeneração natural e no estabelecimento da riqueza e diversidade da comunidade.

Levando-se em consideração as características da espécie *Siparuna guianensis* e o levantamento realizado (Item 5.1) alguns questionamentos nortearam este trabalho:

1. Por ser uma espécie de estágio inicial de sucessão, habitar uma área sombreada levaria a uma maior eficiência na captação de luz culminando em adaptações para otimizar a captação e/ou utilização de luz?

2. Existe diferença no conjunto de resposta quanto à plasticidade à luz para plântulas e jovens?

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Caracterizar de forma comparativa a plasticidade fenotípica e sua relação com o desempenho metabólico e características anatômicas de indivíduos de *Siparuna guianensis* de estádios de desenvolvimento distintos (plântulas e jovens) pertencentes a três áreas regenerantes de Mata Atlântica na Reserva Biológica União que formam um gradiente de luz.

2.2 Objetivos específicos

Em plântulas e jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes que diferem quanto à disponibilidade de luz objetivou-se:

2.2.1 Caracterizar a plasticidade do aparato fotossintético relacionando aspectos da anatomia foliar, eficiência fotoquímica e capacidade fotossintética;

2.2.2 Avaliar o padrão de utilização de carbono por meio do investimento em atributos vegetativos (órgãos) e o ganho em crescimento;

3. HIPÓTESES

3.1 A elevada plasticidade da *Siparuna guianensis* a luz é devida ao investimento em diferentes atributos (morfológicos, fisiológicos e anatômicos) que variam em função do estágio de desenvolvimento;

3.2 As plântulas tendem a apresentar maior assimilação de carbono e crescimento, independente do ambiente luminoso.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Escolha e caracterização da espécie estudada

A seleção da espécie foi estabelecida a partir de um levantamento florístico realizado nas três áreas pré-selecionadas da Reserva Biológica União que diferem quanto a características fitossociológicas e microclimáticas (SbDF, SbDI e SbDA) (Figuras 1, 2 e 3 e Tabelas 1 e 2). Foram alocadas cinco parcelas (5m x 5m) por área, totalizando uma amostragem de quinze parcelas. Nestas parcelas foi realizado um levantamento florístico avaliando a abundância total de indivíduos e percentual de representatividade das espécies (ou morfo-espécies) (Tabela 2).

O levantamento realizado indicou que duas espécies, *Xylopia sericea* e *Siparuna guianensis*, possuem grande representatividade em relação ao total amostrado, a depender da área (Tabela 2), sugerindo uma possível dominância dessas espécies. Resultados similares foram encontrados em outros estudos realizados na ReBio União (RABELO, 2003; EVARISTO, 2006; 2008; RIBEIRO, 2008). Embora os resultados demonstrem que a espécie *Xylopia sericea* seja a mais abundante em duas das três áreas de estudo, os resultados obtidos para a espécie *Siparuna guianensis* indicaram uma ampla distribuição da espécie em ambientes contrastantes, uma vez que a mesma mantém um percentual de representatividade bastante semelhante nas três áreas amostradas (Tabela 2).

Esses resultados prévios de abundância, distribuição e percentual de representatividade norteiam a hipótese de que a espécie *Siparuna guianensis* possua uma elevada plasticidade fenotípica, garantindo-lhe a capacidade de se adaptar a diferentes ambientes, o que acarretou na escolha da mesma como material de estudo.

Tabela 1. Levantamento florístico realizado nas três áreas de estudo (SbDF, SbDI e SbDA) na ReBio União. Dados de abundância total, distribuição nas áreas e percentual de representatividade (%)

Área	Abundância Total	Abundância de <i>Siparuna guianensis</i>	Abundância de <i>Xylopia sericea</i>	% <i>Siparuna guianensis</i>
SbDF	217	75	5	34%
SbDI	257	94	123	37%
SbDA	193	60	68	31%
Total	667	229	196	34%

No intuito de relacionar a estrutura populacional nas classes de tamanho à abundância e a ampla distribuição da *Siparuna guianensis* com estratégias adaptativas da espécie durante o crescimento, foram selecionados indivíduos de dois estádios de desenvolvimento: plântulas (até 50 cm de altura) e jovens (altura de 1,6 m a 2 m), ambos na fase vegetativa de desenvolvimento.

Siparuna guianensis

A espécie *Siparuna guianensis* (Figura 4A e B) popularmente conhecida como fedegosa ou negramina, inicialmente classificada como pertencente à família Monimiaceae, atualmente, o gênero *Siparuna* Aublet foi reclassificado, sendo deslocado para a família Siparunaceae (PEIXOTO, 2012).

A família Siparunaceae consiste em dois gêneros, *Glossocalyx*, ocorrendo na África Ocidental, e *Siparuna* na América do Sul, representada por aproximadamente 75 espécies, com a maioria delas pertencentes ao gênero *Siparuna* (RENNER, 1997; RENNER & HAUSNER, 2005). O gênero *Siparuna* compreende espécies de arbustos e arvoretas, possuindo também representantes arbóreos que atingem de 20 a 40 metros de altura (RENNER & HAUSNER, 2005).



Figura 1. Indivíduos de *Siparuna guianensis*. A – Plântula e B – Jovem.

Siparuna guianensis é uma espécie arbustiva ou arvoreta sempre verde nativa de Mata Atlântica, com características de secundária inicial (GANDOLFI *et al.*, 1995; SOUZA *et al.*, 2006). Espécie monóica que atinge de 5 a 9 m de altura de casca cinza e lisa (RENNER & HAUSNER, 2005), com DAP podendo chegar a 20 cm (VALENTINI *et al.*, 2010). COUTO-SANTOS (2007) verificou um padrão contínuo de brotamento, floração e frutificação para a espécie, e caracterizou a zoocoria como principal síndrome de dispersão. Segundo RENNER & HAUSNER (2005), possui distribuição desde a Nicarágua, por todo o norte da América do Sul até o Paraguai, em planícies de florestas primárias e secundárias.

4.2 Área de estudo

Reserva biológica União

A Reserva Biológica União (Rebio União) (Figura 1), criada em 1998, é administrada pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade ICMBio. Antes de sua criação, as terras da Rebio União pertenciam a Fazenda União, de propriedade da Rede Ferroviária Federal (RFFSA), cuja principal

atividade era a produção de dormentes de eucalipto para manutenção das ferrovias.

A Reserva está localizada na região de baixadas litorâneas do estado do Rio de Janeiro, região Centro-Norte Fluminense (22° 27' 30''S e 42° 02' 15''W). Sua área total abrange três municípios: Rio das Ostras (53%), Casimiro de Abreu (46%), Macaé (1%) e apresenta uma área total de 3.126 hectares, com aproximadamente 220 hectares cobertos por plantios de eucalipto (*Corimbya citriodora*) de diferentes idades (IBAMA, 2007, PLANO DE MANEJO REBIO UNIÃO, 2007).

A vegetação da região é classificada como Floresta Tropical Ombrófila Densa, com predomínio local de terras de baixada (RODRIGUES, 2004). O clima predominante na região é tropical úmido, com temperaturas variando, aproximadamente, entre 34°C (máx) e 16°C (mín) e média anual de 25°C (LAGE-PINTO *et al.* 2012).

A pluviosidade na região varia, em média, de 1700 a 2200 mm.ano⁻¹, com 85% das chuvas concentradas entre os meses de outubro a março, e, embora não sejam observadas estações bem definidas, verifica-se uma curta estação seca, principalmente nos meses de julho e agosto (ICMbio, 2007; RIBEIRO, 2008, EVARISTO *et al.*, 2011, LAGE-PINTO *et al.* 2012).

Para o presente estudo foram selecionadas três diferentes áreas da ReBio União (Figura 1) que contrastam quanto às características fitossociológicas (composição e distribuição de espécies e desenvolvimento do sub-bosque) (Figura 2 e Tabela 2) e ao microclima (temperatura, umidade e intensidade luminosa) (Tabela 1 e Figura 3).

Os dados microclimáticos de temperatura, umidade (Termo-higrômetro 910.15 CHH/ Alla Brasil), déficit de pressão de vapor (DPV) e intensidade luminosa (Radiômetro Li-250) foram coletados ao longo de um dia, em um curso de 12 (doze) horas, das 6:00 às 18:00 no mês de dezembro de 2012 (Tabela 1 e Figuras 3). O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado a partir da fórmula $[0,61137 \cdot \text{EXP}((17,502 \cdot T^{\circ}\text{C}) / (240,97 + T^{\circ}\text{C})) \cdot (1 - (\text{UR}\% / 100))]$, valores obtidos em KPa, onde: T°C corresponde a temperatura em °C e UR%, umidade relativa (Unwin, 1980).

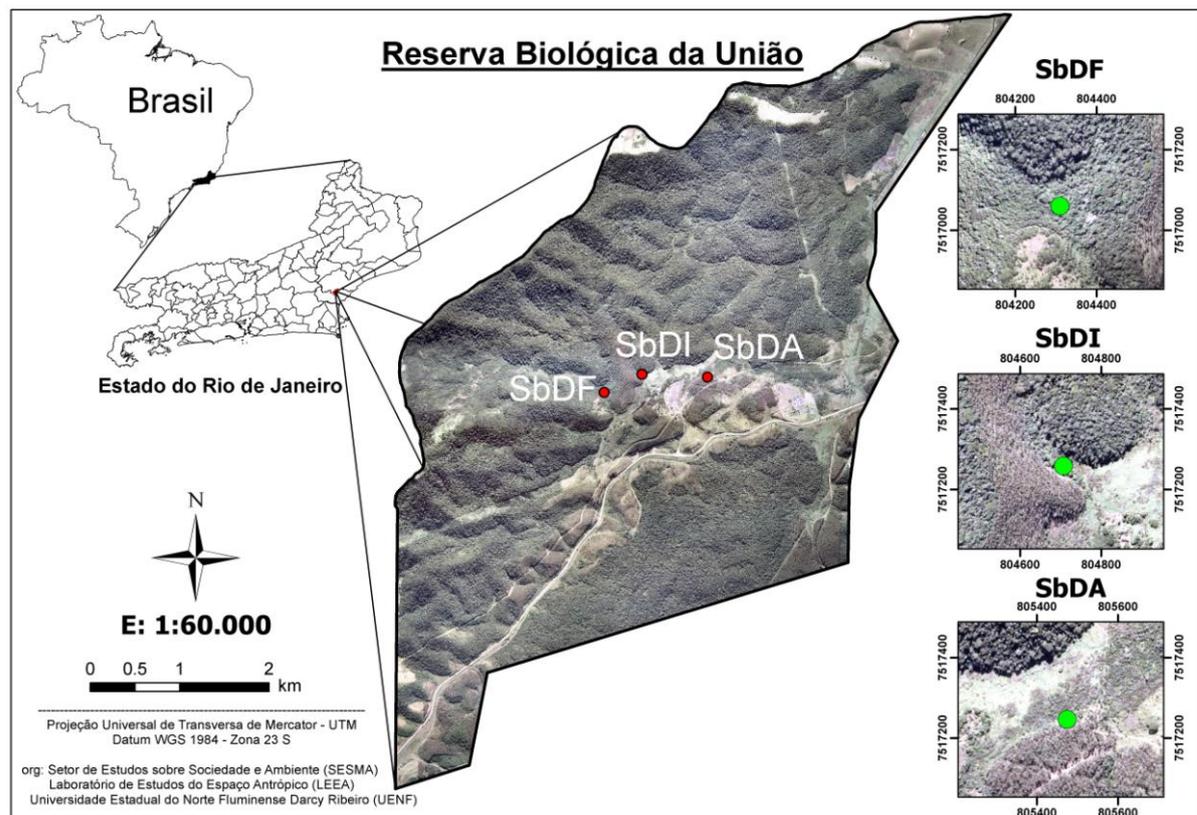


Figura 2. Mapa da área de estudo: Reserva Biológica União, RJ. Localização das áreas de estudos: SbDF – Sub-bosque de Dossel Fechado; SbDI – Sub-bosque de Dossel Intermediário; e SbDA – Sub-bosque de Dossel Aberto.

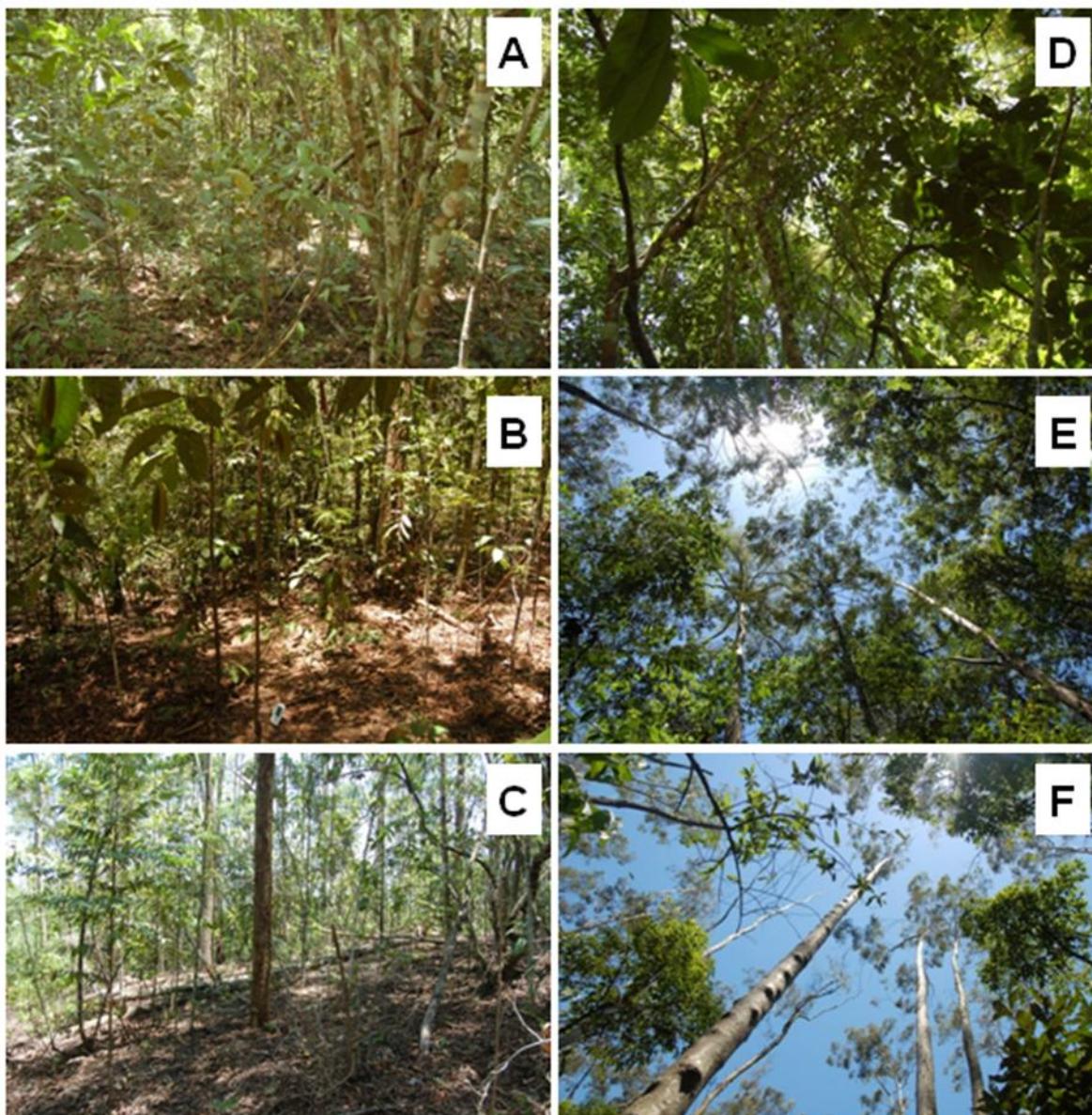


Figura 3. Imagens da região de sub-bosque e de dossel das áreas de estudo. A e D – Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF) - corresponde à região de mata secundária nativa na faixa de borda, com estrato arbóreo desenvolvido e com ampla cobertura de dossel; B e E – Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) – corresponde a área de plantio de eucalipto (*Corymbia citriodora*) abandonado (sem tratamentos silviculturais) com sub-bosque em desenvolvimento e cobertura de dossel intermediária; C e F – Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA) – corresponde à área de plantio de eucalipto (*Corymbia citriodora*) abandonado (sem tratamentos silviculturais) com sub-bosque pouco desenvolvido e cobertura de dossel reduzida.

Tabela 2. Caracterização da Densidade de Fluxo Fótons Fotossintéticos (DFFF - $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) disponíveis para os estádios de desenvolvimento (plântulas e jovens) e do Déficit de Pressão de Vapor (DPV - KPa) em Dez/2012 das áreas de estudo ao longo do dia. SbDF – Sub-bosque de Dossel Fechado; SbDI – Sub-bosque de Dossel Intermediário; SbDA - Sub-bosque de Dossel Aberto ao longo do dia

		Horários do dia (horas) / DFFF ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) / DPV*													
Áreas	Estádios de desenvolvimento	06:00		08:00		10:00		12:00		14:00		16:00		18:00	
		DFFF	DPV	DFFF	DPV	DFFF	DPV	DFFF	DPV	DFFF	DPV	DFFF	DPV	DFFF	DPV
SbDF	Plântulas	1	0,49	8	0,57	68	0,87	114	2,44	22	2,27	7	1,68	2	1,14
	Jovens	2,4	0,49	11	0,57	73	0,87	182	2,44	26	2,27	9	1,68	3	1,14
SbDI	Plântulas	68	0,61	135	1,29	136	1,68	689	2,65	147	2,95	11	1,82	3	1,47
	Jovens	92	0,61	92	1,29	390	1,68	798	2,65	256	2,95	11	1,82	3	1,47
SbDA	Plântulas	164	0,73	196	1,63	924	2,38	1198	4,57	698	4,72	22	2,86	3	2,47
	Jovens	198	0,73	242	1,63	741	2,38	1639	4,57	1498	4,72	24	2,86	4	2,47

*Os valores representam a média de 10 pontos no ambiente.

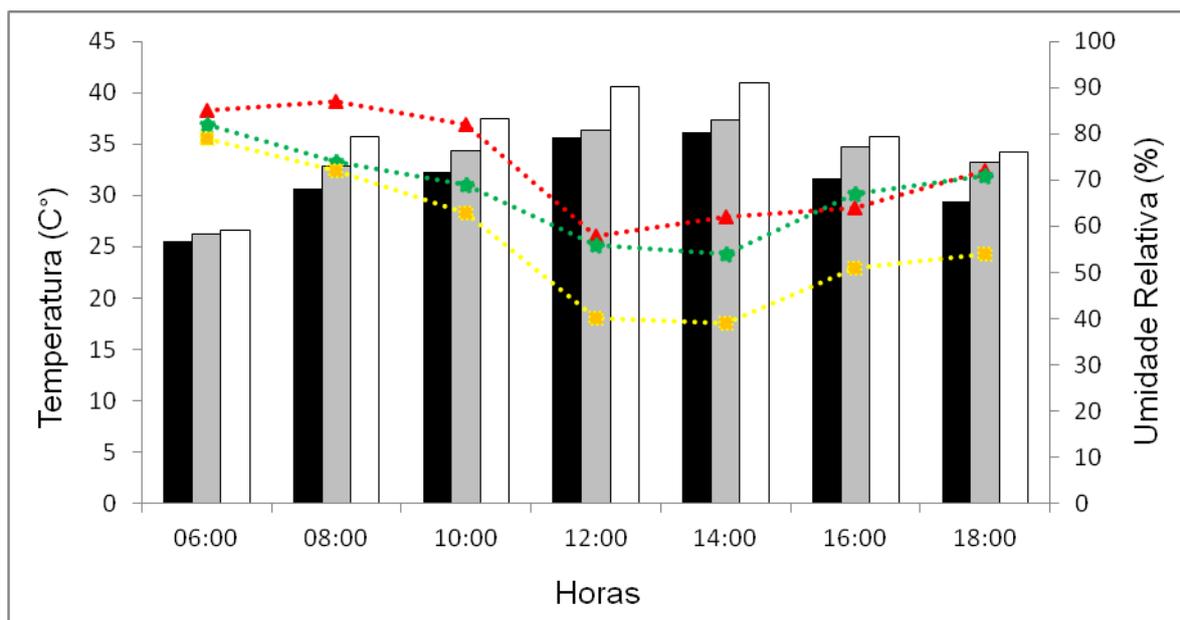


Figura 4. Caracterização microclimática (valores médios de umidade relativa e temperatura) das áreas de estudo ao longo do dia em Dez/2012. Linhas representam a Umidade Relativa (%) SbDF (••▲••); SbDI (••●••); SbDA (••■••) e barras representam a Temperatura, onde: SbDF (■); SbDI (■); SbDA (□), onde: SbDF - Sub-bosque de Dossel Fechado; SbDI – Sub-Bosque de Dossel Intermediário; SbDA – Sub-Bosque de Dossel Aberto.

4.3 Avaliações

4.3.1 Análises de crescimento

As avaliações foram realizadas mensalmente no período de Setembro/2012 à Dezembro/2012. Foi acompanhado o crescimento de 10 indivíduos de *Siparuna guianensis* por área (SbDF, SbDI e SbDA) sendo 5 indivíduos para cada estágio de desenvolvimento (plântula e jovem) (n=5).

Nos indivíduos selecionados foram realizadas as medições dos parâmetros:

- I. Número de folhas (NF) - a partir da contagem;
- II. Altura (A) - desde o solo até a gema apical com o auxílio de fita métrica (m);
- III. Diâmetro do caule a altura do solo (DAS) com a utilização de paquímetro digital (cm);
- IV. Área foliar total (AFT) a partir de imagens fotográficas e analisadas no programa Image J (m²);

A partir do conjunto de parâmetros de crescimento foram calculados:

- I. Valor final (VF) - dados referentes à última avaliação realizada (período de dezembro);
- II. Crescimento absoluto (CA) - diferença entre as avaliações final e inicial, respectivamente;
- III. Ganho percentual de crescimento (Ganho%) – percentual calculado relacionando o crescimento absoluto (CA) e o valor final (Ganho% = $CA \cdot 100\% / VF$).

4.3.2 Assimilação de CO₂

Para a obtenção destes dados foi utilizado o analisador de gás no infravermelho (IRGA) portátil, modelo CIRAS-2 da PP Systems, UK. As medidas foram realizadas ao longo do dia, nos horários de 8:00am, 12:00pm e 4:00pm, com as medidas sendo feitas na região central da superfície adaxial (evitando-se a nervura central) de folhas completamente expandidas e saudáveis (livres de necrose ou ferimentos), padronizando-se o uso do terceiro par de folhas do ramo.

As avaliações foram realizadas em duas amostragens, Setembro/2012 e Dezembro/2012, trabalhando-se com a média das amostragens, sendo calculada a integral do curso diário (8:00am, 12:00pm e 4:00pm). Foram selecionados 8 (oito) indivíduos por área (SbDF, SbDI e SbDA), 4 (quatro) para cada estágio de desenvolvimento (plântula e jovem), (n=4), com as medidas sendo realizadas em duas folhas por indivíduo.

Os parâmetros avaliados foram:

- I. Assimilação de CO₂ potencial ($A_{potencial}$) - medidas sob intensidade luminosa artificial de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. A intensidade fixada a partir da curva de luz da espécie (Figura 5), corroborando com LAGE-PINTO *et al.* (2012).
- II. Assimilação de CO₂ efetiva ($A_{efetiva}$) - medidas em condições naturais de luminosidade de cada ambiente (radiação incidente local, Tabela 1);
- III. Variação da capacidade assimilativa ($\Delta_{assimilação}$) – diferença entre assimilação potencial e efetiva:

$$\Delta_{assimilação} = A_{potencial} - A_{efetiva}$$

Os subitens I, II e III foram realizados de forma sequencial, sendo obtidos, inicialmente, os dados de assimilação de CO₂ potencial (subitem I) e, imediatamente após, foram obtidos os dados de assimilação de CO₂ efetiva (subitem II) e posteriormente, realizado o cálculo da Variação da capacidade assimilativa (subitem III). Os parâmetros são descritos em $\text{mmolm}^{-2}\text{dia}^{-1}$.

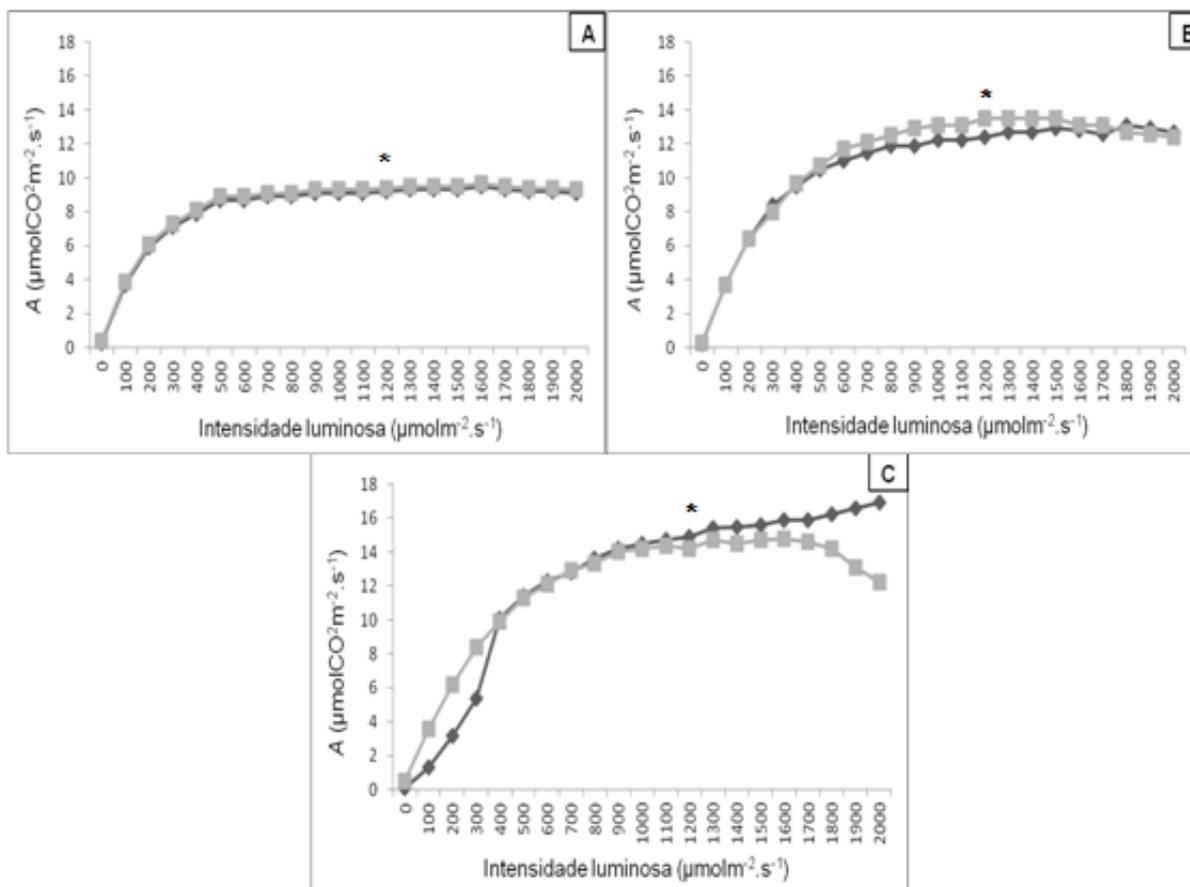


Figura 5. Curvas de resposta à luz. A - Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF); B - Sub-bosque de Dossel Intermediária (SbDI); C - Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA). (◆) para plântulas e (■) para jovens. (n=3) (*) representa a intensidade luminosa saturante estabelecida ($1200 \mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Adicionalmente, foram realizadas as curvas $A/DFFF$, relacionando a assimilação à densidade de fluxo de fótons fotossintéticos, e as curvas A/C_i relacionando a assimilação de CO₂ atmosférico com a concentração de CO₂ no

mesofilo foliar. As curvas foram realizadas de forma sequencial, em dias distintos das avaliações de assimilação de CO₂ (Item 5.3.2), sendo obtidos inicialmente os dados da curva A/DFFF e, posteriormente, os dados da curva A/C_i, em 6 (seis) indivíduos por área de estudo (SbDF, SbDI e SbDA), sendo 3 (três) para cada estágio de desenvolvimento (plântula e jovem) (n=3), no período entre 8:00 h e 11:00 h.

4.3.3 Curvas A/DFFF

As curvas A/DFFF foram realizadas variando a intensidade luminosa fornecida (DFFF) de 0 a 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}\text{s}^{-2}$, com a utilização do analisador de gás carbônico infravermelho (IRGA) portátil (CIRAS-2 da PP Systems, UK). A concentração de CO₂ foi fixada em 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (concentração atmosférica) e a umidade em 80%. As curvas foram ajustadas segundo o modelo proposto por PRADO & MORAES (1997).

A partir da curva A/DFFF foram descritas as variáveis: capacidade fotossintética máxima ($A_{\text{máxLuz}}$ em $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) e ponto de saturação luminoso (P_{SatLuz} em $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

4.3.4 Curvas A/ C_i

As curvas A/C_i foram realizadas com a utilização do analisador de gás carbônico infravermelho (IRGA) portátil (CIRAS-2 da PP Systems, UK) a partir da variação da concentração de CO₂ fornecida. A irradiância saturante foi fixada em 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e a umidade em 80%. O protocolo utilizado compreendeu variação do CO₂ atmosférico nas concentrações de 380; 300; 250; 200; 150; 100; 50; 380; 450; 550; 650; 800; 1000 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), com base em AINSWORTH *et al.* (2002). As curvas foram ajustadas de acordo com a equação de MONTEIRO & PRADO (2006).

Com base na curva A/C_i foram calculadas as variáveis: velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ($V_{cmáx}$ em $\mu\text{molm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), taxa máxima de transporte de elétrons ($J_{máx}$ em $\mu\text{molm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), utilização da triose fosfato (UTF em $\mu\text{molm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), capacidade fotossintética potencial ($A_{máxCO_2}$ - assimilação máxima de CO_2 em $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a partir do modelo proposto por SHARKEY (1988) e SHARKEY *et al.* 2007, e limitação estomática relativa da fotossíntese (L_s), conforme FARQUHAR & SHARKEY (1982).

4.3.5 Fluorescência da clorofila a

As medidas de atividade fotoquímica a partir da emissão de fluorescência foram realizadas no período de 12:00 h às 14:00 h, nos mesmos dias das avaliações de assimilação de CO_2 (Item 4.3.2), com a utilização do fluorímetro modulado portátil (FMS2 da Hansatech, UK). As folhas foram pré-adaptadas ao escuro por 30 minutos com a utilização de cliques foliares, seguindo o modelo adaptado de GENTY *et al.*, (1989) e VAN KOOTEN & SNEL (1990). As variáveis determinadas foram: rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) e coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NQP). Os valores de rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) foram obtidos simultaneamente aos de assimilação potencial ($A_{potencial}$; Item 5.3.2). A taxa de transporte de elétrons ETR ($\mu\text{molm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) foi calculada de acordo com BILGER *et al.* (1995). Em todas as avaliações foram utilizadas as mesmas folhas das avaliações de assimilação de CO_2 (Item 4.3.2).

4.3.6 Teor de pigmentos fotossintéticos

Ao final da avaliação de crescimento (Dezembro/2012), foi retirado um disco foliar de área conhecida do limbo de cada indivíduo ($n=4$) para ambos os estádios de desenvolvimento (plântula e jovem) em cada uma das áreas (Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA)). As folhas utilizadas foram as mesmas das amostragens anteriores (Itens 4.3.2 e 4.3.3).

Os discos foram cortados em tiras e mantidos em tubos plásticos com rosca com capacidade para 15 mL, contendo 5 mL do solvente orgânico DMSO (Dimetilsulfóxido), protegidos da luz. O teor de pigmentos, clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides foi determinado a partir do extrato contido nos frascos após 5 (cinco) dias em contato com os fragmentos foliares. Uma alíquota de 1,0 mL de DMSO de cada amostra foi submetida a leituras em espectrofotômetro UV/VIS (Shimadzu modelo UV-1800) nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665 nm, de acordo com WELLBURN (1994). Os teores de clorofila total (*a* + *b*) e a razão clorofila *a/b* foram posteriormente calculados. Os valores das concentrações de pigmentos foram obtidos em $\mu\text{g/mL}$ e, posteriormente, convertidos à $\text{nmol}\cdot\text{cm}^{-2}$.

4.3.7 Anatomia foliar

As folhas utilizadas foram as mesmas das amostragens anteriores (Item 4.3.2, 4.3.3 e 4.3.4). Os fragmentos foram fixados ainda no campo, imersos em solução de glutaraldeído 2,5%, paraformaldeído 4,0% e tampão cacodilato de sódio 0,05 M em pH 7,2. Posteriormente em laboratório, os fragmentos foram lavados em tampão cacodilato 0,05 M e pós-fixado em solução de Tetróxido de Ósmio 1% e tampão cacodilato 0,05 M, à temperatura ambiente. Após uma nova lavagem em tampão cacodilato 0,05M, os fragmentos foram desidratados em uma série crescente de acetona (50%, 70%, 90% e por 3 vezes em 100%).

4.3.7.1 Microscopia Óptica

Após a etapa de desidratação os fragmentos foliares foram submetidos à etapa de infiltração, com a acetona sendo substituída de forma gradual por resina epóxi (Epon 812). Os fragmentos infiltrados em resina pura foram transportados para formas e levados para estufa a 60° por 48 horas para a polimerização e obtenção dos blocos. Foram realizados cortes semifinos com 0,7 μ de espessura no ultramicrótomo (Reichert Ultracut S) com o auxílio de faca de vidro no sentido transversal. Os cortes foram corados com azul de toluidina 1% por \pm 1 minuto. As lâminas foram seladas com Entelan® e analisadas em microscopia óptica de campo claro (Axioplan ZEISS).

4.3.7.2 Parâmetros quantitativos da lâmina foliar

A partir dos cortes transversais foram calculados: a espessura da lâmina foliar, parênquima paliçádico, parênquima lacunoso, epiderme adaxial e abaxial e cutícula da epiderme adaxial. O programa de processamento de imagens ANALYSIS SIS LINK/OXFORD – ZEISS foi utilizado para a análise das imagens obtidas. Foram utilizados 25 conjuntos de medições por indivíduo (plântula e jovem) para cada área (SbDF, SbDI e SbDA), (n=4).

4.3.8 Coeficiente de ajuste a sombra (CAS)

Cálculo para estimativa da capacidade de resposta a diferentes condições de luz relacionando as diferentes condições de luminosidade, tendo como referência o ambiente de menor disponibilidade de luz.

Calculado segundo LAISK *et al.* (2005), onde:

$$\text{CAS} = 1 - (\text{sombra/sol})$$

- I. Sol – é o ambiente de referência e corresponde ao ambiente de maior disponibilidade luminosa, no caso, Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA);
- II. Sombra – corresponde ao ambiente de menor disponibilidade luminosa, no caso, o Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e o Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF).

Assim, o cálculo de CAS foi realizado através das fórmulas (1) e (2), relacionando os ambientes de menor luminosidade (SbDF e SbDI) tendo por base o ambiente de maior disponibilidade luminosa (SbDA):

$$(1) \text{ CAS} = 1 - \text{SbDF}/\text{SbDA}$$

$$(2) \text{ CAS} = 1 - \text{SbDI}/\text{SbDA}$$

Foi calculado para os parâmetros das Curvas A/C_i e $A/DFFF$, fluorescência da clorofila a , teor de pigmentos e parâmetros quantitativos da lâmina foliar (itens: 5.3.3; 5.3.4; 5.3.5; 5.3.6; 5.3.7.2, respectivamente)

4.4 Análise estatística

Os dados (análise de crescimento, assimilação de CO_2 , curvas A/C_i e $A/DFFF$, fluorescência da clorofila a , teor de pigmentos fotossintéticos e parâmetros quantitativos da lâmina foliar) foram tratados com análise de variância (ANOVA – *two-way*) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Foi realizada uma análise multivariada por componentes principais (PCA) para verificar a separação dos diferentes conjuntos amostrais em grupos

a partir dos parâmetros avaliados. O software PC-ORD versão 4 (MJM Software Design, Gleneden Beach, OR USA) foi utilizado.

5. RESULTADOS

As variáveis de análise de crescimento revelaram aumento progressivo nos valores médios em função da maior disponibilidade luminosa, embora nem sempre tenha sido verificada diferença significativa (Tabela 3). As variáveis número de folhas (NF) e área foliar total (AFT) apresentaram maiores valores em crescimento absoluto (CA) e ganho percentual para os indivíduos jovens, enquanto que, para os dados referentes a altura (A) foram observados maiores valores em ganho percentual de crescimento no estágio de plântula. Para o diâmetro a altura do solo (DAS) não foi observado padrão de variação em relação ao estágio de desenvolvimento.

Foram observadas diferenças significativas para os valores de integração diária da assimilação de CO₂ (potencial e efetiva) a depender do ambiente, com maior captura de carbono nas áreas de maior disponibilidade luminosa (Figura 6A e B). Foram verificados desempenhos distintos com relação aos estádios de desenvolvimento para a assimilação efetiva para as áreas SbDF e SbDI (Figura 6B). Para os dados de variação na eficiência assimilativa ($\Delta_{assimilação}$), a área SbDF foi a que possibilitou condições mais homogêneas entre os estádios, não sendo verificada diferenças significativas. Os maiores valores de $\Delta_{assimilação}$ foram observados em resposta a redução na disponibilidade de luz (Figura 6C).

Através da análise da Tabela 4 podemos observar que o gradiente de luz gerou padrões de respostas diferenciados para alguns parâmetros em função dos estádios de desenvolvimento.

Tabela 3. Valores médios de crescimento no período de Setembro/2012 a Dezembro/2012. Valor Final (VF), Crescimento absoluto (CA) e Ganho percentual (Ganho%) em Número de folhas (NF), altura (A), diâmetro à altura do solo (DAS) e área foliar total (AFT) em plântulas e indivíduos jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastante: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel aberto (SbDA). Letras maiúsculas comparam os ambientes em cada estágio de desenvolvimento. Letras minúsculas comparam os estágios de desenvolvimento dentro dos ambientes ($p \leq 0,05$)

	SbDF						SbDI						SbDA					
	Plântula			Jovem			Plântula			Jovem			Plântula			Jovem		
	VF	CA	Ganho%	VF	CA	Ganho%	VF	CA	Ganho%	VF	CA	Ganho%	VF	CA	Ganho%	VF	CA	Ganho%
NF	8,6 ^{Bb}	1,89 ^{Cb}	22,02 ^{Ba}	72 ^{Aa}	23,09 ^{Ba}	32,08 ^{Ba}	18 ^{Ab}	4,51 ^{Bb}	25,09 ^{Bb}	80,2 ^{Aa}	34,97 ^{Aa}	43,61 ^{ABa}	12,8 ^{Ab}	5,7 ^{Ab}	44,88 ^{Aa}	66,6 ^{Ba}	34,9 ^{Aa}	52,46 ^{Aa}
A (m)	0,27 ^{Bb}	0,03 ^{Bb}	11,19 ^{Ba}	1,95 ^{Aa}	0,18 ^{Ba}	9,35 ^{Aa}	0,31 ^{Ab}	0,04 ^{Bb}	15,01 ^{ABa}	2,01 ^{Aa}	0,21 ^{Ba}	10,38 ^{Aa}	0,34 ^{Ab}	0,07 ^{Ab}	22,19 ^{Aa}	1,92 ^{Aa}	0,29 ^{Aa}	15,41 ^{Aa}
DAS (mm)	3,24 ^{Bb}	0,71 ^{Bb}	21,55 ^{Aa}	12,84 ^{Ba}	2,98 ^{Ba}	23,21 ^{Aa}	4,8 ^{Ab}	1,01 ^{Ab}	21,18 ^{Aa}	16,3 ^{Aa}	2,17 ^{Ca}	13,35 ^{Bb}	4,1 ^{Ab}	1,04 ^{Ab}	25,43 ^{Aa}	17,5 ^{Aa}	4,3 ^{Aa}	24,59 ^{Aa}
AFT (m²)	2,0 ^{Bb}	0,33 ^{Cb}	16,5 ^{Bb}	34,3 ^{Ca}	10,1 ^{Ca}	29,5 ^{Ba}	5,1 ^{Ab}	0,95 ^{Bb}	18,6 ^{Bb}	59,9 ^{Aa}	20,6 ^{Aa}	34,5 ^{Aa}	5,2 ^{Ab}	1,65 ^{Ab}	31,9 ^{Aa}	46,1 ^{Ba}	16,3 ^{Ba}	35,5 ^{Aa}

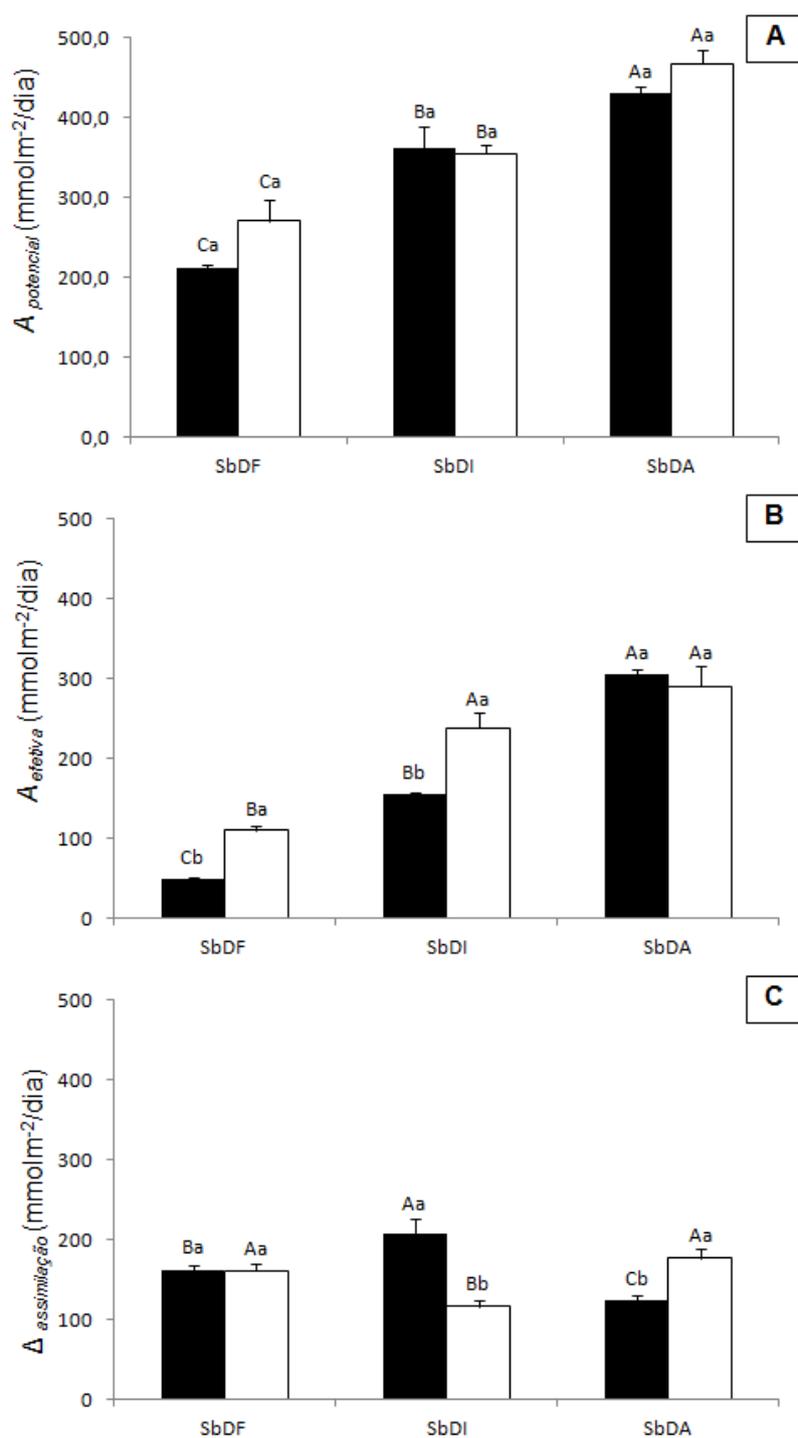


Figura 6. Integração dos valores de assimilação de CO₂ diária - Assimilação potencial de CO₂ ($A_{potencial}$) (A), Assimilação efetiva de CO₂ ($A_{efetiva}$) (B) e Variação da eficiência assimilativa ($\Delta_{assimilação} = A_{potencial} - A_{efetiva}$) (C) de plântulas (■) e Jovens (□) de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastante: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA). Os dados foram coletados às 8:00AM, 12:00PM e 16:00PM. Letras maiúsculas comparam os ambientes em cada estágio e letras minúsculas comparam os estádios de desenvolvimento dentro dos ambientes, ($p \leq 0,05$).

De modo geral, os valores médios para os teores de clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), razão clorofila *a/b* (Clo *a/b*) e clorofila total (Clo total) não variaram significativamente em função da disponibilidade de luz ou dos estádios de desenvolvimento (Tabela 4). Entretanto, foram observados os maiores valores médios de clorofila e suas relações nas áreas de maior intensidade luminosa em indivíduos jovens (Tabela 4). Os teores de carotenoides foram significativamente maiores nos indivíduos das áreas de maior disponibilidade luminosa (SbDA), não sendo verificada diferença significativa entre os estádios de desenvolvimento (Tabela 4).

Os valores de rendimento quântico potencial do FSII (F_v/F_m), não apresentaram diferença significativa quando comparados os estádios de desenvolvimento nos ambientes e ao longo do gradiente de luminosidade (SbDF, SbDI e SbDA) (Tabela 4). O coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) foram significativamente maiores para os indivíduos jovens das áreas de maior luminosidade (SbDI e SbDA) (Tabela 4). O coeficiente de dissipação não-fotoquímico (NPQ) foi maior nas plântulas das áreas SbDF e SbDA. O rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) apresentou maiores valores para os indivíduos jovens das áreas SbDI e SbDA (Tabela 4).

Na avaliação entre os ambientes, foi observado que, para grande parte dos parâmetros de assimilação de carbono, a elevação da intensidade luminosa das áreas levou a um aumento nos valores médios (Tabela 4). Os valores de capacidade fotossintética máxima ($A_{m\acute{a}xLuz}$) foram significativamente maiores para os indivíduos da área SbDA. O ponto de saturação luminoso (P_{SatLuz}), mostrou valores médios superiores em plântulas quando comparadas aos jovens, embora não tenha sido verificada diferença significativa em todas as áreas. Ambos os estádios de desenvolvimento apresentaram um aumento significativo na $A_{m\acute{a}xLuz}$ e P_{SatLuz} em resposta a maior luminosidade (Tabela 4).

Indivíduos de estádios de desenvolvimento diferentes apresentaram desempenho semelhante para capacidade fotossintética potencial ($A_{m\acute{a}xCO_2}$), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ($V_{cm\acute{a}x}$), taxa máxima de transporte de elétrons ($J_{m\acute{a}x}$), utilização da triose fosfato (UTF) e limitação estomática relativa da fotossíntese (L_s), com aumento em resposta ao gradiente de luz.

Tabela 4. Valores médios de Clorofila a (Clo a), Clorofila b (Clo b), Carotenóides (Caro), Razão clorofila a/b (Clo a/b), Razão clorofila total (Clo total), rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$), taxa de transporte de elétrons (ETR), capacidade fotossintética máxima ($A_{\text{máxLuz}}$) e ponto de saturação luminoso (P_{SatLuz}), capacidade fotossintética potencial ($A_{\text{máxCO}_2}$), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ($V_{\text{cmáx}}$), taxa máxima de transporte de elétrons ($J_{\text{máx}}$), utilização da triose fosfato (TPU), limitação estomática relativa da fotossíntese (L_s) e Coeficiente de ajuste a sombra (CAS) em plântulas e jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastantes: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel aberto (SbDA). Letras maiúsculas comparam os ambientes em cada estágio de desenvolvimento. Letras minúsculas comparam os estádios de desenvolvimento dentro dos ambientes. ($p \leq 0,05$).

Parâmetros	SbDF		CAS		SbDI		CAS		SbDA	
	Post seedling	Sapling	Post seedling	Sapling	Post seedling	Sapling	Post seedling	Sapling	Post seedling	Sapling
Clo a (nmol cm ⁻²)	27,44 ^{Aa}	33,03 ^{Aa}	0,09	0,11	26,03 ^{Aa}	32,98 ^{Aa}	0,14	0,11	30,22 ^{Aa}	37,17 ^{Aa}
Clo b (nmol cm ⁻²)	9,42 ^{Aa}	10,71 ^{Aa}	0,03	0,05	8,81 ^{Ab}	11,28 ^{Aa}	0,09	-0,01	9,70 ^{Aa}	11,22 ^{Aa}
Caro (nmol cm ⁻²)	4,13 ^{Ba}	4,67 ^{Ba}	0,31	0,32	4,01 ^{Ba}	4,89 ^{Ba}	0,33	0,29	6,01 ^{Aa}	6,85 ^{Aa}
Clo a/b	2,91 ^{Aa}	3,08 ^{Aa}	0,06	0,06	2,97 ^{Aa}	2,93 ^{Aa}	0,05	0,11	3,11 ^{Aa}	3,29 ^{Aa}
Total clo (nmol cm ⁻²)	36,86 ^{Aa}	43,75 ^{Aa}	0,08	0,10	34,84 ^{Ab}	44,26 ^{Aa}	0,13	0,09	39,92 ^{Aa}	48,39 ^{Aa}
F _v /F _m	0,82 ^{Aa}	0,82 ^{Aa}	-0,01	0,08	0,81 ^{Aa}	0,82 ^{Aa}	0,00	0,08	0,81 ^{Aa}	0,89 ^{Aa}
qP	0,81 ^{Aa}	0,85 ^{Ba}	0,05	0,04	0,85 ^{Aa}	0,85 ^{Ba}	0,00	0,04	0,85 ^{Ab}	0,89 ^{Aa}
NPQ	0,61 ^{Aa}	0,44 ^{Bb}	-0,17	-0,76	0,57 ^{Aa}	0,59 ^{Aa}	-0,10	-1,36	0,52 ^{Aa}	0,25 ^{Cb}
$\Delta F/F_m'$	0,12 ^{Aa}	0,11 ^{Ba}	0,08	0,35	0,15 ^{Aa}	0,17 ^{Aa}	-0,15	0,00	0,13 ^{Ab}	0,17 ^{Aa}
ETR (μmolm ⁻² s ⁻¹)	56,19 ^{Ca}	57,67 ^{Ca}	0,08	0,27	76,27 ^{Ab}	84,81 ^{Aa}	-0,24	-0,08	61,31 ^{Ab}	78,63 ^{Aa}
A_{maxlight} (μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	8,97 ^{Ca}	9,23 ^{Ca}	0,41	0,37	12,72 ^{Ba}	13,18 ^{Ba}	0,16	0,10	15,16 ^{Aa}	14,66 ^{Aa}
P_{satlight} (μmolfótons m ⁻² s ⁻¹)	527,91 ^{Ca}	456,25 ^{Ba}	0,50	0,40	714,59 ^{Ba}	712,36 ^{Aa}	0,32	0,06	1047,17 ^{Aa}	757,18 ^{Ab}
A_{maxCO_2} (μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	16,59 ^{Ca}	14,46 ^{Ba}	0,32	0,38	19,01 ^{Ba}	20,68 ^{Aa}	0,22	0,11	24,45 ^{Aa}	23,33 ^{Aa}
$V_{\text{cmáx}}$ (μmolm ⁻² s ⁻¹)	45,50 ^{Ba}	51,33 ^{Ba}	0,48	0,45	105,67 ^{Aa}	93,21 ^{Aa}	-0,21	0,00	87,67 ^{Aa}	93,67 ^{Aa}
$J_{\text{máx}}$ (μmolm ⁻² s ⁻¹)	58,23 ^{Ba}	57,32 ^{Ba}	0,28	0,29	78,27 ^{Aa}	81,33 ^{Aa}	0,03	-0,01	81,09 ^{Aa}	80,33 ^{Aa}
TPU (μmolm ⁻² s ⁻¹)	5,27 ^{Ba}	4,57 ^{Ba}	0,23	0,33	5,93 ^{ABa}	6,42 ^{Aa}	0,13	0,07	6,83 ^{Aa}	6,87 ^{Aa}
L _s	15,04 ^{Bb}	22,78 ^{Aa}	0,47	0,15	26,30 ^{Aa}	24,63 ^{Aa}	0,08	0,08	28,51 ^{Aa}	26,82 ^{Aa}

Foram observados os maiores valores do coeficiente de ajuste a sombra (CAS) na comparação entre as áreas mais contrastantes, SbDF e SbDA, para os parâmetros: *Caro*, qP , $\Delta F/F_m'$, ETR, $A_{m\acute{a}xLuz}$, P_{SatLuz} , $A_{m\acute{a}xCO_2}$, $V_{cm\acute{a}x}$, $J_{m\acute{a}x}$, TPU, L_S . Quando comparados os estádios de desenvolvimento nas áreas (SbDF, SbDI e SbDA), foi verificado maior ajuste em indivíduos jovens e aumento do mesmo em resposta ao aumento da intensidade luminosa nos ambientes (Tabela 4).

A correlação de Pearson entre o coeficiente de dissipação não fotoquímico (NPQ) e teor de carotenóides (*Caro*) revelou associações positivas para os ambientes SbDI e SbDA. Na área SbDI, a correlação positiva foi verificada para os indivíduos jovens, e na área SbDA, plântulas e jovens apresentaram correlação positiva. Foram verificados valores significativos para as correlações ($p \leq 0,05$), com exceção das plântulas da área SbDF (Tabela 5).

Tabela 5. Valores de r da correlação de Pearson entre o coeficiente de dissipação não fotoquímico (NPQ) e teor de carotenoides (*Caro*) em plântulas e jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastantes: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel aberto (SbDA) ($p \leq 0,05$).

	Correlação <i>Caro</i> x NPQ		
	SbDF	SbDI	SbDA
Plântulas	-0,0079	-0,998	0,9960
Jovens	-0,7530	0,7390	0,7140

As espessuras da lâmina foliar e do parênquima lacunoso foram significativamente maiores nos indivíduos jovens, independente do ambiente (Tabela 6 e Figura 7). A espessura da cutícula e do parênquima paliçádico apresentaram valores significativamente maiores nas áreas de maior disponibilidade luminosa (SbDF<SbDI<SbDA). Além do alongamento, foi observada a formação de até dois estratos de células do parênquima paliçádico

em indivíduos das áreas com maior disponibilidade luminosa (Figura 7C, D, E e F). Não foram verificadas, porém, diferenças significativas para espessura do parênquima paliçádico em relação ao estágio de desenvolvimento nas áreas SbDF e SbDA (Tabela 6 e Figura 7). As superfícies adaxial e abaxial são formadas por uma única camada de células (Figura 7), não sendo verificadas diferenças significativas quando comparadas as espessuras das superfícies em relação aos estádios de desenvolvimento e ambientes (Tabela 6). As plântulas da área SbDF apresentaram maior convexidade das paredes periclinais externas das células epidérmicas que os indivíduos jovens (Figura 8 - seta).

Tabela 6. Valores médios da espessura (μm) da Lâmina foliar, Cutícula, Superfície Adaxial, Parênquima Paliçádico, Parênquima Lacunoso e Superfície Abaxial em plântulas e jovens de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes de luminosidade contrastantes: S Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel aberto (SbDA). Letras maiúsculas comparam os ambientes em cada estágio de desenvolvimento. Letras minúsculas comparam os estádios de desenvolvimento dentro dos ambientes. ($p \leq 0,05$).

Espessura (μm)	SbDF		CAS		SbDI		CAS		SbDA	
	Post seedling	Sapling	Post seedling	Sapling	Post seedling	Sapling	Post seedling	Sapling	Post seedling	Sapling
Lâmina foliar	181,6 ^{Ab}	201,5 ^{Aa}	0,05	0,05	171,1 ^{Ab}	210,4 ^{Aa}	0,10	0,01	191,0 ^{Ab}	211,7 ^{Aa}
Cutícula	1,0 ^{Ca}	0,82 ^{Ca}	0,47	0,63	1,3 ^{Ba}	1,4 ^{Ba}	0,32	0,38	1,9 ^{Ab}	2,24 ^{Aa}
Superfície adaxial	31,2 ^{Aa}	36,4 ^{Aa}	-0,03	-0,22	32,8 ^{Aa}	33,2 ^{Aa}	-0,09	-0,11	30,2 ^{Aa}	29,9 ^{Aa}
Parênquima paliçádico	36,9 ^{Ba}	41,9 ^{Ba}	0,22	0,19	38,6 ^{Bb}	50,1 ^{Aa}	0,19	0,03	47,4 ^{Aa}	51,8 ^{Aa}
Parênquima lacunoso	83,4 ^{ABb}	102,3 ^{Aa}	0,07	0,03	78,8 ^{Bb}	100,0 ^{Aa}	0,12	0,05	89,6 ^{Ab}	105,7 ^{Aa}
Superfície abaxial	31,9 ^{Aa}	31,1 ^{Aa}	-0,23	-0,11	31,3 ^{Aa}	25,9 ^{Aa}	-0,20	0,08	26,0 ^{Aa}	28,1 ^{Aa}

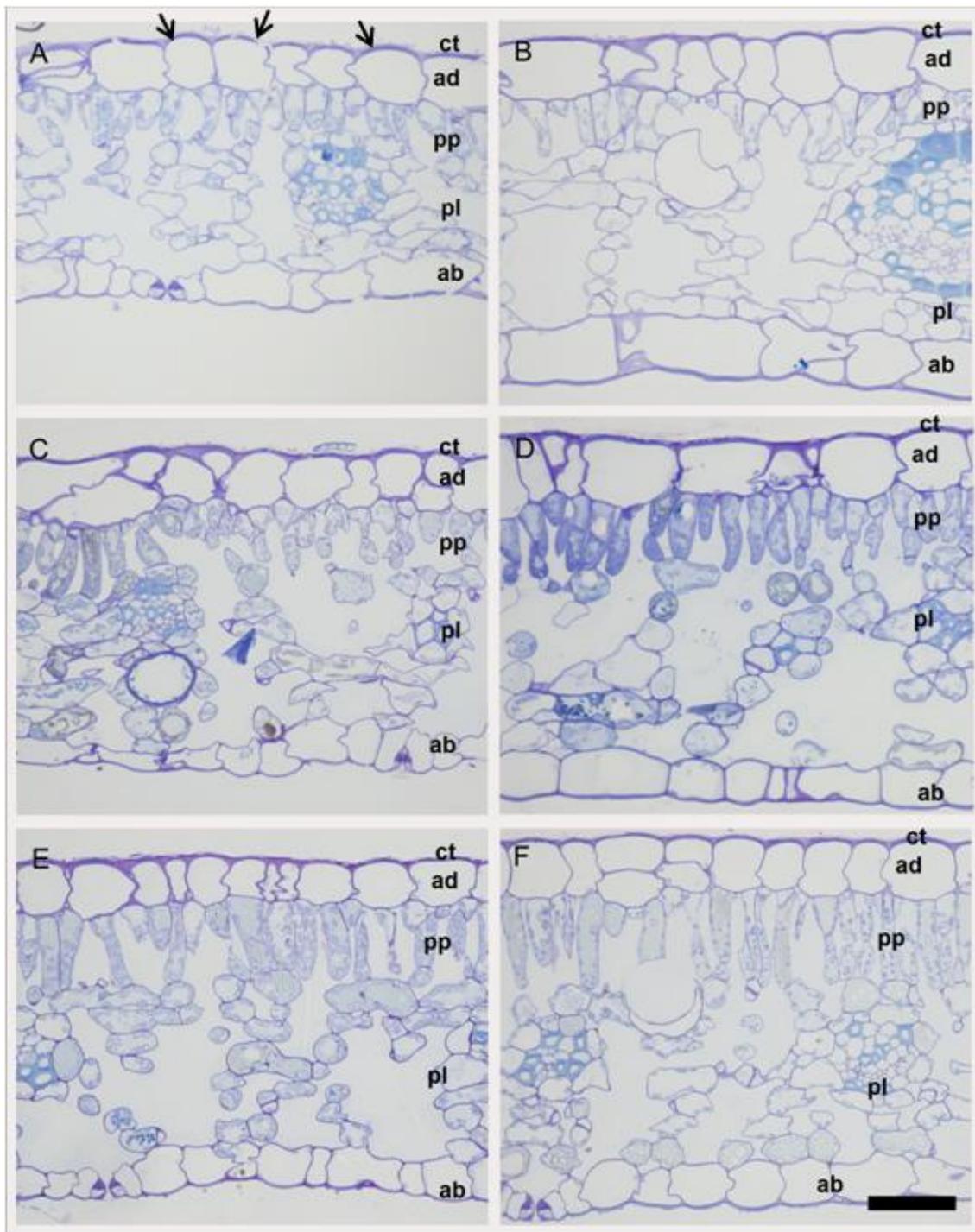


Figura 7. Seções transversais de folhas de plântulas (A, C, e E) e jovens (B, D e F) de *Siparuna guianensis* pertencentes a três ambientes que formam um gradiente de luz na Reserva Biológica União: Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF) (A e B); Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) (C e D) e Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA) (E e F). Barra = 50 μ ; Obj. 40x. Epiderme adaxial (ad); Epiderme abaxial (ab); Parênquima paliádico (pp); Parênquima lacunoso (pl); Cutícula (ct); Parede periclinal externa (seta).

A análise multivariada por componentes principais (PCA) foi realizada com todos os parâmetros avaliados (Figura 8). Pela análise de dois componentes principais foi possível explicar 64,83% da variância total do conjunto de dados, 42,03% no primeiro componente principal (PC1) e 22,78% no segundo (PC2). Foram formados 6 grupos que apontaram padrões de resposta com relação aos estádios de desenvolvimento (plântulas e jovens) e às diferentes condições de luminosidade ambiente (SbDF, SbDI e SbDA) dentro e entre as áreas. O agrupamento dos indivíduos foi diretamente influenciado pelas variáveis $Caro$, qP , $A_{potencial}$, $A_{efetiva}$, $A_{máxLuz}$, $A_{máxCO_2}$, A e cutícula na PC1 e $Clo\ b$, $Clo\ total$, P_{SatLuz} , $A_{máxLuz}$, $A_{máxCO_2}$, Fv/Fm , NF , A , DAS , lâmina foliar e parênquima lacunoso na PC2 (Figura 8).

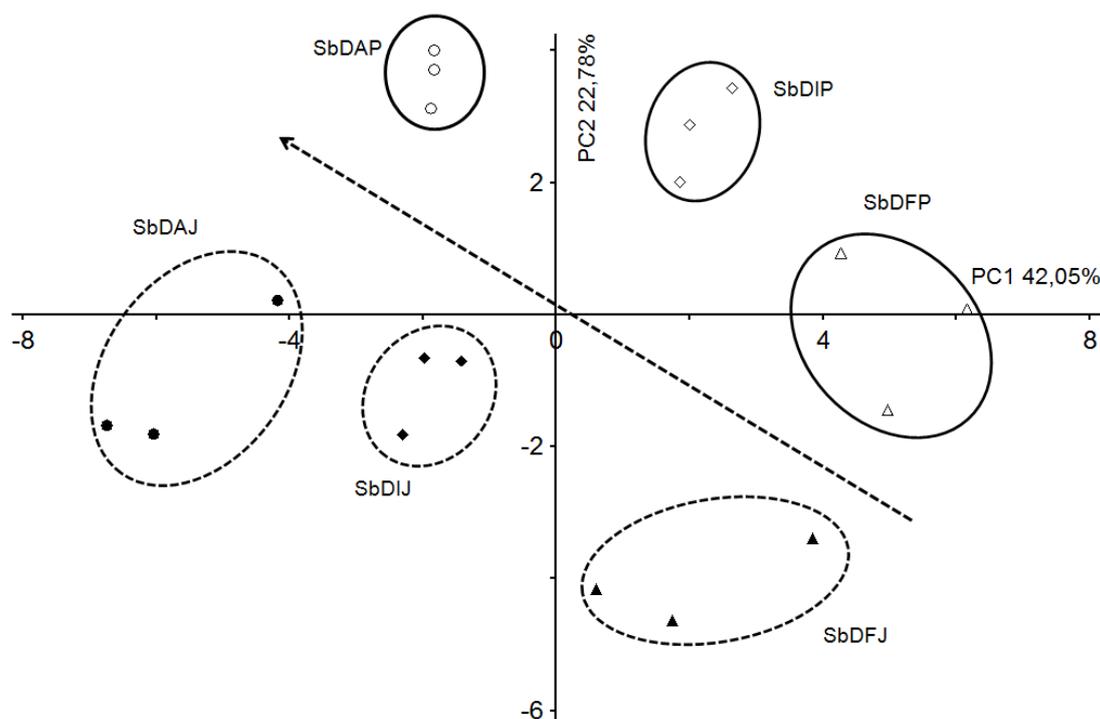


Figura 8. Espaço de ordenação gerado pela análise dos componentes principais. Foram considerados todos os parâmetros de crescimento, curva A/Ci e $A/DFFF$, fluorescência da clorofila a , teor de pigmentos fotossintéticos e anatômicos. Os símbolos Δ , \diamond e \circ representam o estágio de plântula (P) das áreas SbDF, SbDI e SbDA, respectivamente e os símbolos \blacktriangle , \blacklozenge e \bullet representam os indivíduos jovens (J) das áreas de Sub-bosque de Dossel Fechado (SbDF), Sub-bosque de Dossel Intermediário (SbDI) e Sub-bosque de Dossel Aberto (SbDA), respectivamente.

6. DISCUSSÃO

Os resultados, de uma forma geral, mostram que houve redução no desempenho metabólico (assimilação de CO₂ e crescimento) dos indivíduos de *Siparuna guianensis* sob baixa intensidade luminosa. Entretanto, a espécie respondeu aos diferentes padrões de luminosidade ambiente através de ajustes anatômicos e fisiológicos com eficiência e flexibilidade. Isto propicia a sua ocorrência nos diferentes ambientes estudados e demonstra sua capacidade de aclimação às variações na luz.

Tais resultados corroboram com as divergentes classificações da espécie, que, devido ao seu desempenho dinâmico em resposta às alterações na disponibilidade de luz já foi classificada como clímax exigente de luz (DAVIDE *et al.*, 1995; RESSEL *et al.*, 2004), clímax tolerante a sombra (NUNES *et al.*, 2003; PINTO *et al.*, 2005), secundária (SOUZA *et al.*, 2006) e secundária inicial (GANDOLFI *et al.*, 1995). De acordo com a distribuição espacial da espécie na Reserva Biológica União e os dados do presente estudo, as duas últimas seriam as classificações mais adequadas.

A elevada capacidade de aclimação justificaria a ampla distribuição geográfica da espécie *Siparuna guianensis* que, segundo RENNERT & HAUSNER, (2005). Ocorre desde a Nicarágua, por todo o norte da América do Sul até o Paraguai, sugerindo que a mesma também apresenta capacidade de aclimação à variações de temperatura e disponibilidade hídrica.

As diferentes condições de irradiância existentes nos ambientes naturais requerem das espécies vegetais a habilidade em capturar a luz de forma eficiente dada a sua disponibilidade (PEARCY *et al.*, 1994; VALLADARES *et al.*, 1997). De acordo com GRUBB (1996) e PRESS *et al.* (1996), tanto a disponibilidade de luz, quanto a utilização diferencial deste recurso são responsáveis pela seleção e distribuição das espécies nos ambientes, o que estaria relacionado a capacidade de crescimento e sobrevivência sob alta e/ou baixa intensidade luminosa (FETCHER *et al.*, 1987; CHAZDON, 1988; WRIGHT *et al.*, 2003; POORTER & BONGERS, 2006).

As diferenças em crescimento observadas entre as áreas podem ser atribuídas à redução da aquisição de carbono em indivíduos de ambientes com disponibilidade de luz reduzida. Isto propiciaria um crescimento lento, ainda que contínuo, conforme já foi verificado na literatura (BLOOM *et al.*, 1985; CHAZDON *et al.*, 1996; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1996). A cobertura de dossel afeta diretamente a disponibilidade de luz e o ganho de carbono no sub-bosque (DENSLOW, 1987; PERCY, 1990), condicionando muitas vezes a assimilação fotossintética a utilização eficiente de *sunflecks* (DENSLOW, 1980; CHAZDON, 1988).

A $A_{potencial}$, $A_{máx\text{luz}}$ e $A_{máx\text{CO}_2}$ revelam a capacidade máxima do aparato fotossintético sob intensidade luminosa saturante (Figura 6A e B e Tabela 4). A não verificação de diferenças estatísticas entre plântulas e jovens dada a condição ambiental de origem (SbDF, SbDI e SbDA) sugere que, já no estágio de plântula, esta espécie seja capaz de se beneficiar fotossinteticamente com o aumento na irradiância e tais resultados indicam capacidade de aclimatação do aparato fotossintético.

Alguns estudos relacionando a capacidade fotossintética e o ganho de carbono em indivíduos de estádios de desenvolvimento distintos em resposta ao aumento na irradiância sugerem que a capacidade de captura e utilização de energia luminosa independa da idade, apontando a disponibilidade de luz como fator limitante (POOTER & POTHMANN, 1991; RONQUIM *et al.*, 2003; MONTGOMERY, 2004).

A plasticidade do aparato fotossintético desde o estágio de plântula, e o consequente ajuste da capacidade fotossintética, são considerados características fundamentais para um desempenho metabólico satisfatório (BRADSHAW, 1965; ANDERDON *et al.*, 1995; PINTADO *et al.*, 1997; VALLADARES *et al.*, 2000; WALTERS, 2005), principalmente em ambientes com variabilidade de recursos, como é o caso da Mata Atlântica.

Os dados de $A_{efetiva}$ caracterizam a capacidade de assimilação de CO_2 atmosférico sob condições naturais de intensidade luminosa, ou seja, o ganho real de carbono. Tais dados mostraram maior ganho de carbono em indivíduos jovens, havendo favorecimento do processo fotossintético com o aumento da

disponibilidade de luz. As diferenças verificadas entre plântulas e jovens para ganho de carbono ($A_{efetiva}$) e crescimento (Figura 6B e Tabela 3) podem ser atribuídas à estratificação vertical e conseqüente alteração da luz disponível (GALEANO *et al.*, 1998; MONTGOMERY & CHAZDON, 2002). Isto promoveria redução da quantidade, qualidade e durabilidade da radiação no sub-bosque, comprometendo mais as plântulas quanto a disponibilidade de luz, proporcionando menor crescimento desses indivíduos, principalmente nas áreas SbDF e SbDI.

A variação na eficiência assimilativa ($\Delta_{assimilação}$) indica a variação entre a capacidade e efetividade na assimilação. Estes resultados sugerem que a eficiência assimilativa estaria relacionada a disponibilidade de luz e ao aparato fotossintético já formado, e não ao estágio de desenvolvimento (Figura 6C).

O menor crescimento em indivíduos sob baixa luminosidade, estaria relacionado às taxas metabólicas mais baixas (GRIME 1965; 1977), uma vez que a atividade fotossintética depende, dentre outros fatores, da radiação absorvida e de características bioquímicas, como a capacidade de carboxilação da rubisco (DE PURY & FAQUAR, 1997). Os resultados do presente estudo revelam favorecimento das reações bioquímicas em resposta ao gradiente de luz, sendo verificado aumento da velocidade de carboxilação da ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (rubisco) ($V_{cmáx}$), taxa máxima de transporte de elétrons para regeneração de rubisco ($J_{máx}$) e utilização da triose fosfato (UTF) (Tabela 4).

O aumento na irradiância favorece a $V_{cmáx}$ (KIRSCHBAUM & PEARCY, 1988; PEARCY *et al.*, 1994) e, geralmente, é acompanhado por aumento em $J_{máx}$ (SASSENATH-COLE & PEARCY, 1992), o que ocorreria em função da estreita relação existente entre esses parâmetros (WULLSCHLEGER, 1993; WOHLFAHRT *et al.*, 1999; MANTER & KERRIGAN, 2004). Segundo SHARKEY *et al.* (2007), a UTF estaria relacionada a capacidade de utilização dos produtos (sacarose e amido) do cloroplasto. De acordo com MARTIN *et al.* (2000), a limitação na regeneração da enzima rubisco sob baixa irradiância, afeta o metabolismo vegetal, o que explicaria o menor crescimento verificado

para os indivíduos da área de menor disponibilidade luminosa (SbDF) (Tabelas 3 e 4).

O menor crescimento poderia estar relacionado a redução na captura de CO₂, oriundo do controle mecânico de abertura estomática. A maior disponibilidade de luz nas áreas SbDI e SbDA, com conseqüente redução da umidade relativa (UR%) (Figura 3) e aumento no déficit de pressão de vapor (DPV) (Tabela 1), promoveram aumento da limitação estomática (L_S) para ambos os estádios de desenvolvimento (Tabela 4). O que se observa, porém, é que os maiores valores de L_S não promoveram redução da assimilação de CO₂, o que pode estar relacionado a atividade da rubisco (maiores valores de V_{cmáx}).

Os resultados de crescimento e assimilação de CO₂ indicam a capacidade de crescimento da espécie nos diferentes ambientes. Isto se deve, como já exposto, a capacidade de aclimação da *Siparuna guianensis*, o que foi verificado também pelo coeficiente de ajuste a sombra (CAS) (Tabela 4). Estudos revelam alterações na capacidade fotossintética em resposta a variações na disponibilidade de luz, com a verificação de diferentes potenciais de aclimação relacionados à plasticidade intrínseca das espécies (SILVESTRINE *et al.*, 2007; PORTES *et al.*, 2010; SILVA *et al.*, 2010; LAGE-PINTO *et al.*, 2012; VIEIRA *et al.*, 2012; RABELO *et al.*, 2013).

A espécie *Siparuna guianensis* tem sua plasticidade evidenciada em função do potencial de aclimação observado em ambos os estádios de desenvolvimento nas diferentes áreas com variação na disponibilidade de luz. POORTER & POTHMANN (1992) avaliando a capacidade de crescimento das espécies *Holcus lanatus* e *Deschampsia flexuosa* com relação à ontogenia, atribuíram os diferentes padrões verificados a características das espécies com relação à utilização de carbono. A não verificação de diferenças significativas entre plântulas e jovens sugere que a plasticidade esteja sendo mais coordenada pelas variáveis ambientais do que pelas ontogenéticas e que, tanto a capacidade de aquisição de carbono, quanto a sua utilização em crescimento estão sujeitas as condições de luminosidade ambiente e estratégias

adaptativas (BLOOM *et al.*, 1985; GIVINISH, 1986, 1988; KITAGIMA, 1994; MONTGOMERY, 2004).

Alguns estudos apontam o menor crescimento dos indivíduos pertencentes às áreas de menor disponibilidade luminosa (SbDF e SbDI) como uma estratégia para reduzir as perdas de carbono devido ao elevado custo na construção de tecidos, garantindo um balanço de carbono positivo (COLEY *et al.*, 1985; GIVINISH, 1986; 1988; AMTHOR, 2000). A alocação e utilização de recursos podem ser coordenadas também pelo custo adaptativo, ou seja, o quanto é requerido em recursos como resposta ao ajuste plástico a nova condição (COLEY *et al.*, 1985; COLEY, 1993; KITAGIMA, 1994).

De acordo com KITAGIMA (1994), indivíduos expostos à baixa intensidade luminosa investem menos em crescimento em detrimento do uso de recursos para aquisição de atributos (morfológicos, fisiológicos e/ou bioquímicos) que garantam o sucesso no estabelecimento e sobrevivência. Essa tendência na alocação de recursos explicaria o menor crescimento em parte aérea (crescimento absoluto e ganho percentual) dos indivíduos das áreas SbDF e SbDI, principalmente as plântulas. Em resposta ao alto custo na aquisição dos atributos adaptativos requeridos pelo ambiente sombreado, as plântulas destes ambientes (SbDF e SbDI) estariam direcionando a alocação de recursos a atributos voltados para o sucesso em seu estabelecimento que não foram verificados pela análise de crescimento da parte aérea. Os indivíduos jovens, porém, já estabelecidos, estariam alocando recursos para o crescimento de atributos vegetativos (Tabela 3).

Estudos relacionando o conteúdo de pigmentos foliares sugerem ajuste na composição do aparato fotossintético em resposta a alterações na intensidade da luz incidente (PORTES *et al.*, 2010; SILVA *et al.*, 2010; VIEIRA *et al.*, 2012; LAGE-PINTO *et al.*, 2012) e ao longo do desenvolvimento foliar (ROSEVEAR *et al.*, 2001). No presente estudo, no entanto, não foi verificada alteração na composição de clorofilas e suas relações entre os estádios de desenvolvimento e ambientes (Tabela 4). ROZENDAAL *et al.* (2006) e SILVA *et al.* (2010) quantificando os teores de clorofilas em espécies tropicais sob

diferentes intensidades luminosas observaram resultados semelhantes aos nossos.

Entretanto, em ambientes sombreados seria esperado aumento na proporção de clorofila *b* como estratégia relacionada a um aproveitamento maior e mais eficiente da energia luminosa que não foi filtrado pelo estrato do dossel (PERCY & YANG, 1998; KITAO *et al.*, 2000; MENDES *et al.*, 2001; ISHII *et al.*, 2006; LICHTENTHALER *et al.*, 2007; DIAS *et al.*, 2007). Segundo alguns autores, as clorofilas (*a* e *b*) tendem a sofrer fotooxidação sob alta irradiância (HENDRY & PRICE, 1993; ARAÚJO & DEMINICIS, 2009). Uma vez que os resultados revelaram ajuste na concentração de carotenóides em relação ao aumento da intensidade luminosa (valor de CAS), a manutenção dos teores de clorofilas verificada entre os ambientes seria um indicativo da utilização dessa via fotoprotetora. O ajuste observado poderia ser atribuído aos inúmeros papéis desempenhados por esse grupo de pigmentos, que, além de atuarem como pigmento acessório na absorção de energia luminosa, agem como fotoprotetores, agentes antioxidantes e dissipadores do excesso de energia (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1990; DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1996; MERZLYAK & SOLOVCHENKO, 2002).

LAGE-PINTO *et al.* (2012) em estudo com *Siparuna guianensis* sob condições de luminosidade distintas, verificaram ajuste na composição de clorofilas entre os ambientes. Houve redução nos teores de clorofila nos indivíduos expostos a aumento repentino na radiação incidente (abertura de clareira), sugerindo fotooxidação, embora os teores de carotenóides tenham aumentado. Tais resultados, quando comparados aos do presente estudo, sugerem uma estreita relação entre a velocidade de resposta e o tempo de exposição à alteração ambiental. Assim, essa espécie teria capacidade de ajustar seu conteúdo de pigmentos em resposta a variação na disponibilidade de luz, o sucesso deste ajuste verificado pela não fotooxidação das clorofilas, (Tabela 4), seria menor em respostas a curto prazo, como na abertura de clareiras.

Desempenho semelhante ao teor de clorofilas no presente estudo, foi encontrado para o parâmetro fotoquímico rendimento quântico máximo do FSII

(Fv/Fm), onde não foram observadas diferenças significativas entre os estádios de desenvolvimento e/ou áreas. Tais resultados sugerem capacidade de manter a homeostase independente do ambiente, indicando plasticidade da espécie, uma vez que todos os valores se mantiveram dentro da faixa de 0,75 a 0,85 sugerida por BOLHÀR-NORDENKAMPF *et al.* (1989) como condições normais de funcionamento do aparato fotossintético, indicando ausência de danos ao aparato fotoquímico e eficiência na conversão de energia luminosa pelo FSII. LAGE-PINTO *et al.* (2012), porém, verificou condições de estresse fotoquímico para os indivíduos expostos ao aumento abrupto da intensidade luminosa. Estes resultados reforçam a ocorrência de padrões de resposta a variações na disponibilidade de luz em escalas de tempo diversas (WALTERS, 2005). Segundo SULTAN (2004), os padrões de resposta estariam relacionados à plasticidade dinâmica, no qual a aclimação a uma determinada condição estaria relacionada a alterações ao longo do desenvolvimento e ao tempo de exposição, como verificado por VIEIRA *et al.* (2012) e RABELO *et al.* (2013) que observaram capacidade de recuperação e aclimação de espécies arbóreas tropicais ao longo do tempo.

A não verificação de danos ao aparato fotossintético estaria relacionada também a utilização de uma outra via de preservação do aparato fotossintético, a via de dissipação não-fotoquímica, verificada pelo coeficiente de dissipação (NPQ). Este coeficiente está relacionado a dissipação termal da energia pelo complexo antena associado ao FSII (DEMMING-ADAMS *et al.* 1996; POSPSIL, 1997). Para essa via os maiores valores foram verificados em plântulas (Tabela 4). Esses resultados estariam relacionados a variações na concentração de carotenóides que, sob alta intensidade luminosa, promovem a ativação do ciclo das xantofilas, especificamente a zeaxantina, que estaria promovendo a dissipação do excesso de energia na forma de calor (DEMMING-ADAMS, *et al.*, 1992). A correlação positiva encontrada entre carotenóides e NPQ no ambiente mais iluminado (SbDA) e para os indivíduos jovens da área SbDI sugere que estas vias de dissipação de energia (NPQ e Caro) independam do estágio de desenvolvimento e que estariam sendo moduladas pela disponibilidade de luz (Tabela 5). Essa correlação estaria

relacionada à indução da produção de carotenóides que ocorre em resposta ao aumento da irradiância (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1990).

Os valores de qP (coeficiente de dissipação fotoquímico) e $\Delta F/F_m'$ (rendimento quântico efetivo) (Tabela 4), que representam a porção da energia de excitação capturada pelos centros de reação do FSII abertos (KRAUSE & WEIS, 1988) e a proporção de elétrons utilizados na fase fotoquímica (redução de NADP) (DEMMING & BJORKMAN, 1987), respectivamente, sugerem que os indivíduos de *Siparuna guianensis* estejam aclimatados as condições ambiente, mesmo sendo verificadas diferenças estatísticas entre os estádios e/ou ambientes de origem.

O gradiente crescente de luz formado pelos ambientes foi acompanhado pelo aumento no ponto de saturação luminoso (P_{satLuz}) (Tabela 4), o que segundo BAZZAZ (1979) e BAZZAZ & PICKET (1980) estaria relacionado a capacidade de utilização da luz, com espécies/indivíduos de ambientes sombreados apresentando P_{satLuz} mais baixos. Porém, o que se observa é que a capacidade de utilização da luz incidente, ou seja, o P_{satLuz} é superior a radiação disponível em todas as áreas estudadas (Tabela 1), indicando que a luz é o fator limitante na determinação da capacidade fotossintética desta espécie..

A verificação da luz como fator limitante foi evidenciado também pela taxa de transporte de elétrons (ETR), que é responsável pelo fluxo de elétrons, uma vez que a intensidade luminosa apresentou uma relação direta e positiva na eficiência e disponibilidade de energia de excitação nos fotossistemas I e II, (SHCREIBER *et al.*, 1993; BJÖRKMAN & DEMMIG-ADAMS 1994; MOHAMMED *et al.*, 1995). Os resultados do presente estudo corroboram a literatura (RIBEIRO *et al.*, 2004; SOUZA *et al.*, 2009), com aumento significativo nos valores de ETR e CAS entre os ambientes em resposta a maior disponibilidade de luz, para ambos os estádios de desenvolvimento (Tabela 4).

Os maiores valores de CAS (Tabela 4), observados em grande parte dos parâmetros, revelam ajuste à condição de luz do ambiente de crescimento, sugerindo que os indivíduos de *Siparuna guianensis* estão aclimatados a

condição ambiente que lhes foi imposta. Os maiores valores observados para CAS estão relacionados aos parâmetros que são favorecidos pelo aumento na disponibilidade de luz, não sendo verificada uma influência direta do estágio de desenvolvimento. Assim, é possível inferir que o aumento na disponibilidade de luz favorece a espécie *Siparuna guianensis*, mas que a mesma seja capaz de se estabelecer e permanecer também em áreas sombreadas.

A plasticidade das características foliares está relacionada ao potencial de aclimação da espécie (VALLADARES *et al.*, 2000), podendo ser atribuída à sua história de vida (LEE *et al.*, 1996) e caracteres genéticos herdados. Segundo SULTAN (2000) e MINER *et al.* (2005) as espécies vegetais respondem às alterações ambientais por duas vias: 1) através de um auto-ajuste na expressão fenotípica e 2) por alterações nos caracteres transmitidos aos descendentes, o que garante a formação de uma geração de indivíduos com um conjunto de características previamente aclimatadas. Tais propriedades são, provavelmente, a responsável pela ocorrência de uma mesma espécie em ambientes com condições de luz contrastantes.

As variações na anatomia foliar associadas a modificações na estrutura e disposição dos componentes da lâmina foliar conferem, em sua maioria, maior plasticidade às espécies e estão relacionadas a respostas às alterações da intensidade luminosa ambiente (STRAUSS-DEBENEDETTI & BERLYN, 1994; OGUCHI *et al.*, 2003; SILVA *et al.*, 2010).

Estudos relacionam a curvatura da parede periclinal externa à capacidade de captura de luz, aumentando a probabilidade de interceptação pelos cloroplastos e utilização no processo fotossintético (HABERLANDT, 1914; VOGELMAN & MARTIN, 1993; VOGELMANN *et al.*, 1996; SILVA *et al.*, 2010). Foi verificado formato convexo para as células da epiderme adaxial das plântulas, principalmente nas áreas SbDF, o que é considerado uma adaptação a captura da luz difusa e *sunflecks*, característicos de sub-bosque fechado (BRODERSEN & VOGELMAN, 2007; VOGELMAN *et al.*, 1996). Tais resultados estariam relacionados a estratificação vertical e a menor radiação ao nível do solo no intuito de maximizar a distribuição da luz para os tecidos fotossintetizantes, aumentando a probabilidade de interceptação pelos

cloroplastos e utilização no processo fotossintético (VOLGEMAN & MARTIN, 1993).

Estudos relacionam os maiores valores da espessura da lâmina foliar verificada em indivíduos expostos à alta irradiância como resultado do investimento em tecidos fotossintetizantes (STRAUSS-DEBENEDETTI & BERLYN, 1994; ROÇAS *et al.*, 1997; MARQUES *et al.*, 1999), associado ao alongamento das células do parênquima paliçádico (ROÇAS *et al.*, 1997; ROZEMA *et al.*, 1997; CASTRO *et al.*, 1998; PANDEY & KUSHWAHA, 2005; SILVA *et al.*, 2010). Resultados semelhantes foram encontrados no presente estudo, com o aumento na espessura da lâmina foliar de indivíduos pertencentes à área de maior disponibilidade de luz (SbDA) de ambos os estádios de desenvolvimento podendo ser atribuído, principalmente, ao prolongamento do parênquima paliçádico. O padrão observado entre os estádios de desenvolvimento evidenciam a estratificação do sub-bosque, com os indivíduos pertencentes ao estrato mais baixo e, conseqüentemente, de menor disponibilidade luminosa, as plântulas, apresentando os menores valores para espessura da lâmina foliar.

O aumento na espessura do parênquima paliçádico potencializa a captura de luz pelos cloroplastos, maximizando a atividade fotossintética (VOGELMANN & MARTIN, 1993; VOGELMANN *et al.* 1997). Os cloroplastos tendem a se movimentar em resposta a luz no intuito de maximizar ou minimizar a absorção e fixação de carbono, sob condições de baixa e alta disponibilidade luminosa, respectivamente (TAIZ & ZEIGER, 2009). Esse movimento pode vir a ser favorecido pelo alongamento das células do parênquima paliçádico. Segundo DE LUCIA *et al.* (1996) a distribuição da luz na folha e a aclimatação dos cloroplastos dada as condições luminosas ambientes podem maximizar a capacidade fotossintética e reduzir a susceptibilidade à fotodanos, como foi verificado pelos valores obtidos para a razão F_v/F_m e pela ausência de fotoxidação dos pigmentos fotossintéticos.

Alguns estudos relacionam o aumento da razão entre os parênquimas paliçádico e lacunoso como resposta à alta intensidade luminosa com compactação do parênquima lacunoso (CHAZDON & KAUFMANN, 1993;

STRAUSS-DEBENEDETTI & BERLYN, 1994; ROÇAS *et al.*, 2001; RABELO *et al.*, 2012). A espessura do parênquima lacunoso, caracterizado por maiores espaços intercelulares e pelo aumento na reflexão e refração da luz (KNAP *et al.*, 1988; CHAZDON & KAUFMANN, 1993) apresentou um padrão de resposta mais relacionado ao estágio de desenvolvimento do que ao ambiente de origem, com os menores valores em espessura sendo observado para as plântulas (Tabela 6). Tal padrão de resposta teria favorecido o ganho de carbono de indivíduos jovens (Figura 6A e B e Tabela 4), tendo em vista que a maior espessura do parênquima lacunoso promove maior refração entre as células e o ar (espaços intercelulares), aumentando a proporção de luz refletida de volta ao parênquima paliçádico.

De acordo com EVANS (1999) e TERASHIMA *et al.* (2001), o prolongamento dos parênquimas paliçádico e lacunoso, pode ser considerado uma alteração vantajosa do mecanismo fotossintético estrutural, uma vez que reduz resistência a difusão do CO₂ no espaço intercelular e facilita a dissolução do CO₂ pela parede celular, membrana plasmática, citosol, cloroplasto, estroma até a rubisco. A maior e mais rápida difusão de CO₂ até a rubisco favorece a ação carboxilase da enzima, promovendo, conseqüentemente, maior fixação e ganho de carbono, o que pode ser relacionado aos valores de $V_{cmáx}$, que, assim como os valores da lâmina foliar, foram maiores em indivíduos jovens, ambos aumentando também em resposta ao gradiente de luz (SbDF<SbDI<SbDA) (Tabela 4 e 6).

A cutícula apresentou os menores valores sendo observados nas áreas SbDF e os maiores SbDA, que também apresentou maiores valores de CAS (Tabela 5 e 6), ressaltando seu papel adaptativo para indivíduos expostos a ambientes de maior radiação incidente (FAHN, 1990; SILVA *et al.*, 2010; RABELO *et al.*, 2013; RABELO *et al.*, 2013,). Entretanto, foram verificadas diferenças significativas apenas entre plântulas e jovens na área de maior disponibilidade de luz (SbDA). Isto sugere que o aumento da intensidade luminosa, mais do que o estágio de desenvolvimento, seja um fator determinante desta estrutura anatômica, corroborando com HOLLOWAY

(1982), que sugere que o aumento na espessura da cutícula estaria relacionado ao aumento da reflexão solar e redução da absorção luminosa.

O gráfico de ordenação (PCA) (Figura 8) demonstrou efeito proporcional ao gradiente de luz e estágio de desenvolvimento, com a formação de grupos distintos dentro e entre as áreas. A segregação dos grupos caracteriza os diferentes padrões de resposta vegetal em relação à capacidade fotossintética e ao ganho de carbono ao longo de seu desenvolvimento, dada à condição do ambiente de origem. O agrupamento, porém, não pode ser atribuído a um único conjunto de atributos adaptativos (morfológico, fisiológico e anatômico) sugerindo que, tanto as plântulas quanto os jovens, tem sua plasticidade relacionada a diferentes aspectos adaptativos em resposta as condições ambientais.

7. CONCLUSÃO

- 7.1** A plasticidade da espécie *Siparuna guianensis* independe do estágio de desenvolvimento, sendo diretamente influenciada pela luz;
- 7.2** A plasticidade esteve relacionada ao conjunto de atributos adaptativos (morfológico, fisiológico e anatômico);
- 7.3** O desempenho metabólico e o crescimento dos indivíduos foi favorecido pelo aumento na intensidade luminosa;
- 7.4** O metabolismo, assimilação de CO₂ e a sua utilização em crescimento, esteve mais relacionado à disponibilidade de luz do que ao estágio de desenvolvimento do indivíduo.

8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A implementação de projetos de manejo de espécies na recuperação de áreas impactadas tem hoje a necessidade de conciliar abordagens que levem em consideração a ecologia e fisiologia das espécies a serem selecionadas, relacionando seu padrão de ocorrência natural.

Os resultados obtidos para a espécie *Siparuna guianensis* sugerem que o conhecimento conjunto de tais características é fundamental na seleção de espécies em programas de reflorestamento, e evidenciam o potencial de reflorestamento e o estágio de desenvolvimento a partir do qual a utilização das espécies pode ser considerada viável.

A espécie *Siparuna guianensis*, mostrou habilidade para conciliar o crescimento e o custo dos atributos adaptativos sob alta intensidade luminosa e a tolerância ao sombreamento ainda no estágio inicial de desenvolvimento. Isto sugere elevado potencial para reflorestamento e viabilidade do uso de indivíduos da espécie ainda no estágio de plântula.

Nesse sentido, a utilização da espécie *Siparuna guianensis* como agente de reflorestamento é aconselhado, visto que a espécie pode atuar na colonização do local, suportando não apenas a alta intensidade luminosa, mas as condições microclimáticas relacionadas. A espécie é capaz também de permanecer no ambiente mesmo após o desenvolvimento do sub-bosque e consequente sombreamento, atuando como facilitadora para espécies de sucessão tardia.

9. BIBLIOGRAFIA

- AINSWORTH, E.A., DAVEY, P.A., HYMUS, G.J., DRAKE, B.G., LONG, S.SP.
Long-term response of photosynthesis to elevated carbon dioxide in a Florida scrub-oak ecosystem. *Ecological Applications*, Washington, v.12, n.5, p.1267-1275, 2002
- ALLEN, M.T., PEARCY, R.W. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia*, v. 122, p. 470-47,2000.
- AMTHOR, J.S., THE MCCREE-DE WIT-PENNING DE VRIES-THORNLEY
Respiration paradigms: 30 years later. *Ann. Bot.* 86, 1-20. 2000
- ANDERSON, J.M.; CHOW, W.S.; PARK, Y.I. The grand design of photosynthesis: acclimation of the photosynthetic apparatus to environmental cues. *Photosynthesis Research*, v.46, p.129–139, 1995.
- ARAÚJO, S.A.C. E DEMINICIS, B.B. Revisão Fotossíntese e fotoinibição. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre 7(4): 463-472. 2009
- BANSAL, S., GERMINO, M.J. Carbon balance of conifer seedlings at timberline: relative changes in uptake, storage and utilization. *Oecologia* 158, 217-227. 2008
- BAZZAZ FA. Physiological ecology of plant succession. *Annual Review Ecol Syst* 10:351-371. 1979.
- BAZZAZ, F.A. & PICKETT, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11, 287-310. 1980.
- 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*, 102, 425-432.1995.
- BJÖRKMAN O. Response to different quantum flux densities. In *Physiological Plant Ecology I. Response to the Physical Environmen* (eds O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler) *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series 12A, pp. 57– 107. Springer-Verlag, Berlin, Germany.1981.

- BJÖRKMAN, O. & DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion and dissipation in leaves of higher plants. *In* Ecophysiology of photosynthesis (E.-D. Schulze & M.M. Caldwell, eds.). Springer, New York, p.17-47. 1994
- BLOOM, A.J., CHAPIN III, F.S. MOONEY, H.A. Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363–392, 1985.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P., BAKER, N.R. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Functional Ecology.* 3:497-514. 1989.
- BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, v.13, p.115-155, 1965.
- BRODERSEN, C.R., VOLGEMANN, T.C. Do epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse of diffuse light? *American Journal of Botany.* 94: 1061-1066. 2007.
- BROUWER, R. Functional equilibrium: sense or nonsense? *Neth. J. Agric. Sci.* 31:335–348. 1983.
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba*, 15(1): 40-42. 1965.
- CARVALHO, J.O.P. Dinâmica de florestas naturais e sua implicação para o manejo florestal. In: *Curso de Manejo Florestal Sustentável*. Curitiba, Embrapa/CPNF, 252p. 1997.
- CASTRO, E.M., GAVIKANES, M.L., ALVARENGA, A.A., CASTRO, D.M., GAVILANES, T.O.T. As pectos da antomia foliar de mudas de *Guarea guidonea* (L.) Sleumer, sob diferentes níveis de sombreamento. *Daphne*, 8: 31-35, 1998.
- CHAZDON, R.L. Sunflecks and their importance to understory plants. *Advances in Ecological Research*, v.18, p.1-63, 1988.
- CHAZDON, R.L., KAUFMANN, S. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Funct Ecol* 7: 385-394. 1993.

- CHAZDON, R.L., R.W. PEARCY, D.W. Lee and N. Fetcher. Photosynthetic response of tropical forest plants to contrasting light environments. *In* Tropical Forest Plant Ecophysiology. Eds. S.S. Mulkey, R.L. Chazdon and A.P. Smith. Chapman and Hall, New York, pp 5–55, 1996.
- CLARK, D.B., D.A. CLARK, P.M. RICH, S. WEISS AND S.F. OBERBAUER. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Can. J. For. Res.* 26:747–757. 1996.
- COLEY PD, BRYANT JP, CHAPIN FS III. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230:895-899. 1985.
- COLEY, PD. Gap size and plant defenses. *Trends Ecol Evol* 8: 1-2.1993
- COUTO-SANTOS, F.R. Fenologia de espécies arbóreas do dossel e sub-dossel em um fragmento de Mata Atlântica semi-decídua em Caratinga, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado, UFMG, Belo Horizonte, MG, 100p. 2007.
- DALLING, J.W., C.E. LOVELOCK AND S.P. HUBBELL. Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated forest gap environments. *J. Trop. Ecol.* 15:827–839.1999.
- DAVIDE, A.C., FARIA, J.M.R., BOTELHO, S.A. Propagação de espécies florestais. Belo Horizonte: CEMIG/UFLA/FAEPE, 41p. 1995.
- DE PURY, D.G.G.; FARQUHAR, G.D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v.20, p.537-557, 1997.
- DELUCIA E.H., NELSON, K. VOLGEMANN, T.C., SMITH, W.K. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. *Plant Cell Environment.* 19: 159-170. 1996.
- DEMMIG, B.; BJÖRKMAN, O. *Planta.* 171: 171. 1987
- DEMMIG-ADAMS B; ADAMS, W. W.; HEBER, U.; NEIMANIS, S.; WINTER, K.; KRUGER A, CZYGAN F. C.; BLIGER, W.; BJORKMAN, O. Inhibition of Zeaxanthin Formation and of Rapid Changes in Radiationless Energy Dissipation by Dithiothreitol in Spinach Leaves and Chloroplasts. *Plant Physiol.* 92, 293-301, 1990.

- DEMMIG-ADAMS, B. E ADAMS, W.W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1:21-26. 1996.
- DEMMIG-ADAMS, B. E ADAMS, W.W. Photoprotection and other responses of plants to highlight stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43:599-626. 1992.
- DENSLOW, J. S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55. 1980.
- DENSLOW, J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:431–451. 1987.
- DIAS, D.P., E MARENCO, R.A. Efeito da nebulosidade nos parâmetros da fluorescência em *Minquartia guianensis* Aubl. *Revista brasileira de Biociências*, 5(2): 54-56. 2007.
- EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*. 78(1): 9-19. 1989.
- EVARISTO, V.T., Dinâmica da comunidade arbustivo-arbórea de Mata Atlântica em plantios abandonados de eucalipto Reserva Biológica União. Monografia de Graduação. UENF. Campos dos Goytacazes, RJ. 54p. 2006.
- EVARISTO, V.T. Dinâmica da comunidade e das principais populações arbustivo-arbóreas de mata atlântica em plantios abandonados de eucalipto (*Corymbia citriodora* (Hook.) K.D.Hill & L.A.S.Johnson). Dissertação de Mestrado. UENF, Campos dos Goytacazes, RJ. 141p. 2008.
- Evaristo, V.T., Braga, J.M.A., Nascimento, M.T. (2011) Atlantic Forest regeneration in abandoned plantations of eucalypt (*Corymbia citriodora*) in Rio de Janeiro, Brazil. *Interciencia*. 36: 431-436.
- FAHN, A. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford, UK, 1990.
- FARIA, T., SILVÉRIO, D., BREIA, E., CABRAL, R., ABADÍA, A., ABADÍA, J., PEREIRA, J.S., CHAVES, M.N. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plant.*, 102, 419-428. 1998.

- FARQUHAR, G.D., SHARKEY, T.D., Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*. 26: 421-433. 1982.
- FAVARETTO, V.F., Estudo comparativo dos mecanismos de defesa contra radicais livres em espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras de Mata Mesófila Semidecidual. Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, p.196. 2009.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; CHAZDON, R.L. Physiological ecology of plants. In: MCDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.A.; HARTSHORN, G.S. (Ed.) *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago and London: University of Chicago Press. 1994. p.128-141.
- FOYER, C.H. & PAUL, M.J. Source-sink relationships. *Encyclopedia of life sciences. Plant Physiology* 78: 519-524, 2001.
- FUNDAÇÃO S.O.S. MATA ATLÂNTICA & INPE. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica, Período de 2008 a 2010. Relatório final. São Paulo. 2012.
- GALEANO, G., S. SUÁREZ & H. BALSLEV. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific Coast of Colombia. *Biodiversity and Conservation* 7: 1563-1575. 1998.
- GANDOLFI S, LEITÃO FILHO HF, BEZERRA, C.L.E. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo arbóreas de uma floresta mesófila semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Rev. Bras. Biol.* 55, 753-767. 1995.
- GANDOLFI, S., JOLY, C.A., FILHO, H.F.L. "Gaps of deciduousness": cyclical gaps in tropical forests. *Sci. Agri.* 6, 280-284. 2009.
- GENTRY, A. H. & C. DODSON. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156. 1987.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J-M., BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica and Biophysica Acta*, 990: 87-92. 1989.

- GENTY, B., HARBINSON, J. Regulation of Light Utilization for Photosynthetic Electron Transport *In: Baker, N.R. (ed): Photosynthesis and the Environment* . Kluwer Academic Publishers. Printed in The Netherland pp. 67–99. 2004.
- GILLIAM, F. S., N. L TURRIL & M. B. ADAMS. Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications* 5: 947-955. 1995.
- GIVNISH, T.J. On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, Cambridge, 717 p. 1986.
- GIVNISH, T.J. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.15, p.63-92, 1988.
- GONÇALVES, J.F.C., SILVA, C.E.M., GUIMARÃES, D.G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 44(1): 8-14. 2009.
- GOULD, S.J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41, 587-640. 1966.
- GRIME, J. P., CRICK, J. C. AND RINCON, J. E. The ecological significance of plasticity. *In: Plasticity in Plants*. Jennings, D.H. and Trewavas, A.J. (eds.). The Company of Biologists, Cambridge. pp 5-30. 1986.
- GRIME, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194, 1977.
- GRIME, J.P. Shade tolerance in flowering plants. *Nature* 5006(208): 161-163, 1965.
- GRUBB, P.J.. Rainforest dynamics: the need for new paradigms. *In: Edwards, D.S.; Booth, W.E. e Choy, S.C. (eds.). Tropical Rainforest Research*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 215–233, 1996.
- HABERLANDT , G. *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London. 1914.
- 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.

- HIKOSAKA K. & TERASHIMA I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C-3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment* 18, 605– 618. 1995.
- HOGAN, K. P; MACHADO, J. L. La luz solar: consecuencias biológicas y su medición. In: Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Guariguata, M. e Kattan, G. (Eds.). *Libro Universitario Regional*, Costa Rica, 692 p. 2002.
- IBAMA – Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Plano de Recuperação dos Eucaliptais da Reserva Biológica União. Reserva Biológica União, Rio das Ostras, 141p. 2007.
- ICMbio - Instituto Chico Mendes de Biodiversidade. Plano de Recuperação dos Eucaliptais da Reserva Biológica União. Reserva Biológica União. Rio das Ostras. 141p. 2007.
- ISHII, Y., SAKAMOTO, K., YAMANAKA, N., WANG, L., YOSHIKAWA, K. Light acclimation of needle pigment composition in *Sabina vulgaris* seedlings under nurse plant canopy. *Journal of Arid Environments*, 67: 403-415. 2006.
- JOHNSON, J.D.; TOGNETTI, R.; MICHELOZZI, M.; PINZAUTI, S.; MINOTTA, G.; BORGHETTI, M. Ecophysiological responses of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions. 2. The interaction of light environment and soil fertility on seedling physiology. *Physiologia Plantarum*, v.101, p.124-134, 1997.
- JOLY, C. A.; AIDAR, M. P. M.; KLINK, C. A.; MCGRATH, D. G.; MOREIRA, A. G.; MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D. C.; OLIVEIRA, A. A.; POTT, A.; RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E.V.S.B. Evolution of the Brazilian phytogeography classification system: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51(1/6): 331-348. 1999.
- JONES, R.H. & MCLEOD, K.W. Growth e photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tollow tree and Carolina ash seedlings. *Forest Science* 36(4): 851-862. 1990.
- KAPOS, V. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185. 1989.

- KIRSCHBAUM, M.U.F.; PEARCY, R.W. Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology*, v.86, p.782-785, 1988.
- KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic Traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98, 419-428. 1994.
- KITAJIMA, K.. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon e A. P. Smith (Eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, p. 559-597. 1996.
- KITAO, M., LEI, T.T., KOIKE, T., TOBITA, H., MARUYAMA, Y., MATSUMOTO, Y., ANG, L.H. Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiologia Plantarum*, n.109, p.284-290. 2000.
- KNAP, A.K., VOLGEMANN, T.C., MCCLEAN, T.M. Light and chlorophyll gradients within *Curcubita cotyledons*. *Plant Cell and Environment*. 11: 257-263. 1988.
- KOBE, R.K Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80:187–201. 1999.
- KRAUSE, G.H. E WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42:313-350. 1981.
- KRAUSE, G.H., KOROLEVA, O.Y., DALLING, J.W., WINTER, K., 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment* 24,1345-1352.
- KRÖMER, S., 1995. Respiration during photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Mol. Biol.* 46, 45-70.
- LAGE-PINTO, F., BERNINI, E, OLIVEIRA, J.G., VITÓRIA, A.P. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. *Braz. J. Plant Physiol.*, 24(2): 95-106, 2012
- LAISK, H.; EICHELMANN, V.; OJA, B.; RASULOV, E.; PADU, I.; BICHELE, H.; PETTAI, O. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural

- canopy: rate parameters. *Plant and Cell Environment*, v.28, p.375–388, 2005.
- LAURANCE, W.F. Conserving the hottest of the hotspots. *Biology Conservation* 142(6):1137. 2009.
- LEE, D.W.; BASKARAN, K.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.H. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rainforest tree seedling development. *Ecology* 72: 568-580. 1996.
- LEMOS-FILHO, J.P., GOULART, M.F., LOVATO, M.B. Chlorophyll fluorescence parameters in populations of two legume trees: *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) and *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schad. ExDC. (caesalpinoideae). *Revista Brasileira de Botânica*, 27, 527-532. 2004.
- LIBERATO, M.A.R., GONÇALVES, J.F.C., CHEVREUIL, L.R., NINA JR., A.R., FERNANDES, A.V., SANTOS JR, U.M. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minuartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 18: 315-323. 2006.
- LICHTENTHALER, H.K. E BABANI, F. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant physiology and biochemistry*, 45(8): 577-588. 2007.
- LONG, S.P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations – has its importance been underestimated. *Plant, cell and Environment*, Oxford, v.14, n.8, p.729-739, 1991.
- LOVELOCK, C.E., KURSAR, T.A., SKILLMAN, J.B., WINTER, K. Photoinhibition in tropical forest understorey species with short- and long-lived leaves. *Functional Ecology*, 12, 553-560. 1998.
- MANTER, D.K.; KERRIGAN, J.. A/Ci curve analysis across a range of Wood plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v.55, n.408, p.2581-2588, 2004.

- MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Specific leaf área e photosynthetic parameters of tree species in the forest understory as a function of the microsite light environment in Central Amazonia. *Journal of Tropical Forest Science*, 17, 265-278. 2005
- MARQUES, M.R., Interação entre uma endopoligalacturonase de *Mucor ramosissimus* (Moranaceae) e a pectina da parede celular de *Palicourea magravii* (Rubiaceae) na indução de respostas de defesa de plantas. Tese (doutorado em Ciências) São Paulo – SP, Escola Paulista de Medicina – Universidade Federal de São Paulo. 166p.
- MARTIN, W.; SCHEIBE, R.; SCHNARRENBERGER, C. The Calvin cycle and its regulation. In: LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.D.; von Caemmerer, S. (Ed.) *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Netherlands:Kluwer Academic Publishers, 2000. p.9–51. *Plant Physiology*, v.99, p.227-234, 1992.
- MARTIN, W.; SCHEIBE, R.; SCHNARRENBERGER, C. The Calvin cycle and its regulation. In: LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.D.; von Caemmerer, S. (Ed.) *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Netherlands:Kluwer Academic Publishers, 2000. p.9–51.
- MENDES, M.M., GAZARINI, L.C., RODRIGUES, M.L. Acclimatation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments – effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environment Experimental Botany* 45(2): 165-178. 2001.
- MERZLYAK, M.N., SOLOVCHENKO, A.E. Photostability of pigments in ripening apple fruit: a possible photoprotective role of carotenoids during plant senescence. *Plant Science* v.163: 881-888. 2002.
- MINER, B.G; SULTAN, S. E.; MORGAN, S. G.; PADILHA, D. K; RELYA, R.A. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Ecology e Evolution* 20(12): 685-692. 2005.
- MIRANDA, E.J., VOURLITIS, G.L., PRIANTE-FILHO, N., PRIANTE, P.C., CAMPELO Jr., J.H., SULI, G.S., FRITZEN, C.L., LOBO, F.A., SHIRAIWA, S. Seasonal variation in the leaf gas exchange of

- tropical forest trees in the rain-savanna transition of the southern Amazon basin. *J. Trop. Ecol.* 21, 451-460. 2005.
- MIYASHITA A, SUGIRA D, SAWAKAMI K, ICHIHASHI R, TANI T, TATENO M. Long-term, short-interval measurements of the frequency distributions of the photosynthetically active photon flux density and net assimilation rates leaves in a cool-temperate rates Forest. *Agric For Meteorol* 152: 1-10. 2012.
- MOHAMMED, G.H.; BINDER, W. D.; GILLIES, S. L. Chlorophyll fluorescence: A review of its practical forestry applications and instrumentation. *Scand. J. For. Res.* 10: 383-410, 1995.
- MONTEIRO, A.P., SWADDLE, J.P. Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution. New York, Oxford University Press, Inc. 1997.
- MONTGOMERY, R. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology* 24, 155–167, 2004.
- MONTGOMERY, R.A.; R.L. CHAZDON. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165–174. 2002.
- MOTT, K.A.; WOODROW, I.E. Modeling the role of Rubisco activase in limiting non-steady-state photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, v.51, p.399–406, 2000.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B., KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858. 2000.
- NEPSTAD, D.C., UHL, C., PEREIRA, C.A., CARDOSO DA SILVA, J.M. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76, 25-39. 1996.
- NUNES, Y.R.F., MENDONÇA, A.V.R., BOTEZELLI, L., MACHADO, E.L.M., OLIVEIRA-FILHO, A.T. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. *Acta Botanica Brasílica*, v.17, n.2, p.213-29, 2003.

- OBERBAUER, S.F., D.B. CLARK, D.A. CLARK, P.M. RICH AND G. VEGA. Light environment, gas exchange, and annual growth of saplings of three species of rain forest trees in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 9:511–523.1993.
- OGUCHI, R., HIKOSAKA, K., HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell and Environment* (2003) 26: 505–512. 2003.
- OLIVEIRA FILHO, A. T. E FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* 32(4): 793-810. 2000.
- PADILLA, F.M. & PUGNAIRE, F.I., The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment.* 4, 196-202. 2006.
- PANDEY, S., KUSHWAHA, R. Leaf anatomy and photosynthetic acclimation in *Valeriana jatamansi* L. grown under high and low irradiance. *Photosynthetica* 43 (1): 85-90, 2005.
- PEARCY R.W., YANG W. The functional morphology of light capture and carbon gain in Redwood forest understorey plant *Adenocaulon bicolor* (Hook.). *Functional Ecology* 12, 543-552. 1998.
- PEARCY, R.W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.41, p.421-453, 1990.
- PEARCY, R.W.; CHAZDON, R.L.; GROSS, L.J.; MOTT, K.A. Photosynthetic utilization of sunflecks: a temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. In: CALDWELL, M.M.; PEARCY, R.W. (Ed.) *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiology Processes Above and Below Ground*. New York: Academic Press, p.175-208, 1994.
- PEIXOTO, A.L. .Siparunaceae *in* Lista de espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro ([HTTP://floradoBrasil.jbrj.gov.br/2012/FB014548](http://floradoBrasil.jbrj.gov.br/2012/FB014548) 2012.
- PIGLIUCCI, M. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2001.

- PINTADO, A.; VALLADARES, F.; SANCHO, L.G. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: morphology, water relations and chlorophyll content in north- and south-facing populations. *Annals of Botany*, v.80, p.345-353, 1997.
- PINTO, L.V.A., BOTELHA, S.A., OLIVEIRA-FILHO, A.Y., DAVIDE, A.C. Estudo da vegetação como subsídios para propostas de recuperação das nascentes da bacia hidrográfica do Ribeirão Santa Cruz, Lavras, MG. *Revista Árvore*, v.29, n.5, p.775-93, 2005.
- PLANO DE MANEJO REBIO UNIÃO. Plano de recuperação ambiental das áreas ocupadas por eucaliptais na Reserva Biológica União, RJ. Rio das Ostras. 2007.
- POORTER, H.; POTHMANN, P. Growth and carbon economy of a fastgrowing and a slow-growing grass species as dependent on ontogeny. *New Phytol* 120, 159-166. 1992.
- POORTER, L. Growth responses of 15 rainforest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* 13:396–410. 1999.
- POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, v.87, p.1733–1743, 2006.
- PORTES, MT., DAMINELI, DSC., RIBEIRO, RV., MONTEIRO, JAF., SOUZA, GM. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. *Braz. J. Biol.*, vol. 70, no. 1, p. 75-83, 2010.
- POSPÍSIL, P. Mechanisms of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in higher plants. *Photosynthetica*. 34(3): 343-355. 1997.
- PRADO, C.H.B.A., MORAES, J.A.P.V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, 33:103-112. 1997.

- PRADO, C.H.B.A., WENHUI, Z; ROJAS, M.H.C.; SOUZA, G.M. Seasonal elaf gas exchange and water potencial in a Woody cerrado species community. *Brazilian Lournal of Plant Physiology*. 16: 7-16. 2004.
- PRESS, M.C., BROWN, N.D., BARKER, M.G., ZIPPERLEN, S.W. Photosynthetic responses of light in tropical rain forest tree seedlings. In: SWAINE, M.D. (Ed.) *The Ecology of Tropical Tree Seedlings*, Carnforth: Parthenon Publishing Group, p.41-54, 1996.
- RABELO, G. R. Florística e estrutura da regeneração de espécies nativas de Mata Atlântica em plantios de *Eucaliptus citriodora* Hook de diferentes idades e após 6 anos de abandono na REBIO União, RJ. Monografia. 35p. Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ. 2003.
- RABELO, G.R., KLEIN, D.E., DA CUNHA, M. Does selective logging affect the leaf structure of a late sucessional species? *Rodriguesia* 63: 419-427. 2012.
- RABELO, R.G., VITÓRIA, A.P., SILVA, M.V.A., CRUZ, R.A., PINHO, E.I.B., RODRIGUES, D.R., FREITAS, A.V., CUNHA, M. Structural and ecophysiological adaptations to Forest gaps. *Trees*, v.27: 259-272. 2013.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B., TJOELKER, M.G., VANDERKLEIN, D., BUSCHENA, C. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* 12, 395–405. 1998b.
- RENNER, S.S., HAUSNER, G. *Monograph of Siparunaceae: Flora Neotropica* 95. New York: New York Botanical Garden, 256p. 2005.
- RENNER, S.S., LAURALES. Complement, Post-C3 (Lytic) Pathway- *Encyclopedia of Life Sciences*. St. Louis US: Macmillan Reference Ltd, 5p. 1997.
- RESSEL, K., GUILHERME, F.A.G., SCHIVIAVINI, I., OLIVEIRA, P.E. *Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação*

- Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. Revista Brasileira de Botânica, v.27, n.2, p.311-23, 2004.
- RIBEIRO, A.C.C. Efeito da Remoção da Serrapilheira no Estabelecimento de Plântulas de Espécies Nativas da Mata Atlântica em Plantios de Eucalipto *Corymbia citriodora* (Hook) L. A. Johnson & K. D. Hill na Reserva Biológica União, Rio das Ostras, RJ. Dissertação (Mestrado) apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ. 2008.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forests distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142(2): 1141-1153. 2009.
- RIBEIRO, R.F., SOUZA, G.M., OLIVEIRA, R.F., E MACHADO, E.C. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasil. Bot.*, V.28, n.1, p.149-161. 2005.
- RIBEIRO, R.V.; SOUZA, G.M.; MANZATTO, G.A.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous forest gap. *R. Árvore*, Viçosa-MG, v. 28, n.1, p.21-27, 2004.
- RICHARDS, P. W.. The tropical rain forest: an ecological study. 2nd edition. Cambridge Univ. Press. Cambridge, UK. 1996.
- RIDDOCH, I., GRACE, J., FASEHUN, F.E., RIDDOCH, B., LADIPO, D.O. Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semideciduous rainforest in Nigeria. *Journal of Ecology* 79, 491-503. 1991.
- RÔÇAS, G., BARROS, C.F. & SCARANO, F.R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees Structure and Function* 11:469-473. 1997.

- RODRIGUES, R.R. A SUCESSÃO FLORESTAL. IN: MORELLATO, L.P.C. E LEITÃO-FILHO, H.F. Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra. Editora da UNICAMP, Campinas, São Paulo, p.30-35. 1995.
- RODRIGUES, P.J.F.P. A vegetação da Reserva Biológica União e os efeitos de borda na mata atlântica fragmentada. 136 f. Tese de Doutorado. UENF, Campos dos Goytacazes, RJ. 2004.
- RONQUIM, C.C.; PRADO, C.H.B.A; PAULA, N.F. Growth and Photosynthetic Capacity in Two Woody Species of Cerrado Vegetation Under Different Radiation Availability. Brazilian Archives of Biology and Technology, Vol.46, n. 2 : pp. 243-252, 2003.
- ROZEMA, J., CHARDONNENS, A., TOSSERMAMS, M., HAFKENSCHIED, R., BRUIJNZEEL, S. Leaf thickness and UV-B absorbing pigments of plants in relation to an elevational gradient along the Blue Mountains, Jamaica. *Plant Ecology*. 128: 150-159. 1997.
- ROZENDAAL, D.M.A., HURTADO, V.H., POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20: 207-216. 2006.
- SARTORI, M.S., POGGIANI, F., ENGEL, V.L. Regeneração da vegetação arbórea de um povoamento de *Eucalyptus saligna* Smith. Localizado no Estado de São Paulo. *Scientia Forestalis* 62, 86-103. 2002.
- SASSENATH-COLE, G.F.; PEARCY, R.W. The role of ribulose-1,5-bisphosphate regeneration in the induction requirement of photosynthetic CO₂ exchange under transient light conditions. *Plant Physiology*, v.99, p.227-234, 1992.
- SCHLICHTING, C.D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.17, p.667-693, 1986.
- SCHLICHTING, C.D.; PIGLIUCCI, M. Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sunderland: Sinauer Associates, 1998.
- SCHNEIDER, P. R. Introdução ao manejo florestal. Santa Maria: UFSM, 348p. 1993

- SCHREIBER, U. & BILGER, W. Progress in chlorophyll fluorescence research: major developments during the past years in retrospect. *Progr. Bot.* 54: 151-173. 1993.
- SCHURR, U., WALTER, A., RASCHER, U. Functional dynamics of plant growth and photosynthesis – from steady-state to dynamics – from homogeneity to heterogeneity. *Plant, Cell and Environment* 29, 340–352. 2006.
- SESTAK, Z., CATSKY, J. JARVIS, P.G. 1971. Plant photosynthetic production. Manual methods. Junk Den Haag. 1971.
- SHARKEY, T.D., Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiologia Plantarum*, 73: 147-152, Copenhagen, 1988.
- SHARKEY, T.D.; BERNACCHI, C.J.; FARQUHAR, G.D.; SINGSAAS, E.L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v.30, p.1035-1040, 2007.
- SILVA A.S; OLIVEIRA JG, DACUNHA M, VITÓRIA AP. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. *Braz. J. Plant. Physiol.* 22:245-254. 2010.
- SILVESTRINE, M.; VÁLIO, I.F.M.; MATTOS, E.A. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian semideciduous Tropical Forest. *Revista Brasil. Bot.*, V.30, n.3, p.463-474, jul.-set. 2007
- SIMS D.A. & PEARCY R.W. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to wholeplant performance – I. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell and Environment* 17, 881–887. 1994.
- SOUZA, C.D., FELFILI, J.M.. Uso de plantas medicinais na região de Alto Paraíso de Goiás, GO, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 20, 135-42. 2006.
- SOUZA, G.M.; BALMANT, B.D.; VÍTOLO, H.F.; GOMES, K.B.P.; FLORENTINO, T.M.; TIAGO ARANDA CATUCHI1, T.A.; VIEIRA, W.L. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de

- plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. *Acta bot. bras.* 23(2): 474-485. 2009.
- SOUZA, GM., RIBEIRO, RV. SATO, AM., OLIVEIRA, MS. Diurnal and seasonal carbon balance of four tropical tree species differing in successional status. *Brazilian Journal Biology*, 68, 781-793. 2008.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S. E BAZZAZ, F.A., 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In;/ Mulkey, S.S., Chazdon, R.L. e Smith, A.P. (Eds) 1996. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman e Hall, New York, P.162-186.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S. & BERLYN, G.P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. *American Journal of Botany* 81:1582-1591.1994.
- SULTAN S.E. Phenotypic plasticity in plants: A case study in ecological development. *Evolution and Development* 5: 25–33. 2003b.
- SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science, reviews*. Vol. 5, No. 12. 2000.
- SULTAN, S.E. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution e Systematics* 6(4): 277-283. 2004.
- SUZUKI, S., NAKAMOTO, H., KU, M. S. B. & EDWARDS, G. E. Influence of leaf age on photosynthesis, enzyme activity, and metabolite levels in wheat. *Plant Physiology* 84, 1244-1248. 1987.
- SWAINE, M. E WHITMORE, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86. 1988.
- TAIZ, L. E ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. 4ª Edição, Porto Alegre- Ed. Artmed. 719p. 2009.
- TANG, Y. Light. In: PRASAD, M.N.V. (Ed.) *Plant Ecophysiology*. New York: John Wiley, p.3-40. 1997.
- TERASHIMA I., MIYAZAWA S.I. & HANBA Y.T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. *Journal of Plant Research* 114, 93–105. 2001.

- THOMAS, D.S., TURNER, D.W. Banana (*Musa* sp.) leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to soil drought, shading and lamina folding. *Scientia Horticulturae*, 90, 93-108. 2001.
- THOMPSON, W.A., HUANG, L.K. & KRIEDEMANN, P.E. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology* 19:19-42. 1992.
- TICHÁ, I., CATSKY, T., HODÁNOVÁ, D., POSPISILOVA, T., KASE, M. & SESTÁK, Z. Gas exchange and dry matter accumulation during leaf development. In: *Photosynthesis During Leaf Development* (Ed. by Z. Sesták), pp. 157-216. Dr W. Junk, Dordrecht. 1985.
- TJOELKER, M. G., REICH, P. B., OLEKSYN, J. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant, Cell and Environment*, 22, 767–778. 1999.
- UHL, C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture. *Journal of Ecology* 75, 377-407. 1987.
- UNWIN, D.M. Microclimate measurement for ecologists. Academic Press. 1980.
- VALENTINI, C.M.A., RODRÍGUEZ-ORTÍZ, C.E., COELHO, M.F.B., *Siparuna guianensis* Aublet (negramina): uma revisão. *Revista Brasileira de Plantas Medicináveis*, Botucatu, 12, 96-104, 2010.
- VALLADARES, F.; ALLEN, M.T.; PEARCY, R.W. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, v.111, p.505-514, 1997.
- VALLADARES, F., WRIGHT, S.J., LASSO, E., KITAJIMA, K. and PEARCY, R.W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, vol. 81, no. 7, p. 1925-1936, 2000.
- VAN KOOTEN, O., SNEL, J.F.H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth. Res.* 25, 147-150. 1990.
- VIEIRA, T.O., LAGE-PINTO, F., RIBEIRO, D.R., ALENCAR, T.S., VITÓRIA, A.P. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana*

- legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob dias intensidades luminosas. *Vértices, Campos dos Goytacazes/RJ*, v. 13, n.3, p.129-142, 2012.
- VILLAR, R., MARAÑÓN, T., QUERO, J.L., PANADERO, P., ARENAS, F., LAMBERS, H. Variation in relative growth rate of 20 *Aegilops* (Poaceae) in the field: The importance of net assimilation rate or specific leaf depends on the time scale. *Plant and Soil* 272, 11-27. 2005.
- VOLGEMANN, T.C., MARTIN. The functional significance of palisade tissue: Penetration of directional vs diffuse light. *Plant Cell Environ* 16: 65-72. 1993.
- VOLGEMANN, T.C., NISSHIO, J.N., SMITH, W.K., SMITH, W.K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends Plants Science* 1:: 65-70.
- WALTERS R.G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, v.56, p.435-447, 2005.
- WAY, D.A., PEARCY, R.W. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology review* 00, 1-16. 2012.
- WELDEN, C.W., S.W. HEWETT, S.P. HUBBELL AND R.B. FOSTER. Sapling survival, growth and seedling establishment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72:35–50.1991.
- WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.* 144 (3), 307-313. 1994.
- WHITIMORE, A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestion for further inquiry. In: *Ecology of Tropical Forest Tree Seedling*, Swaine, M. D. (ed.). *Man e Biosphere Series*, UNESCO, Paris, 17: 3-39.1996.
- WOHLFARHRT, G.; BAHN, M.; HAUBNER, E.; HORAK, I.; MICHAELER, W.; ROTTMAR, K.; TAPPEINER, U; CERNUSCA, A.. Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf

traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. *Plante, Cell and Environment, Oxford*, v.22, p.1281-1296, 1999.

WOODROW, I.E.; MOTT, K.A. Rate limitation of non-steady state photosynthesis by ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in spinach. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.16, p.487–500, 1989.

WRIGHT, S.J.; MULLER-LANDAU, H.C.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*, v.84, p.3174–3185, 2003.

WULLSCHLEGER, S.D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C_3 plants – a retrospective analysis of the A/C_i curves from 1009 species. *Journal of Experimental Botany, Oxford*, v.44, n.262, p.907-920, 1993.