

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

LARISSA MARIA FURLAN

Estudo morfofisiológico e anatômico de dois genótipos de cacaueteiro (*Theobroma cacao* L.) submetidos a diferentes condições de radiação solar

VITÓRIA
2013

LARISSA MARIA FURLAN

Estudo morfofisiológico e anatômico de dois genótipos de cacauero (*Theobroma cacao* L.) submetidos a diferentes condições de radiação solar

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito para obtenção do Grau de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof^a. DSc. Camilla Rozindo Dias Milanez

Co-orientador: Prof. DSc. Marco Antonio Galeas Aguilar

VITÓRIA
2013

*Aos meus pais.
Os grandes amores da minha vida, dedico.*

AGRADECIMENTOS

A Deus, minha força diária, somente Ele para me conduzir na superação de cada obstáculo.

Aos meu pais, Telma e Ademilson, os grandes exemplos que tenho em minha vida. Pelo apoio diário e incessante, que me ajudou a seguir em frente todos os dias.

Ao Filipe, pelo imenso carinho, por toda compreensão, dedicação e atenção durante toda esta jornada.

A Cinara, Yasmin e Giancarlo, por sempre estarem ao meu lado.

A Eliza, minha grande amiga, que mesmo distante esteve mais perto do que nunca.

A Prof^a. DSc Camilla, por todo apoio e ensinamentos para que este trabalho se realizasse.

Ao Prof. Dr. Marco Antônio, Dr. Spaggiari e a todos os funcionários da CEPLAC, pela contribuição e ajuda fundamentais para a execução deste trabalho.

Ao Diego... obrigada seria pouco!

As minhas amigas do LABAV que tanto contribuíram para a realização deste trabalho: Tatiane, Manuela, Dayana e Ana.

A Betinha, pela alegria imensa de todos os dias!

Ao Ricardo, pela boa vontade e prestatividade de sempre!

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo pela concessão da bolsa.

A Universidade Federal do Espírito Santo.

*Nem tão longe que eu não possa ver,
nem tão perto que eu possa tocar,
nem tão longe que eu não possa crer,
que um dia chego lá.”*

Humberto Gessinger

RESUMO

A luminosidade desponta como um dos fatores abióticos de maior importância no estabelecimento das plantas, podendo ocasionar alterações a nível fisiológico e anatômico, interferindo diretamente no desenvolvimento das mesmas e conseqüentemente, sua produtividade. O cacaueteiro (*Theobroma cacao* – Malvaceae) possui grande interesse econômico devido à utilização de suas sementes para produção de manteiga de cacau e chocolate. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi comparar características fisiológicas e anatômicas de dois genótipos de cacaueteiro (PH 16 e IPIRANGA 01), submetidos a diferentes condições de radiação solar de modo a inferir a respeito das condições de luminosidade mais favoráveis ao desenvolvimento dos mesmos. Foram realizadas análises de crescimento, teor de pigmentos, trocas gasosas e anatômicas caulinares e foliares. O delineamento experimental foi em Blocos casualizados (DBC), com 4 repetições em arranjo fatorial 2 x 5, constituído de dois genótipos e 5 níveis de luminosidade (0% - pleno sol -, 18%, 30%, 50% e 80% de sombreamento), totalizando 40 parcelas com 10 plantas cada. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e regressão. Os resultados de crescimento indicam maior adaptação, de ambos os genótipos, em condições de irradiância alta a moderada. O índice de qualidade de Dickson demonstrou maior capacidade de sobrevivência em condições de campo a níveis altos de irradiância para o genótipo PH 16 e a níveis de irradiância moderada para IPIRANGA 01. Os teores de pigmentos fotossintetizantes de IPIRANGA 01 mostram-se mais elevados na condição de 30% de sombreamento, enquanto que, para PH 16 os maiores teores foram observados em 50% de sombreamento. Ambos os genótipos demonstraram altas taxas de A , C_i , E , A/E , A/G_s e A/C_i , sob elevadas irradiâncias, assim como adaptações anatômicas caulinares e foliares a maiores luminosidades, tais como, maior espessamento do limbo foliar, parênquima paliádico, esponjoso, limbo foliar, epiderme adaxial e densidade estomática, além de maior densidade e frequência de elementos de vaso e espessura do xilema secundário. Os genótipos PH 16 e IPIRANGA 01 apresentaram uma grande plasticidade em relação aos diferentes níveis de irradiância, no entanto, constatou-se que PH 16 apresentou melhor desempenho sob condições de alta irradiância, como as obtidas nos tratamentos a pleno sol e 18% de sombreamento, enquanto

que, IPIRANGA 01 mostrou-se mais adaptado sob sombreamento moderado, a 30% de sombra.

Palavras-chave: Anatomia. Cacau. Fotossíntese. Luminosidade. Plasticidade.

ABSTRACT

The luminosity emerges as one of the most important abiotic factors in the establishment of plants and can cause changes in physiological and anatomical, interfering directly in their development and consequently their productivity. The cocoa tree (*Theobroma cacao* - Malvaceae) has great economic interest due to the use of its seeds to produce cocoa butter and chocolate. In this sense, the objective of this study was to compare physiological and anatomical characteristics of two genotypes of cacao (PH 16 and IPIRANGA 01), subject to different conditions of solar radiation in order to infer about the lighting conditions most favorable to their development. Analyses of growth, pigment content, gas exchange and anatomical stem and leaf. The experimental design was randomized blocks (DBC), with four replications in a factorial 2 x 5 , consisting of two genotypes and 5 brightness levels (0 % - full sun - 18 % , 30 % , 50 % and 80% shading), totaling 40 plots with 10 plants each. Data were subjected to analysis of variance and regression. The results indicate higher growth adaptation in both genotypes under conditions of moderate to high irradiance. The quality index Dickson demonstrated greater ability to survive under field conditions with high levels of irradiance for genotype PH 16 and moderate levels of irradiance for IPIRANGA 01. The content of photosynthetic pigments of IPIRANGA 01 show up higher in the condition of 30% shade, while for PH 16 the highest levels were observed in 50% shade . Both genotypes showed high rates of A, C , E, A / E , A / Gs and A / Ci, under high irradiance, as well as stem and leaf anatomical adaptations to higher luminosities, such as greater thickening of the leaf, parenchyma palisade and spongy, leaf blade, adaxial stomatal density, higher density, frequency of vessel elements and thickness of secondary xylem . Genotypes PH 16 and IPIRANGA 01 showed a large plasticity in relation to different levels of irradiance, however, it was found that PH 16 performed better under high irradiance, as obtained from treatments in full sun and 18% shade, while IPIRANGA 01 was more adapted under moderate shading, 30% shading.

KeyWords: Anatomy. Cocoa. Photosynthesis. Brightness. Plasticity.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Vista geral do experimento.....31
- Figura 2:** Características de crescimento: altura e diâmetro do caule dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) altura; (B) diâmetro do caule.....40
- Figura 3:** Características de crescimento: Massa seca caulinar, radicular, foliar e total dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) massa seca caulinar; (B) massa seca radicular; (C) massa seca foliar e (D) massa seca total.....43
- Figura 4:** Características de crescimento: Área foliar unitária (AFU), Área foliar total (AFT), Massa foliar específica (MFE) e Área foliar específica (AFE) dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Área foliar unitária (AFU), (B) Área foliar total (AFT), (C) Massa foliar específica (MFE) e (D) Área foliar específica (AFE).....46
- Figura 5:** Características de crescimento: razão R/PA, razão de massa foliar (RMF), razão de massa radicular (RMR), razão de área foliar (RAF) e razão de massa caulinar (RMC) dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) razão R/PA; (B) razão de massa foliar (RMF); (C) razão de massa radicular (RMR); (D) razão de área foliar (RAF); (E) razão de massa caulinar (RMC).....50
- Figura 6:** : Índices de qualidade: índice de Dickson, PA:R e Índice de robustez dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) índice de Dickson; (B) PA:R e (C) Índice de robustez.52
- Figura 7:** Teores de pigmentos fotossintetizantes: clorofila a, clorofila b, clorofila total e carotenóides dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) clorofila a; (B) clorofila b; (C) clorofila total; (D) carotenóides....54

Figura 8: Teores de pigmentos fotossintetizantes: razão clorofila a/ clorofila b e clorofila total/ carotenóides dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) razão clorofila a/ clorofila b ; (B) clorofila total/ carotenóides.....56

Figura 9: Análises de trocas gasosas dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Taxa de fotossíntese (A); (B) eficiência do uso da água (A/E); (C) taxa de transpiração (E).....58

Figura 10: Análises de trocas gasosas dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Condutância estomática (Gs); (B) Carbono interno (Ci); (C) eficiência intrínseca do uso da água (A/Gs); (D) eficiência de carboxilação (A/Ci).....60

Figura 11: A-B: Aspectos foliares de dois genótipos de *T. cacao* submetidos a diferentes intensidades de radiação solar. A-B: Cortes transversais do limbo sob 50% de sombreamento.(A) PH 16 .(B) IPIRANGA 01. C-F: Impressões epidérmicas da face abaxial foliar do genótipo PH 16. C-D: 18% de sombreamento, E-F: 80% de sombreamento, sendo D e F, microscopia de campo escuro. Epiderme adaxial (EPAD), epiderme abaxial (EPAB), parênquima paliçádico (PP) e parênquima esponjoso (PE). Estômatos indicados pelas setas. Barra = 100 μ m.....61

Figura 12: Variáveis anatômicas foliares dos genótipos de *T. cacao* submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Limbo foliar; (B) epiderme adaxial; (C) parênquima paliçádico; (D) parênquima esponjoso; (E) densidade estomática.....65

Figura 13: Secções transversais caulinares do genótipo IPIRANGA 01. Tratamento a pleno sol (A) e tratamento a 80% de sombreamento (B). Xilema secundário (XS), Setas indicam elementos de vaso. Barra = 100 μ m.....66

Figura 14: Variáveis anatômicas caulinares dos genótipos de *T. cacao* submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Xilema secundário; (B) densidade de elementos de vaso; (C) diâmetro de elementos de vaso.....68

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Características físicas do solo utilizado como substrato no experimento.	29
Tabela 2: Características químicas do solo utilizado como substrato no experimento.	30
Tabela 3: Pontos de Máximo (PMáx) e Mínimo (PMin) das características estudadas para cada tratamento (Níveis de sombreamento).	36

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

- A**- Taxa de assimilação do carbono
AFE - Área foliar específica
AFT – Área foliar total
AFU – Área foliar unitária
Chl/Carot - Razão clorofila total/carotenóides
Chla - Clorofila *a*
Chla/Chlb - Razão clorofila *a* / clorofila *b*
Chlb - Clorofila *b*
Chl total - Clorofila total
C_i – Carbono interno
E- Taxa de transpiração
EPAB – Epiderme abaxial
EPAD – Epiderme adaxial
FS II – Fotossistema II
G_s- Condutância estomática
IQD – Índice de qualidade de Dickison
MFE - Massa foliar específica
MSC – Massa caulinar
MSF – Massa seca foliar
MSR – Massa radicular
MST – Massa seca total
PA:R – Razão parte aérea/raiz
PE- Parênquima esponjoso
PP – Parênquima paliçádico
QR – Quociente de robustez
RAF - Razão de área foliar
Raiz:PA - Razão raiz/parte aérea
RMC - Razão de massa caulinar
RMF - Razão de massa foliar
RMR - Razão de massa radicular
XS - Xilema secundário

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	17
2. OBJETIVOS	20
2.1 OBJETIVO GERAL	20
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	20
3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	20
3.1 <i>THEOBROMA CACAO</i> – ASPECTOS GERAIS	20
3.2 RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E ANATÔMICAS À LUMINOSIDADE	23
3.2.1 Crescimento	23
3.2.2 Pigmentos Fotossintetizantes	24
3.2.3 Trocas Gasosas	25
3.2.4 Anatomia Foliar e Caulinar	27
4 MATERIAL E MÉTODOS	30
4.1 MATERIAL VEGETAL	30
4.2 CONDIÇÕES DE EXPERIMENTAÇÃO	32
4.3 MORFOLOGIA E ANÁLISE DE CRESCIMENTO	33
4.4 TEOR DE PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES	33
4.5 TROCAS GASOSAS	34
4.6 ANATOMIA FOLIAR E CAULINAR	35
4.6.1 Anatomia Foliar	35
4.6.2 Anatomia Caulinar	36
4.7 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISE ESTATÍSTICA	36
5 RESULTADOS	39
5.1 ANÁLISE DE CRESCIMENTO	39
5.2 TEOR DE PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES	52
5.3 ANÁLISE DE TROCAS GASOSAS	56
5.4 ANATOMIA FOLIAR	61
5.5 ANATOMIA CAULINAR	65
6. DISCUSSÃO	68
6.1 CRESCIMENTO	68
6.2 PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES	69
6.3 TROCAS GASOSAS	71
6.4 ANATOMIA	72

6.4.1 Anatomia Foliar	72
6.4.2 Anatomia Caulinar	74
7. CONCLUSÃO	75
8. REFERÊNCIAS.....	76

1. INTRODUÇÃO

O cacauzeiro - *Theobroma cacao* L. – (Malvaceae) é uma planta perene arbórea, de clima tipicamente tropical, originário na região do alto Amazonas (Almeida e Valle, 2007). O principal interesse de cultivo desta espécie está no aproveitamento de suas sementes para produção de manteiga de cacau e chocolate (Alves, 2002).

Vários fatores podem influenciar o desenvolvimento de espécies vegetais. A luminosidade apresenta-se como um dos fatores abióticos de maior importância no estabelecimento das espécies (Souza e Válio 2003; Duz *et al.*, 2004; Gonçalves *et al.*, 2005; Walter, 2008), podendo promover alterações a nível morfofisiológico influenciando o padrão de alocação da biomassa (Lima *et al.*, 2011; Oliveira *et al.*, 2011). De modo geral, as plantas são capazes, em maior ou menor grau, de aclimatar-se às mudanças ocorridas frente a diferentes condições de irradiância (Kitajima, 1994).

A capacidade das plantas de apresentar respostas adaptativas funcionais em relação às condições ambientais por meio da flexibilidade de fenótipos é conhecida como plasticidade fenotípica (Valladares *et al.*, 2006) e refere-se à amplitude de respostas possíveis dentro de um mesmo genótipo, podendo ser expressa pelo processo de aclimação (Chambel *et al.*, 2005). Dessa forma, espécies com grande potencial para plasticidade em caracteres ligados a sobrevivência apresentam vantagens adaptativas em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição (Cardoso e Lomônaco, 2003).

O crescimento das plantas pode refletir a habilidade de adaptação das espécies às condições de radiação do ambiente em que estão se desenvolvendo. Geralmente, as características de crescimento são utilizadas para inferir o grau de tolerância das espécies à disponibilidade de luz (Scalon *et al.*, 2002; Almeida *et al.*, 2004; 2005) além de identificar características que, no crescimento inicial, indiquem possibilidade de aumento no rendimento da planta adulta, favorecendo os trabalhos de melhoramento na busca por materiais mais produtivos (Naves *et al.*, 1994). Diversas variáveis de crescimento podem ser alteradas em resposta às variações na intensidade de irradiância, dentre elas, destacam-se: alocação de biomassa seca

dos órgãos aéreos e subterrâneos, área foliar, biomassa seca total e razão raiz/parte aérea (Souza *et al.*, 2004; Miralles *et al.*, 2011). Sendo assim, o sucesso na adaptação de uma espécie em ambientes com baixa ou alta radiação pode ser baseado em quanto é eficaz e na rapidez com que os padrões de alocação e comportamento fisiológico são ajustados para maximizar a aquisição de recursos em um ambiente particular (Dias-Filho, 1997).

Além disso, a análise de características anatômicas e morfológicas foliares tais como: densidade de tricomas e espessura da cutícula, espessura da lâmina foliar, espessura do tecido clorofiliano, suculência, massa por unidade de área e densidade estomática, têm sido amplamente utilizada em estudos que visam caracterizar o desempenho ecofisiológico de diferentes espécies vegetais ao longo de gradientes de disponibilidade de recursos e condições, devido ao reconhecimento do significado funcional destas características (Garnier *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2002; Roche *et al.*, 2004).

As folhas são os órgãos vegetais de maior plasticidade fenotípica, em função das alterações impostas pelo ambiente (Danquah, 2010), contudo, as folhas não são os únicos órgãos que passam por alterações estruturais de adaptação. Sabe-se que diferentes intensidades de luz podem promover alterações anatômicas também em caules (Angélico, 2010).

Alterações ambientais podem acarretar danos ao aparato fotossintético das plantas, o que pode ser verificado através de análises das trocas gasosas que geram informações a respeito dos processos de assimilação de CO₂, de transpiração e de condutância estomática (Lambers *et al.*, 2008; Mengarda *et al.*, 2009).

Os pigmentos fotossintetizantes também exercem importante papel na manutenção do bom funcionamento do aparato fotossintético e, conseqüentemente, de toda a planta. A redução do teor de clorofila pode estar associada ao estresse ambiental, sendo esta análise um bom indicador de alterações nas plantas (Hendry e Price, 1993). Em condições de radiação solar intensa, pode haver uma transferência de energia absorvida das clorofilas para carotenóides, que a dissipam sob a forma de calor (Marenco e Lopes, 2009).

Além disso, as clorofilas são constantemente sintetizadas e destruídas por processos fotooxidativos. Sob altas irradiâncias, o processo degenerativo pode ser mais intenso e interferir nas razões entre os pigmentos da folha (Kramer e Kozłowiaki, 1979).

O conhecimento das respostas das plantas à variação das condições do ambiente pode indicar se determinada espécie é adequada para determinado local, possibilitando assim, que seja feito o manejo do ambiente visando condições mais propícias para que os mecanismos fisiológicos ocorram com máxima eficiência (Machado *et al.*, 2005).

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

De acordo com o exposto, o objetivo do presente trabalho foi avaliar comparativamente as respostas fisiológicas e morfoanatômicas de dois genótipos de *T. cacao* (PH 16 e IPIRANGA 01) submetidos a diferentes condições de radiação solar de modo a inferir a respeito das condições de luminosidade mais favoráveis ao desenvolvimento dos mesmos.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analisar características morfológicas relacionadas ao crescimento dos genótipos, tais como: altura, diâmetro do caule, massa seca, área foliar, número de folhas, Massa foliar específica (MFE), área foliar específica (AFE), razões: Raiz:PA, razão de área foliar (RAF), razão de massa foliar (RMF), razão de massa caulinar (RMC) e razão de massa radicular (RMR);
- Determinar os teores de pigmentos fotossintetizantes (clorofila *a*, *b*, total e carotenóides);
- Caracterizar a anatomia foliar e caulinar dos genótipos;
- Analisar a atividade fotossintética (condutância estomática, transpiração e fotossíntese líquida);

3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1 *Theobroma cacao*– ASPECTOS GERAIS

O cacauzeiro (*Theobroma cacao* L.) foi inicialmente classificado na família Sterculiaceae (Cronquist, 1981), no entanto, estudos filogenéticos propuseram uma

modificação em sua classificação, incluindo-o na família Malvaceae (Judd, *et al.*, 2009).

Os astecas e outros grupos de língua nahuatl denominavam o cacauero de “cacaohuauhtli”, os frutos de “cachocentli” e suas sementes de “cacaoatl”, nome utilizado atualmente para a espécie. Em 1737, Lineu denomina o gênero *Theobroma*, que significa alimento dos deuses, em referência à origem divina atribuída ao cacauero pelos povos mesoamericanos (Lopes *et al.*, 2011).

A família Malvaceae possui distribuição predominantemente pantropical, incluindo cerca de 204 gêneros e 2.330 espécies. Diversas Malvaceae apresentam interesse econômico, destacando-se além do cacau, o algodão (*Gossypium* spp.), o quiabo (*Hibiscus esculentus*) e a paineira (*Ceiba speciosa*) (Judd, *et al.*, 2009). Entre as espécies ornamentais destacam-se o hibisco (*Hibiscus* spp.), o malvisco (*Malvaviscus penduliflorus*), a lanterna-japonesa (*Abutilon* spp.), a malva-rosa (*Alcea rosea*) e a astrapéia (*Dombeya* spp.). Pertence, ainda, a esta família o baobá (*Adansonia digitata*), espécie africana considerada uma das árvores mais robustas do planeta (Souza e Lorenzi, 2008).

A cacauicultura é uma atividade de grande importância econômica, tendo em vista o seu alto valor comercial. A principal exploração do cacau deve-se a produção do chocolate e da manteiga de cacau, apreciados por vários países em todo o mundo. Paralelamente, seus derivados são amplamente utilizados pela indústria na forma de cosméticos, bebidas e vários outros produtos alimentícios (Almeida e Valle, 2007). Ao lado da indiscutível importância econômica, o cacau tem um grande valor ecológico. Cultivado racionalmente, em condições que se assemelham às do seu "habitat" natural, em florestas, com um sombreamento permanente de árvores de maior porte, o cacauero protege o solo dos efeitos da erosão e da lixiviação (Efraim, 2004).

Os frutos do cacauero encontram-se divididos em três grupos: Criollo, Forastero e Trinitário, classificados de acordo com características morfológicas, genéticas e sua origem geográfica (Lopes *et al.*, 2011). O cacau Criollo consiste no primeiro fruto domesticado, sendo produzido inicialmente na América Central e América do Sul.

Embora seja responsável pela produção de chocolates mais finos, é mais susceptível a doenças tendo uma produção mais restrita. O cacau Forastero responde por 80% da produção mundial, sendo este predominante nas plantações da Bahia, Amazônia, e nos países produtores da África. Esse grupo é amplamente cultivado na zona cacauera da Bahia, sendo o mais resistente a doenças. O cacau classificado como Trinitário é considerado um híbrido, tendo sua origem no cruzamento entre Criollo e Forastero (Marita *et al.*, 2001).

No Brasil, o cultivo do cacauzeiro foi introduzido na Bahia, onde encontrou boas condições de clima e solo formando a principal região produtora do país. Também há plantios nos estados do Espírito Santo, Pará, Rondônia, Mato Grosso e Amazonas (Silva - Neto, 2001). No Espírito Santo, a produção inicial do cacauzeiro foi no município de Linhares (Costa, 1989). Este município se destaca no cenário nacional de produção de cacau, ocupando a 3ª posição entre os maiores produtores.

De acordo com o ICCO (International Cocoa Organization), os maiores produtores mundiais de cacau são a Costa do Marfim com 1.410 mil toneladas na safra 2011/12, seguida por Gana com 860 mil toneladas, Indonésia 480 mil toneladas, Nigéria 210 mil toneladas, Camarões e Brasil com 205 mil toneladas, Equador 190 mil toneladas e Papua Nova Guiné 48 mil toneladas (ICCO, 2013).

Um dos sustentáculos primários da agricultura brasileira e uma das principais razões de seu sucesso econômico é o contínuo desenvolvimento de variedades melhoradas. No caso do cacau, o conjunto das vantagens comparativas do país para sua produção foi fortemente afetado nas últimas décadas e a preservação deste setor econômico passou a ser ainda mais dependente de fatores tecnológicos (INCAPER, 2011).

Uma das principais ameaças à cacauicultura é uma doença causada pelo fungo *Moniliophthora perniciosa* popularmente conhecida como vassoura de bruxa. Recentemente, genótipos estão sendo recomendados pelo Programa de Recuperação da Lavoura Cacauera do Espírito Santo. Entre os genótipos indicados estão o PH 16 e o IPIRANGA 01, ambos tolerantes à vassoura de bruxa (INCAPER, 2011). Medidas de controle que visem à utilização de genótipos resistentes à

vassoura de bruxa merecem destaque, tendo em vista que os controles químicos e culturais além de necessitarem de um maior aporte financeiro, podem não apresentar os resultados esperados em lavouras formadas por genótipos distintos, incluindo resistentes e vulneráveis à doença. (Pires, 1996).

3.2 RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E ANATÔMICAS À LUMINOSIDADE

3.2.1 Crescimento

A luz está diretamente relacionada com variações de características das folhas como: razão de massa foliar (RMF), área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF), podendo ser empregadas para descrever as preferências ecológicas das plantas quanto à disponibilidade de luz (Lambers; Pooter, 1992; Poorter, 1999).

Em estudos realizados por Lee e colaboradores, (2000) e Poorter (1999) pode-se verificar que plantas submetidas a locais mais sombreados transferem uma maior alocação de biomassa para a parte aérea, ocasionando uma diminuição na proporção raiz: parte aérea e um aumento na razão de área foliar (RAF), razão de massa foliar (RMF) e área foliar específica (AFE). Segundo Morelli e Ruberti (2000) e Oliveira (2011), as respostas das plantas às variações da intensidade de irradiância são diversas, sendo o estímulo de crescimento em altura, uma das respostas mais rápidas ao sombreadamento. No entanto, Souza e Válio (2003) em estudos com plantas jovens de arbóreas tropicais encontraram valores menores de altura e massa seca em plantas submetidas a locais mais sombreados. As plantas expostas à luz solar intensa produzem folhas menores e mais espessas, com baixa área foliar específica (AFE), investem em biomassa da raiz, para compensar a perda de água por transpiração, e, devido às altas taxas fotossintéticas, produzem maior biomassa por unidade de área foliar.

De acordo com Poorter e colaboradores, (2009) as modificações nas razões entre a massa e a área foliares são ecologicamente adaptativas e espécies adaptadas à sombra incrementam a absorção luminosa através do investimento na produção de folhas, principalmente na expansão da superfície foliar. Neste sentido, o aumento da área foliar, AFE e RAF são respostas amplamente relatadas para plantas sob

condições de sombreamento (Poorter e Nagel, 2000; Souza e Válio, 2003; Duz *et al.*, 2004; Lichtenthaler *et al.*, 2007; Kelly *et al.*, 2009; Fini *et al.*, 2010).

Em seu trabalho, Poorter e Nagel (2000), verificaram que plantas submetidas à alta luminosidade tendem a sofrer um aumento na proporção raiz: parte aérea e na razão de massa radicular (RMR), devido à necessidade de um maior aporte na busca por água e nutrientes (Fini *et al.*, 2010; Kwak *et al.*, 2011), enquanto que a razão de massa foliar (RMF) e razão de massa caulinar (RMC) sofrem um decréscimo.

3.2.2 Pigmentos Fotossintetizantes

A luz é essencial para a síntese de clorofilas, no entanto, sob condições de altas irradiâncias a taxa de degradação das clorofilas é superior às taxas de síntese. Além disso, a clorofila *b* é particularmente importante em condições de sombreamento, uma vez que absorve a luz em maiores comprimento de onda (Taiz e Zeiger, 2008).

Teores mais elevados de pigmentos em plantas submetidas a locais com maior sombreamento são amplamente relatados na literatura (Alvarenga *et al.*, 2003; Scalon *et al.*, 2003; Almeida *et al.*, 2004 e Lima Junior *et al.*, 2006). Nery, *et al.*, (2011) estudando plantas jovens de *Talisia subalbans* (Sapindaceae) sob diferentes condições de sombreamento, obtiveram maiores valores de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total sob 70% de sombra. Em contrapartida, plantas de ambientes com maior luminosidade apresentam as menores taxas de pigmentos (Nogueira *et al.*, 2004; Rego e Possamai, 2006; Nery *et al.*, 2011) ocasionadas pela degradação. Esta tendência foi confirmada por Favaretto (2011) em sua pesquisa com 10 espécies arbóreas divididas entre pioneiras e de sucessão tardia quanto à capacidade de adaptação das plantas por intensa radiação solar.

A proporção de clorofila *a* e clorofila *b* reflete o investimento que a planta realiza para manter as taxas fotossintéticas, sendo elevada em altas irradiâncias e reduzida sob baixas irradiâncias (Nakazono *et al.*, 2001). Trabalhos com resultados semelhantes foram obtidos por vários autores (Lichtenthaler e Buschmann, 2001; Kitajima e Hogan, 2003; Lichtenthaler *et al.*, 2007).

As plantas podem apresentar mecanismos de fotoproteção quando cultivadas sob altas irradiâncias (Gonçalves *et al.*, 2005), neste sentido, os carotenóides desempenham um importante papel na captação de energia pelo complexo antena e na proteção dos fotossistemas. Vários estudos mostram a atuação destes pigmentos na proteção do aparato fotossintético devido à interconversão de moléculas de carotenóides em xantofilas (Young *et al.*, 1997; Ort, 2001). No ciclo das xantofilas, devido a oxidação, a violaxantina transforma-se em anteroxantina e esta em zeaxantina (Li, *et al.*, 2007). A zeaxantina atua regulando a dissipação de energia do Fotossistema II (FSII) (Ramalho *et al.*, 2000; Ort, 2001).

Gonçalves e colaboradores (2001) verificaram que em ambientes com alta incidência luminosa há um aumento da concentração de carotenóides, e a diminuição da razão entre o teor de clorofila e carotenóides. Valores que indiquem baixos teores de clorofila e variações na razão clorofila total/carotenóides podem ser utilizados como indicadores que refletem o estresse ao qual as plantas estão submetidas no ambiente em que se encontram (Hendry e Price, 1993).

3.2.3 Trocas Gasosas

A capacidade de sobrevivência das plantas está diretamente relacionada com a regulação do processo fotossintético, que é diretamente influenciado pela luminosidade disponível (Taiz e Zaiger, 2008). Assim, o conhecimento sobre os efeitos da intensidade luminosa sobre o processo fotossintético e as respostas das plantas à variação das condições do ambiente, pode garantir a sobrevivência e o desenvolvimento adequado das plantas (Mengarda, 2010).

A fotossíntese é o processo pelo qual a maior parte do carbono e da energia química entra nos ecossistemas (Chapin *et al.*, 2002). As diferenças genéticas em relação à capacidade fotossintética são bastante consideráveis (Larcher, 2000), pois a eficiência com que a energia radiante é convertida em formas químicas depende das propriedades anatômicas das folhas (Landsberg, 1986), como eficiência e quantidade de enzimas de carboxilação, e da facilidade com que o ar pode se difundir nos espaços intercelulares (forma e distribuição do aparato estomático) (Larcher, 2000).

Os fatores que limitam a fotossíntese variam de acordo com o regime de luz no ambiente de crescimento. Plantas desenvolvidas à sombra investem mais em complexos coletores de luz e plantas desenvolvidas ao sol, em proteínas do ciclo de Calvin e do transporte de elétrons (Laisk *et al.*, 2005).

A irradiância elevada pode comprometer a fotossíntese por meio do processo de fotoinibição, que envolve danos aos centros de reação, especialmente ao FSII. Outro meio de danificar o aparato fotossintético se dá pela foto-oxidação, processo que envolve diretamente os pigmentos cloroplastídicos. As clorofilas podem ser foto-oxidadas sob alta irradiação e, uma vez que os carotenóides são capazes de prevenir a foto-oxidação, a relação entre estes pigmentos pode ser um indicador potencial de perdas foto-oxidativas causadas por elevada irradiação (Hendry e Pierce, 1993).

Fini e colaboradores (2010) investigaram o processo de trocas gasosas de três plantas ornamentais sob diferentes intensidades de luz. Segundo os autores, a assimilação de carbono foi maior em plantas cultivadas a pleno sol e sombra moderada quando comparadas com plantas cultivadas em sombreamento severo. A evapotranspiração também pode ser afetada pela sombra, como mencionado por Rhizopoulou *et al.*, (1991), que observou que as folhas de sol sob evaporação grave reduziram a perda de água através da redução do tamanho da folha e da condutância estomática, e o aumento da espessura foliar.

Um estudo realizado por Sabbi e colaboradores, (2010) com folhas de *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) implantadas em áreas com diferentes graus de sombreamento, não verificou diferenças significativas entre os tratamentos em relação à taxa de fotossíntese líquida (A) e a condutância estomática (G_s). Isso indica que mesmo as folhas recebendo menor quantidade de luz ao longo do período, elas apresentaram estratégias morfoanatômicas importantes, tal como o aumento da área foliar. Aumentar a área foliar em um ambiente com menor disponibilidade de irradiância permite que a planta consiga captar maior quantidade desta luz, já que esta possui um maior número de células foto-receptoras. Em *Croton urucurana* Baill, uma espécie pioneira, Alvarenga e colaboradores, (2003) verificaram que as maiores taxas fotossintéticas ocorreram em plantas jovens

cultivadas em níveis mais elevados de irradiância (30% e a pleno sol). Trabalhando com espécies tolerantes e sensíveis à sombra, Ramos e Grace (1990) observaram resultados com tendências semelhantes, em que os maiores valores de condutância estomática foram observados em plantas tolerantes cultivadas a pleno sol.

3.2.4 Anatomia Foliar e Caulinar

Fatores ambientais podem estar relacionados a alterações na estrutura da planta, podendo estas serem expressas na morfologia e anatomia foliar. A folha é o órgão anatomicamente mais variável da planta, e suas adaptações são comumente utilizadas como indicadores das condições ambientais (Dickison, 2000).

A anatomia foliar é altamente especializada para a absorção de luz. As propriedades do mesofilo, em especial, do parênquima paliçádico, garantem a otimização da absorção de luz para o bom funcionamento fotossintético. O aumento do parênquima paliçádico e o arranjo colunar de suas células permitem que a luz seja transmitida mais diretamente evitando-se assim, a fotoinibição (Taiz e Zeiger, 2004) e diminuindo a resistência do mesofilo ao dióxido de carbono (Nobel, 1977; Mediavilla, *et al.*, 2001).

Vários trabalhos indicam o efeito da luminosidade na anatomia foliar, obtendo resultados similares em plantas submetidas às mesmas condições ambientais (Lima Jr *et al.*, 2006; Castro *et al.*, 2007; Fini *et al.*, 2010; Sabbi *et al.*, 2010; Miralles *et al.*, 2011). Plantas que se encontram sob altas intensidades luminosas geralmente apresentam um aumento da espessura foliar e das camadas do parênquima paliçádico e esponjoso, além de maior espessamento cuticular. A cutícula representa um revestimento hidrofóbico, que atua como uma superfície refletora que dificulta a perda de água e o aumento da temperatura foliar (Dickison, 2000; Castro *et al.*, 2009; Rossato e Kolb, 2010; Sabbi *et al.*, 2010). O oposto é registrado para folhas sob sombreamento, ou seja, valores menores para os caracteres supracitados. De acordo com Sert (1992), folhas de sombra são mais finas que as de sol devido ao consumo de assimilados para a expansão da área foliar.

Além das modificações que ocorrem nos tecidos fotossintetizantes do mesófilo foliar, diversos trabalhos mostram diferenças nos níveis de intensidade luminosa influenciando mudanças significativas na densidade estomática, número e tamanho das células epidérmicas, número de tricomas, tamanho dos espaços intercelulares e esclerificação de tecidos. Dentre esses caracteres, os estômatos apresentam grande importância em estudos anatômicos envolvendo diferentes ambientes e níveis de radiação (Medri e Lleras, 1980; Abrams *et al.*, 1992), uma vez que a quantidade, distribuição, tamanho e forma dos estômatos são características específicas de cada espécie e podem se alterar em função das adaptações às condições ambientais (Larcher, 2000).

Muitos estudos apontam uma correlação positiva entre o aumento da luminosidade e a densidade estomática (Klich, 2000; Mendes *et al.*, 2001; Corrêa, 2003; Duz *et al.*, 2004; Espindola Jr, 2006; Nery *et al.*, 2007).

Maiores densidades estomáticas podem permitir que a planta eleve a condutância de gases, ou seja, quanto maior a densidade estomática, maior a absorção de CO₂ (Abrams *et al.*, 1992; Evans, 1999) o que pode evitar que a fotossíntese seja limitada sob diferentes condições de ambiente. Entretanto, a capacidade de respostas dos estômatos às variáveis ambientais são mais importantes para a determinação da condutância estomática do que o seu número (Lima Jr. *et al.*, 2006). O tamanho, a posição e o controle da abertura dos estômatos também irão afetar a absorção de CO₂ (Boeger e Wisniewski, 2003).

De acordo com Voltan *et al.* (1992) e Morais *et al.* (2003), o aumento do sombreamento provoca redução no número de estômatos, e na espessura do mesófilo e incremento dos espaços intercelulares, sendo todas estas características relacionadas ao processo fotossintético.

As alterações das plantas em resposta aos ambientes aos quais estão submetidas também podem ser observadas em outros órgãos. Dentre eles, o caule pode sofrer alterações morfofisiológicas, em função de pressões ambientais como: intensidade luminosa, seca, alagamento, salinidade do solo, altitude, latitude, e poluição (Dickison, 2000; Luchi, 2004; Cavusoglu *et al.*, 2008; Angélico, 2010; Ballesteros *et*

al., 2010). A maioria dos estudos que aborda alterações caulinares frente a um gradiente de luminosidade, tem como foco principal a variação da estrutura anatômica do lenho (Dickison, 2000).

O tecido xilemático é um tecido complexo caracterizado pela presença de elementos de vaso que promovem o fluxo axial da água; do parênquima com células vivas que armazenam carboidratos e também promovem transporte radial de substâncias; e de fibras que promovem, principalmente, sustentação. O padrão de investimento nesses três tipos de tecido pode variar de acordo com a necessidade da planta (Poorter *et al.*, 2010). Os fatores ambientais podem afetar as dimensões e o arranjo dos elementos vasculares. Quando a planta está sujeita a algum tipo de estresse, a diminuição dos vasos condutores pode garantir um aumento na segurança do transporte de água (Baas, 1982).

Estudos de Bosio e colaboradores, (2010) com *Miconia sellowiana* (Melastomataceae), demonstraram que no ambiente mais ensolarado os caules apresentaram elementos de vaso e fibras menores, ao passo que nos ambientes méxicos apresentaram vasos maiores. Resultados semelhantes foram encontrados por Cosmo *et al.*, (2010), Lima *et al.*, (2010) e Christensen – Dalsgaard e Ennos, (2011). De acordo com Arnold e Mauseth, (1999), células maiores (elementos de vaso, fibras, células parenquimáticas), aumento na porcentagem de xilema e área vascular maior são características de caules de plantas crescendo sob maior irradiância de luz.

Uma vez que a variação das condições ambientais afeta a atividade fotossintética, o floema secundário, pode apresentar variações, visando manter o equilíbrio no padrão fonte-dreno (Lambers *et al.*, 2008; Castro *et al.*, 2009). Além disso, o tecido de revestimento do corpo secundário, a periderme, pode apresentar variações principalmente devido as suas características hidrofóbicas, que conferem a esse tecido isolamento térmico dos caules, além de evitar a perda de água (Mazzoni-Viveiros e Costa, 2009).

4 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi instalado na Estação Experimental Filogônio Peixoto (ESFIP), pertencente ao Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC), órgão de pesquisa da Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC), às margens da BR-101 localizada no Município de Linhares, estado do Espírito Santo, Brasil. As análises foram realizadas no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal e de Anatomia Vegetal, do departamento de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES).

4.1 MATERIAL VEGETAL

O experimento foi conduzido com mudas clonais dos genótipos IPIRANGA 01 e PH 16, fornecidas pela CEPLAC. As mudas aos 4,5 meses foram transplantadas para sacos de polietileno de 28x15cm contendo substrato utilizado conforme recomendações da ESFIP/CEPLAC, no traço 3:1:1 de terra, areia e esterco de curral. Antes da instalação do experimento, amostras do solo foram coletadas para a caracterização física e química, conforme apresentado nas tabelas 1 e 2, respectivamente. As análises foram realizadas no Laboratório de análise agronômica e ambiental Fullin, seguindo a metodologia descrita pela Embrapa (1997).

Tabela 1: Características físicas do solo utilizado como substrato no experimento.

Areia Grossa	Areia Fina	Areia Total	Silte	Argila	Classificação Textural ⁽¹⁾
----- g/Kg -----					
606	144	750	110	140	Franco Arenoso

(1) Classificação textural de acordo com a Sociedade Brasileira de Ciência do Solo.

Tabela 2: Características químicas do solo utilizado como substrato no experimento.

Parâmetro Analisado	Unidade	Valor	Classificação ⁽¹⁾
Fósforo	mg/dm ³	369	Alto
Potássio	mg/dm ³	790	Alto
Enxofre	mg/dm ³	69	Alto
Cálcio	cmol _c /dm ³	2,4	Médio
Magnésio	cmol _c /dm ³	1,7	Alto
Alumínio	cmol _c /dm ³	0,0	Baixo
H+Al	cmol _c /dm ³	1,7	Médio
pH em H ₂ O	—	5,8	Acidez Média
Matéria Orgânica	dag/kg	2,9	Médio
Ferro	mg/dm ³	98	Médio
Zinco	mg/dm ³	16,1	Médio
Cobre	mg/dm ³	4,5	Médio
Manganês	mg/dm ³	48	Médio
Boro	mg/dm ³	1,19	Muito Alto
Sódio	mg/dm ³	190,0	Alto
Saturação Ca na	%	30,7	Muito Baixo
Saturação Mg na	%	21,7	Alto
Saturação K na CTC	%	25,9	Alto
Índice saturação Na	%	10,6	Baixo
Soma de Bases	cmol _c /dm ³	6,1	Alto
CTC efetiva	cmol _c /dm ³	6,1	Alto
CTC a pH 7,0	cmol _c /dm ³	7,8	Médio
Saturação Alumínio	%	0	Baixo
Saturação de bases	%	78,3	Alto

(1) Classificação baseada nos manuais de recomendação de adubação do Estado do Espírito Santo (Dadalto e Fullin, 2001; Prezotti *et al.*, 2007).

Decorridos 21 dias após o transplante para os sacos, as mudas foram transportadas para os tratamentos (0% de sombreamento - pleno sol -, 18%, 30%, 50% e 80% de sombreamento) onde permaneceram por quatro meses (maio a setembro de 2012). Para monitoramento da umidade do solo, utilizou-se um tensiômetro em cada nível de sombra, mantendo-se a tensão de água na faixa de 15 a 20 Kpa, irrigando-se, quando necessário.

4.2 CONDIÇÕES DE EXPERIMENTAÇÃO

Durante o período experimental as plantas foram submetidas a cinco níveis de sombreamento (0% - pleno sol -, 18%, 30%, 50% e 80% de redução da radiação incidente). Os níveis de 18%, 30%, 50% e 80% foram obtidos com a utilização de telas pretas de nylon, tipo “sombrite” (Figura 1).



Figura 1: Vista geral do experimento.

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR), nas diferentes condições de sombreamento, foi determinada por meio de um espectroradiômetro (Sky Instruments Ltda, Richmond, Canadá) realizando-se as medidas sempre às 12 horas, em 4 dias ensolarados. Os valores médios da PAR para cada tratamento foram de aproximadamente: $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (0% de sombreamento - pleno sol -); $1550 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (18% de sombreamento); $1250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (30% de sombreamento); $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (50% de sombreamento) e $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (80% de sombreamento). As análises de crescimento, morfológica, fisiológica e anatômica foram efetuadas em uma única amostragem, após 120 dias da instalação do experimento.

4.3 MORFOLOGIA E ANÁLISE DE CRESCIMENTO

As medidas de crescimento foram realizadas em 5 plantas por bloco, totalizando 20 plantas por tratamento. Foram realizadas as seguintes medidas: altura – a partir da gema apical até a base caulinar-, com a utilização de uma trena; diâmetro do caule, com a utilização de um paquímetro posicionado a 1 cm a partir da inserção das raízes; número de folhas, área foliar, massa fresca e massa seca da raiz, caule e folhas. Para a área foliar, as medidas foram realizadas através do analisador de imagens Image J 1.44. Para a massa seca, as amostras foram acondicionadas em estufa por 15 dias a 40°C até a obtenção de massa constante. A partir desses dados foram calculados: razão de área foliar ($RAF=AF/MST$), razão raiz:parte aérea ($R:PA$), massa foliar específica ($MFE=MF/AF$), razão de massa foliar ($RMF=MF/MST$), razão de massa caulinar ($RMC=MC/MST$) e razão de massa radicular ($RMR=MR/MST$), de acordo com Hunt (1982).

Com esses dados foram calculados os índices de qualidade tais como: Quociente de Robustez (QR) determinado pela razão do comprimento e diâmetro do caule; massa seca da parte aérea e massa seca de raiz ($PA:R$) e o Índice de Qualidade de Dickson (IQD) determinado pela razão da massa seca total (MST) com a soma do C:D e $PA:R$ conforme equação de Dickson *et al.* (1960): $IQD = [(MST/(C:D) + (PA:R)]$. Menores valores de QR e $PA:R$ indicam maior capacidade de sobrevivência em condições de campo, enquanto que, valores mais elevados de IQD indicam maior capacidade de sobrevivência das plantas em condições de campo.

Onde; MF=massa seca foliar, MC=massa seca caulinar, MR=massa seca radicular, AF=área foliar; MST=massa seca total; RMF= razão de massa foliar; RMC=razão de massa caulinar; RMR=razão de massa radicular.

4.4 TEOR DE PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

O teor de pigmentos fotossintetizantes foi determinado após extração com acetona 80%, de acordo com a metodologia de Arnon (1949). Foram coletadas folhas totalmente expandidas, do 3º nó a partir da gema apical, sendo envolvidas em papel alumínio e acondicionadas em caixa de isopor com gelo imediatamente após a

coleta. Foram pesados 0,2g de massa fresca de uma folha por indivíduo, sendo selecionados 2 indivíduos por bloco, totalizando 8 indivíduos por tratamento. Para a maceração foram adicionados 0,3 ml de acetona a 80%. Todo o material foi macerado em câmara escura. O extrato obtido da maceração foi filtrado para um balão volumétrico de 25 ml, completando-se o volume do mesmo com acetona. Os balões volumétricos foram envolvidos em papel alumínio e levados para o laboratório para a leitura espectrofotométrica das absorvâncias a 470, 645 e 663 nm.

As determinações dos teores de clorofila e carotenóides foram realizadas através da aplicação das equações de Lichtenthaler (1987):

$$\text{Clorofila a} = (12,7.A663 - 2,69.A645/1000MF).V \text{ (g.g-1MF)}$$

$$\text{Clorofila b} = (22,9.A645 - 4,68.A663/1000MF).V \text{ (g.g-1MF)}$$

$$\text{Clorofila Total} = (20,2.A663 - 2,69.A645/1000MF).V \text{ (g.g-1MF)}$$

$$\text{Carotenóides} = (1000.A470) - (1,82.\text{clor.a}) - (85,02.\text{clor.b}) / (198).V \text{ (g.g-1MF)}$$

Onde:

A470= absorvância a 470nm; A663nm= absorvância a 663nm; A645= absorvância a 645nm; V= volume da amostra (ml); MF= massa fresca da amostra (g).

4.5 TROCAS GASOSAS

As análises de trocas gasosas foram realizadas em sistema fechado com analisador de gases infravermelho portátil – IRGA (LI-6200, LI-COR Inc., Lincoln, EUA) a partir das 7:00 horas da manhã, utilizando-se concentração atmosférica de CO₂ e temperatura ambiente. Foi utilizada fonte de luz artificial com intensidade variando de acordo com o tratamento: utilizou-se 2000 μmol m⁻² s⁻¹ (a pleno sol); 1550 μmol m⁻² s⁻¹ (18% de sombreamento); 1250 μmol m⁻² s⁻¹ (30% de sombreamento); 900 μmol m⁻² s⁻¹ (50% de sombreamento) e 300 μmol m⁻² s⁻¹ (80% de sombreamento).

Avaliou-se a assimilação fotossintética de carbono (*A*, μmol m⁻² s⁻¹), condutância estomática (*G_s*, mol m⁻² s⁻¹), transpiração (*E*, μmol m⁻² s⁻¹) e teor de carbono interno

(C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$). Também foram calculadas as razões: eficiência do uso de água (A/E , $\mu\text{mol mmol}^{-1}$), eficiência intrínseca do uso de água (A/G_s , $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) e eficiência aparente de carboxilação (A/C_i , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$).

As análises de fotossíntese foram feitas em folhas completamente expandidas do terceiro nó, a partir da gema apical. Para isso, foi utilizada uma folha por planta, sendo selecionadas duas plantas por bloco, totalizando 8 plantas por tratamento, nas quais realizaram-se três medições de trocas gasosas por folha selecionada, totalizando-se 24 medições por tratamento.

4.6 ANATOMIA FOLIAR E CAULINAR

4.6.1 Anatomia Foliar

Folhas totalmente expandidas, localizadas no 3º nó, a partir da gema apical, foram coletadas e fixadas em FAA 70 (Johansen, 1940). Utilizou-se 4 plantas por bloco, totalizando 16 plantas por tratamento. Quarenta e oito horas depois as folhas foram estocadas em etanol 70%. Para o seccionamento das amostras foram utilizadas porções do terço mediano do limbo foliar. Os cortes foram feitos à mão livre com o auxílio de lâmina de barbear, sendo posteriormente clarificados em solução de hipoclorito de sódio 4%, em seguida lavados em água destilada, neutralizados em água acética e lavados novamente em água destilada. Como corante foi utilizada solução de Azul de Astra e Safranina 1%, (Kraus e Arduin, 1997) e as lâminas foram montadas em água glicerizada (3:1). A determinação da densidade estomática (n°/mm^2) foi realizada através da impressão da epiderme em lâminas de vidro com utilização de adesivo instantâneo (Super Bonder), na face abaxial da folha. As análises anatômicas quantitativas foram realizadas por meio de medições da espessura total do limbo, da epiderme de ambas as faces da folha e dos parênquimas paliádico e lacunoso. As observações e a documentação fotográfica foram realizadas em fotomicroscópio Nikon, Eclipse 50i. Para as análises quantitativas utilizou-se o software de análise de imagens NIS-Elements.

4.6.2 Anatomia Caulinar

Para a análise anatômica caulinar, foram realizadas secções à mão livre com lâminas de barbear, aproximadamente a 10 cm a partir da inserção das raízes no caule. Utilizou-se 4 plantas por bloco, totalizando 16 plantas por tratamento. Os procedimentos de fixação, coloração, montagem e análise das lâminas foram os mesmos utilizados para as folhas. As análises anatômicas quantitativas foram realizadas por meio de medições da espessura do floema secundário, do câmbio, do xilema secundário, da frequência de elementos de vaso (n°/mm^2) e do diâmetro dos vasos. As observações e a documentação fotográfica foram realizadas em fotomicroscópio Nikon, Eclipse 50i. Para as análises quantitativas utilizou-se o software de análise de imagens NIS-Elements.

4.7 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISE ESTATÍSTICA

O delineamento experimental foi em Blocos casualizados (DBC), com 4 repetições em arranjo fatorial 2 x 5, constituído de dois genótipos e 5 níveis de luminosidade, totalizando 40 parcelas com 10 plantas cada. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e regressão. Na análise de regressão, a escolha do modelo que melhor se ajustou aos dados foi baseada no maior coeficiente de determinação (R^2) e na significância do modelo detectado pela análise de variância da regressão. Os pontos de máximo e mínimo foram obtidos na curva de regressão dos genótipos de *T. cacao* (Tabela 3). Todas as análises foram executadas pelo Programa Assistat 7.6 beta (2012), UAEG-CTRN-UFCG, Campina Grande – PB.

Tabela 3: Pontos de Máximo (PMáx) e Mínimo (PMin) das variáveis estudadas para cada tratamento (Níveis de sombreamento).
(continua)

Características	IPIRANGA 01				PH 16			
	PMáx	Nív. Somb.	PMin	Nív. Somb.	PMáx	Nív. Somb.	PMin	Nív. Somb.
Número de folhas	--	--	--	--	--	--	--	--
Diâmetro do caule	--	--	--	--	10,45	47,56	--	--
Altura	--	--	--	--	--	--	--	--
RMC	--	--	0,07	27,00	0,08	55,25	--	--
RMR	--	--	--	--	0,06	42,25	--	--
RMF	--	--	--	--	0,16	47,42	--	--
AFU	--	--	--	--	--	--	--	--
AFE	--	--	35,96	7,06	--	--	--	--
MFE	--	--	--	--	--	--	--	--
Razão R:PA	--	--	--	--	--	--	--	--
RAF	--	--	16,26	62,17	16,54	52,78	--	--
Massa seca total	25,58	47,28	--	--	--	--	12,54	48,96
Massa seca raiz	6,58	44,6	--	--	6,37	44,7	--	--
Massa seca folha	10,04	48,65	--	--	--	--	--	--
Área foliar total	--	--	--	--	1578,52	61,65	--	--

Tabela 3: Pontos de Máximo (PMáx) e Mínimo (PMin) das variáveis estudadas para cada tratamento (Níveis de sombreamento).
(conclusão)

Características	IPIRANGA 01				PH 16			
	PMáx	Nív. Somb.	PMin	Nív. Somb.	PMáx	Nív. Somb.	PMin	Nív. Somb.
<i>A</i>	--	--	1,73	63,43	--	--	--	--
<i>E</i>	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Gs</i>	--	--	--	--	0,68	59,62	--	--
<i>Ci</i>	--	--	--	--	--	--	10,00	75,16
<i>A/Gs</i>	--	--	--	--	--	--	6,38	70,16
<i>A/E</i>	1,07	68,23	--	--	--	--	--	--
<i>A/Ci</i>	--	--	--	--	0,67	56,0	--	--
Clorofila <i>a</i>	0,93	29,66	--	--	0,95	50,00	--	--
Clorofila <i>b</i>	0,46	35,00	--	--	0,35	48,88	--	--
Clorofila Total	1,62	34,88	--	--	1,61	52,76	--	--
Carotenóides	0,14	35,00	--	--	0,13	57,50	--	--
Chl. <i>a</i> / Chl. <i>b</i>	--	--	2,41	41,00	3,04	57,00	--	--
Chl. Total /Carotenóides	--	--	--	--	14,69	54,51	--	--

5 RESULTADOS

5.1 ANÁLISE DE CRESCIMENTO

A altura das plantas apresentou valores mais elevados para o genótipo IPIRANGA 01 em todos os tratamentos. Contudo, ambos os genótipos mostraram uma tendência linear crescente com valores significativamente maiores sob sombreamento severo (80%) (Figura 2A). Quanto ao número de folhas, não houve diferença estatística entre os tratamentos nos dois genótipos estudados. O diâmetro do caule não foi significativo para o genótipo IPIRANGA 01, no entanto, para PH 16, foi obtido o maior valor do diâmetro caulinar (10,45 cm) a 47,56% de sombra, sendo que nos tratamentos contrastantes, de sombreamento severo e pleno sol, observou-se valores reduzidos para esta característica (Figura 2B).

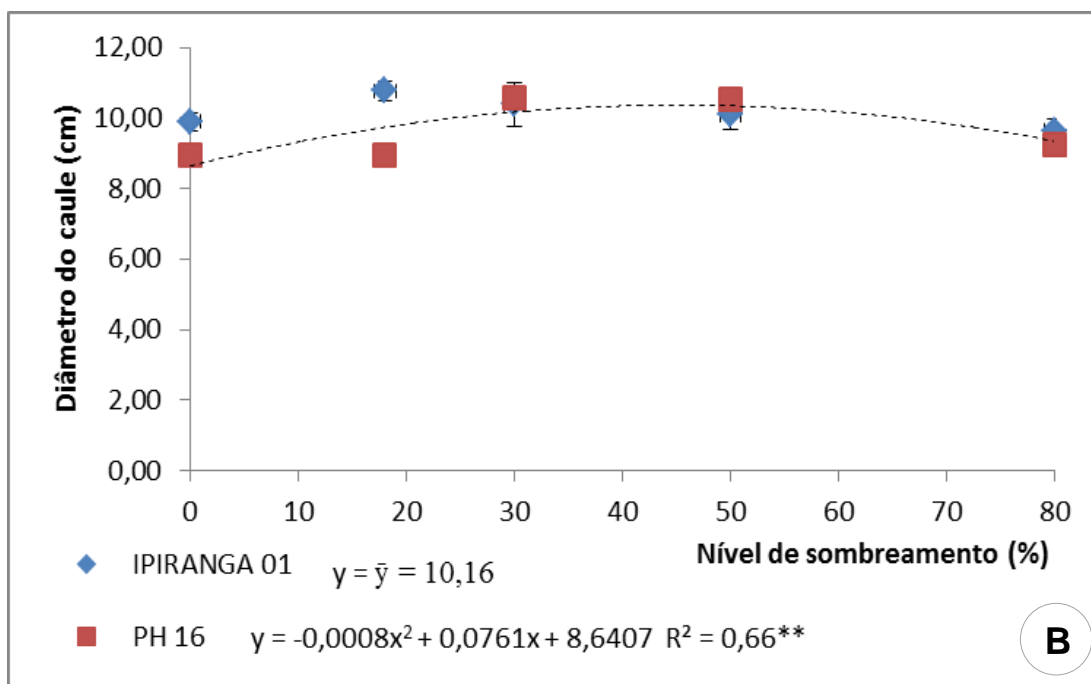
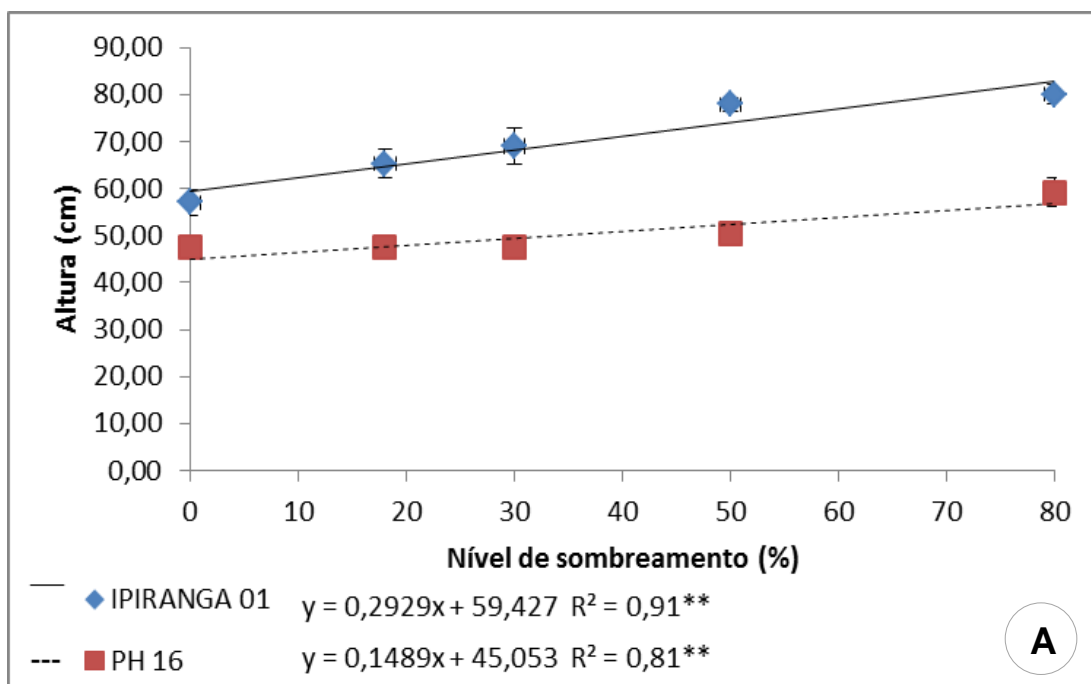


Figura 2: Características de crescimento: altura e diâmetro do caule dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) altura; (B) diâmetro do caule.

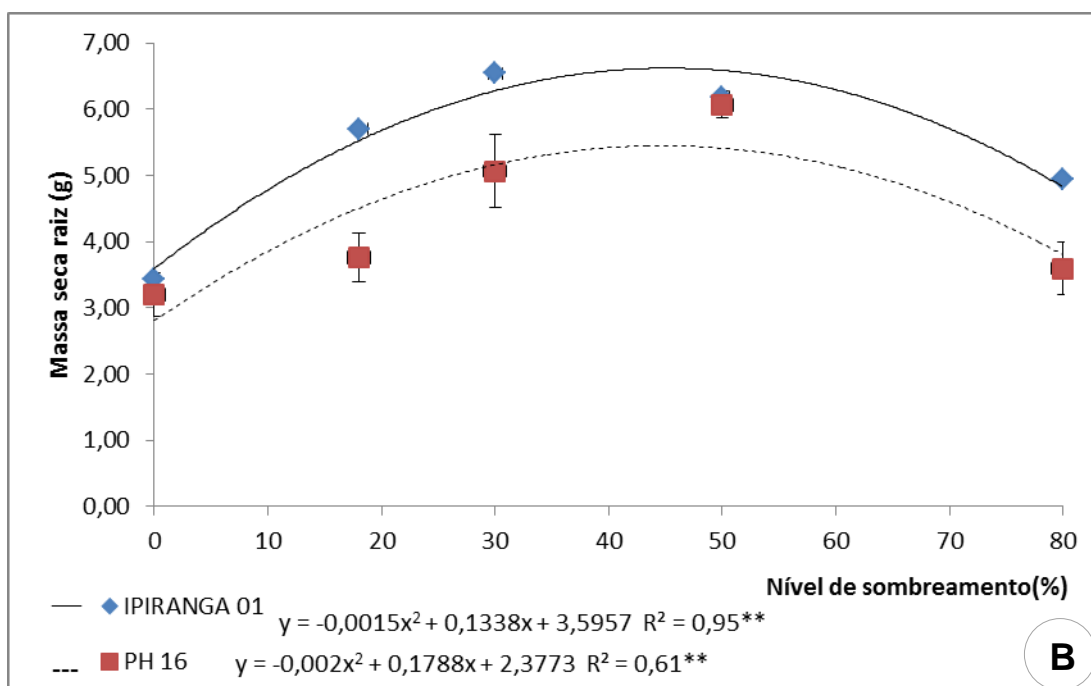
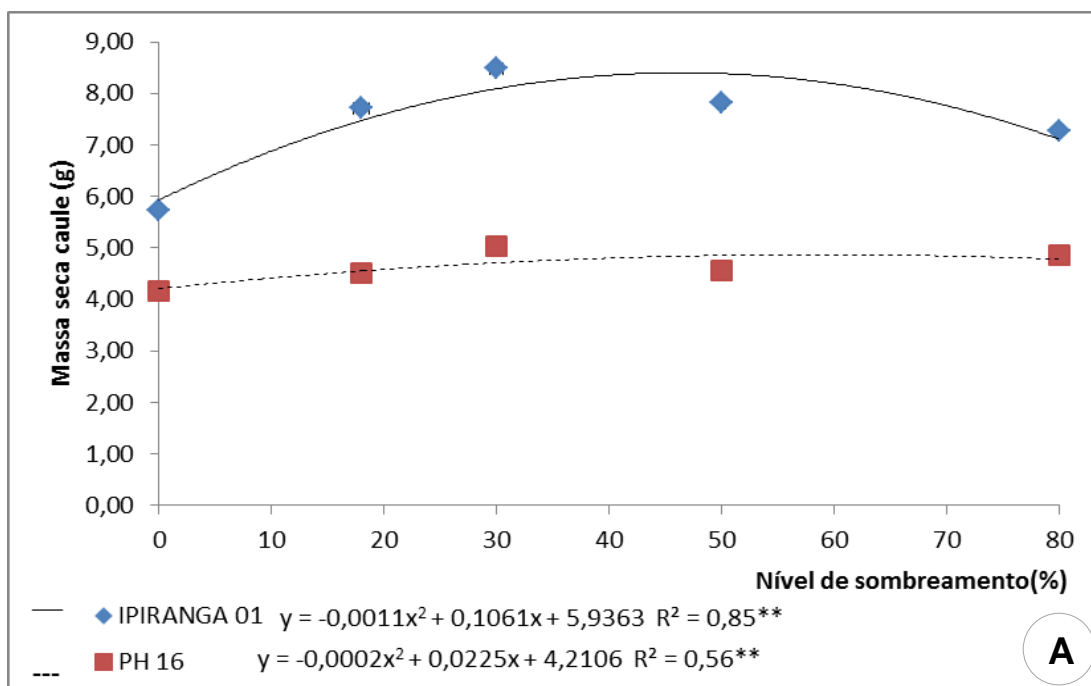
** significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 = p < .05$)

O genótipo IPIRANGA 01 apresentou valores mais elevados em todos os tratamentos para as características de massa seca caulinar (Figura 3A) e radicular (Figura 3B) em comparação ao genótipo PH 16. De modo geral, estas variáveis demonstraram valores mais reduzidos para ambos os genótipos sob os tratamentos de maior incidência solar, seguido por aumento em condições intermediárias de sombra onde alcançaram valores máximos e posteriores reduções em condições de sombreamento severo.

Observa-se na figura 3 que, para o genótipo IPIRANGA 01 os valores máximos de massa seca caulinar e radicular foram, respectivamente, 3,38 g e 6,58 g sob 48,22% e 44,60% de sombreamento. Já para o genótipo PH 16, os valores máximos foram: 4,84 g de massa seca caulinar a 56,25% de sombra e 6,37 g de massa seca radicular a 44,70% de sombra. A massa seca foliar não apresentou diferença significativa entre os tratamentos para PH 16, ao passo que para o genótipo IPIRANGA 01, o valor mais elevado (10,04 g) foi constatado a 48,65% de sombreamento (Figura 3C).

Foram observados comportamentos opostos entre os genótipos quanto à massa seca total. O genótipo PH 16 apresentou um valor significativamente mais elevado para esta característica a pleno sol, sendo este valor drasticamente reduzido nos tratamentos intermediários de sombreamento, atingindo seu valor mínimo (12,54 g) a 48,96% de sombra, seguido por um pequeno aumento no tratamento de maior sombreamento. O genótipo IPIRANGA 01 obteve o menor valor desta variável a pleno sol e o valor máximo (25,58 g) a 47,28% de sombreamento, seguido por uma redução mínima a 80% de sombra (Figura 3D).



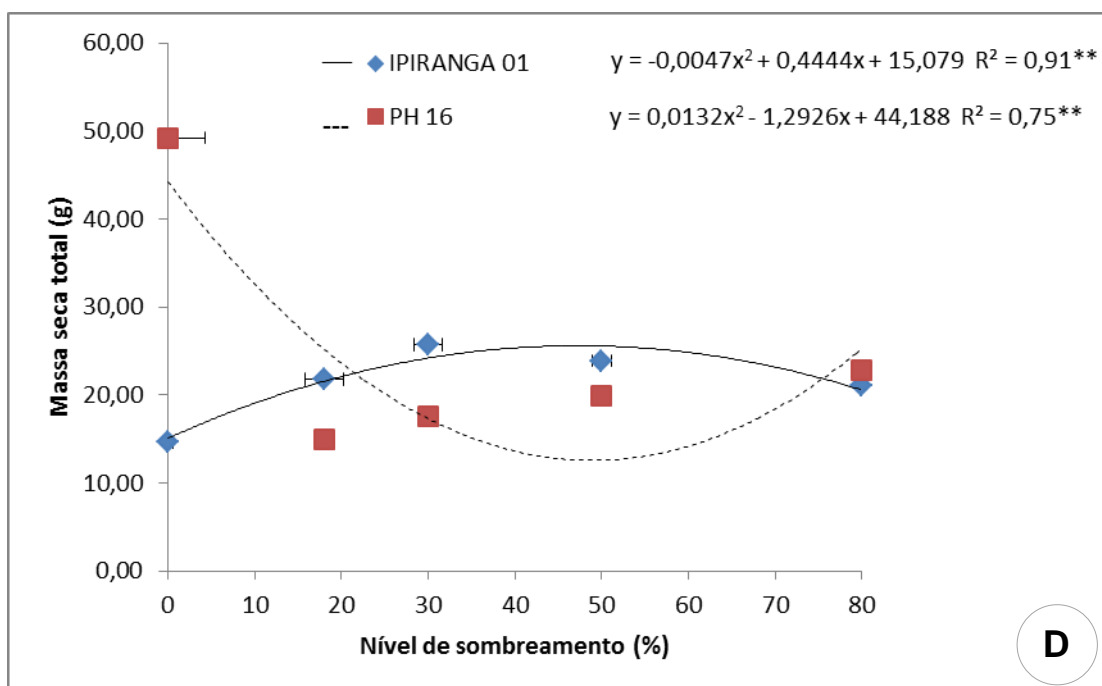
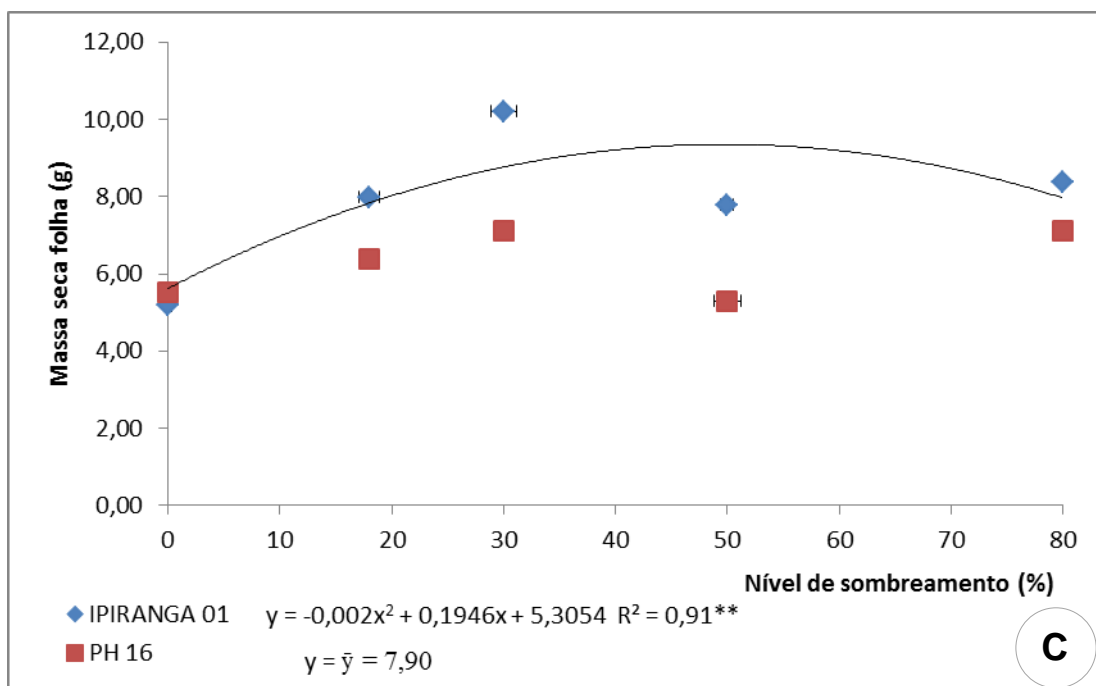
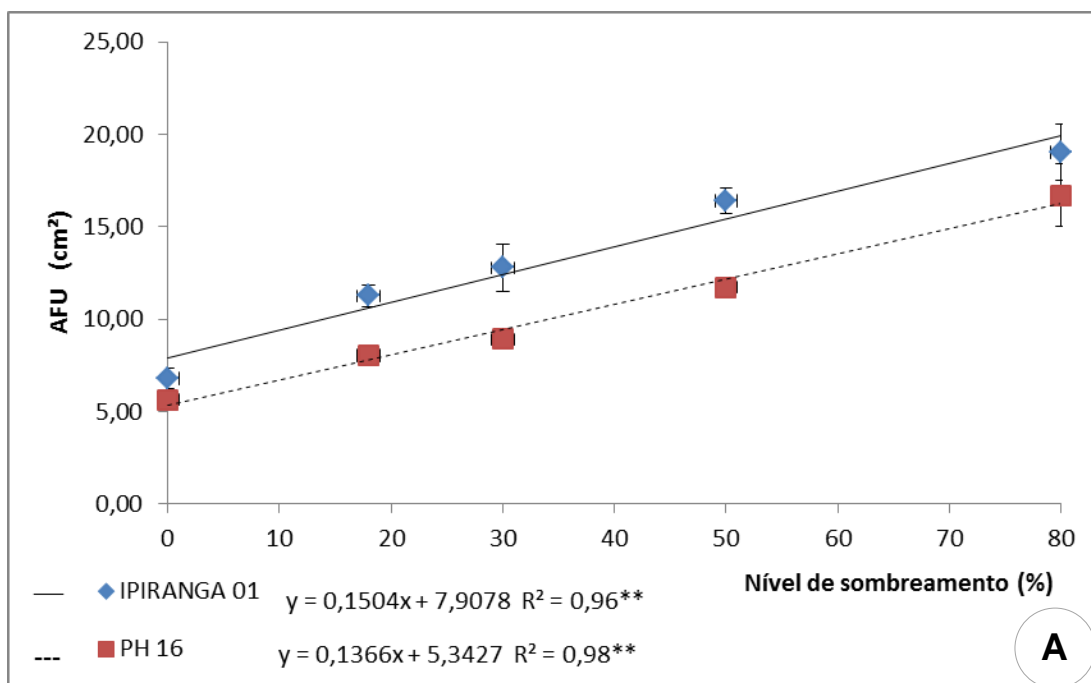


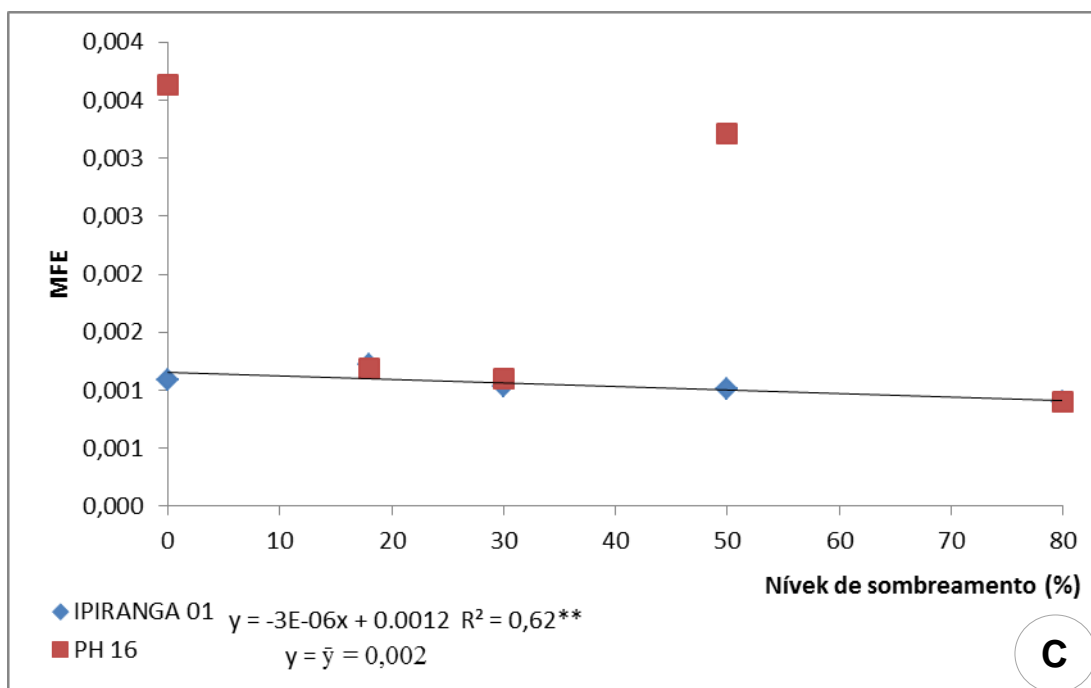
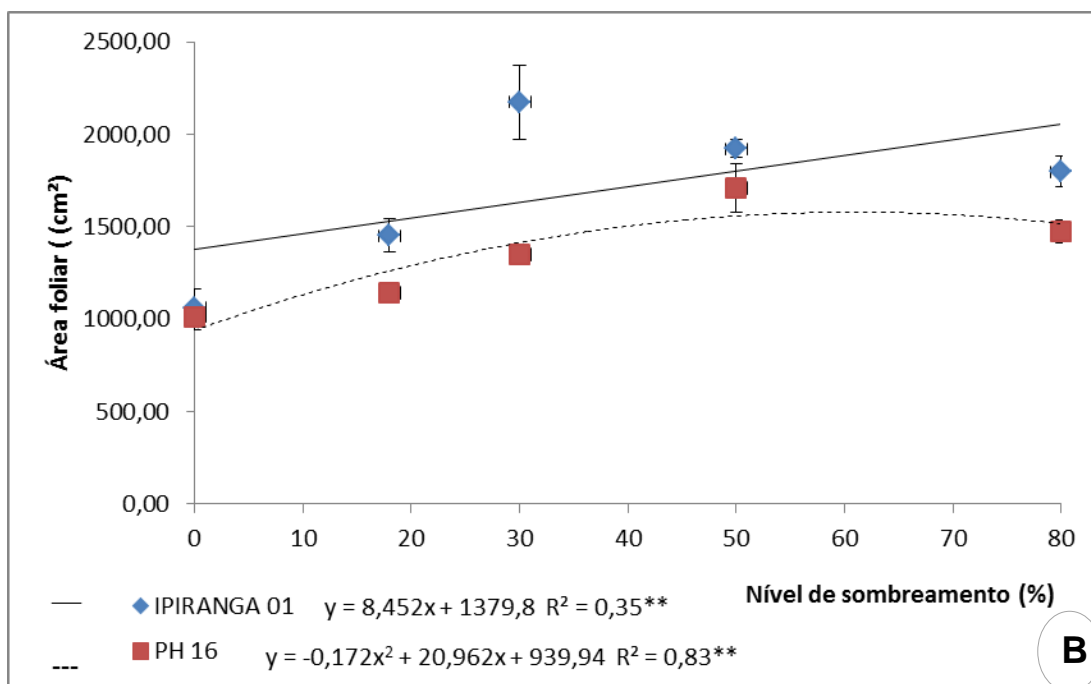
Figura 3: Características de crescimento: Massa seca caulinar, radicular, foliar e total dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) massa seca caulinar; (B) massa seca radicular; (C) massa seca foliar e (D) massa seca total.

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

A área foliar unitária e a área foliar total apresentaram valores mais elevados para o genótipo IPIRANGA 01 em todos os tratamentos (Figura 4). Para este genótipo, ambas as características demonstraram tendências crescentes, tendo resultados mais elevados a 80% de sombreamento. No genótipo PH 16 observou-se o mesmo padrão crescente quanto à área foliar unitária, com valor mais elevado também a 80% de sombra (Figura 4A). Em contrapartida, a área foliar total foi menor sob alta irradiância e obteve valor máximo (1578,52 cm²) a 61,65% de sombreamento, seguido novamente por uma redução neste valor (Figura 4B). A massa foliar específica e a área foliar específica não apresentaram diferenças estatísticas entre os tratamentos de PH 16, sendo observadas para o genótipo IPIRANGA 01 diferenças mínimas entre os tratamentos, contudo, verificou-se um padrão decrescente para a massa foliar específica, com valor mais elevado a pleno sol (Figura 4C). Quanto à área foliar específica foram observados valores reduzidos nos tratamentos de elevada irradiação, alcançando o valor mínimo (35,96 cm²) a 7,06% de sombreamento (Figura 4D).





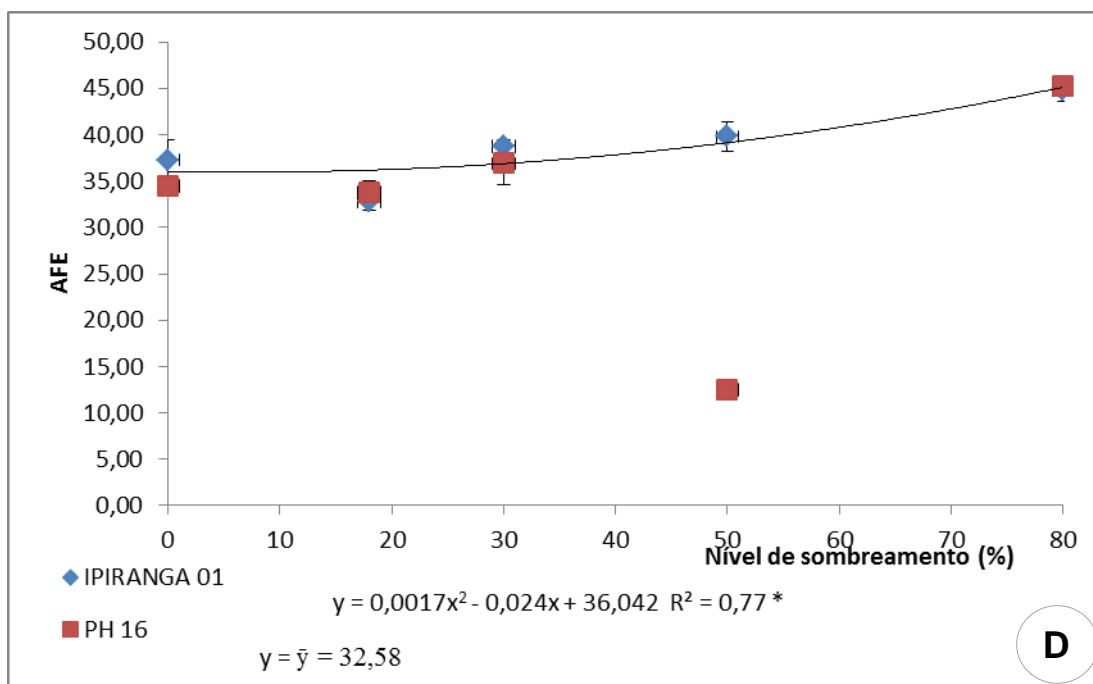


Figura 4: Características de crescimento: Área foliar unitária (AFU), Área foliar total (AFT), Massa foliar específica (MFE) e Área foliar específica (AFE) dos genótipos de T. cacao, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Área foliar unitária (AFU), (B) Área foliar total (AFT), (C) Massa foliar específica (MFE) e (D) Área foliar específica (AFE). (n=20)

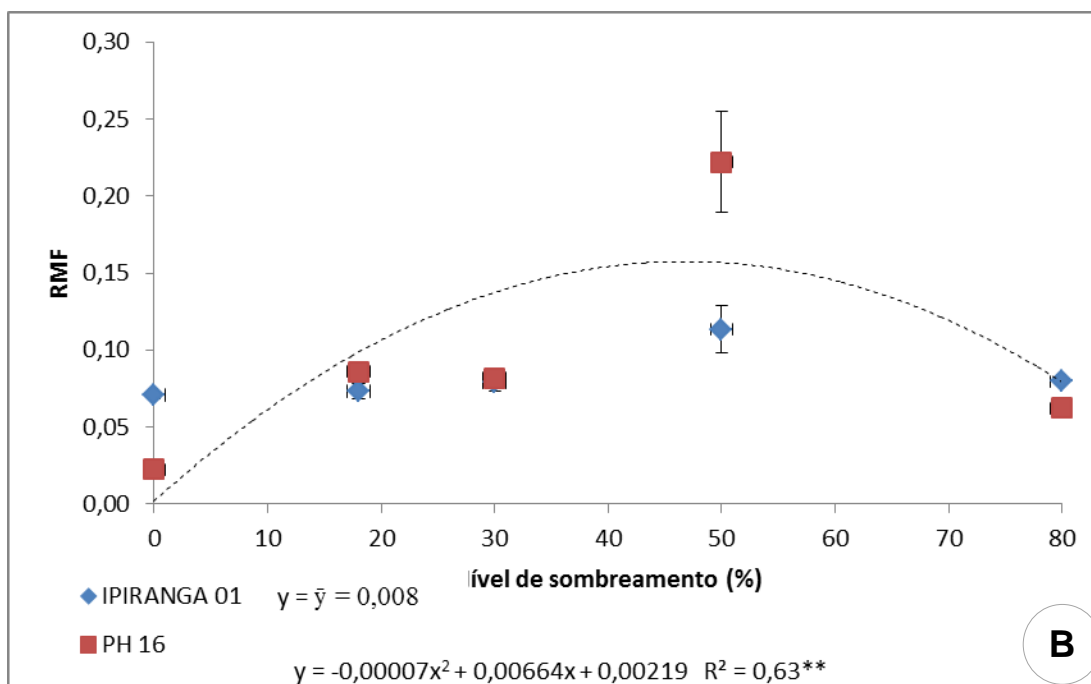
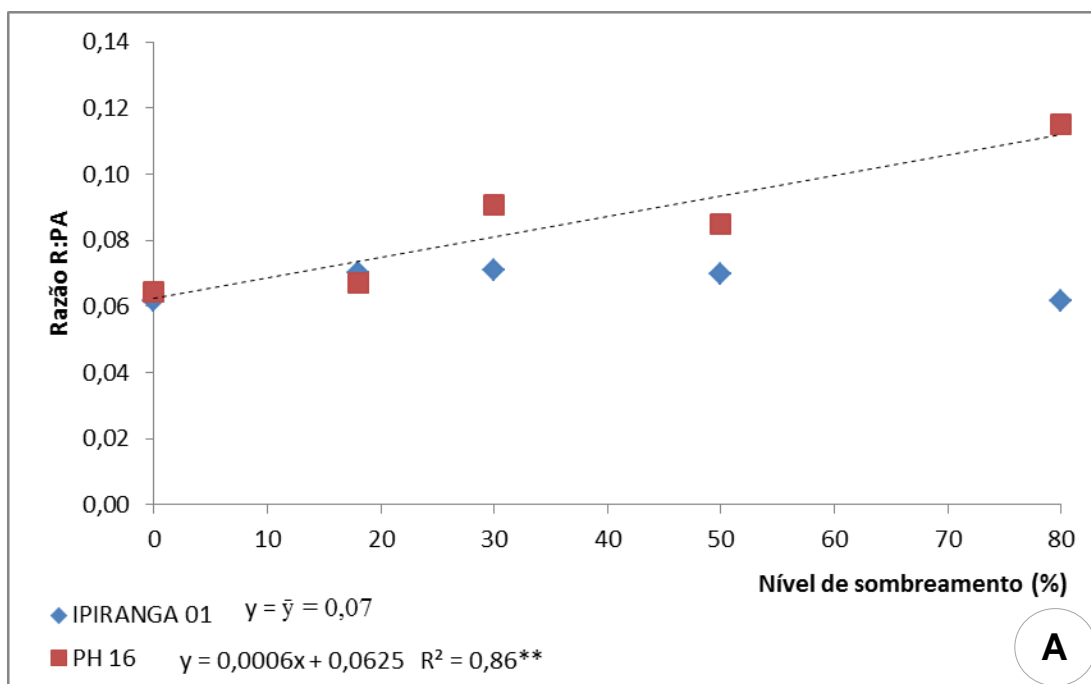
**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

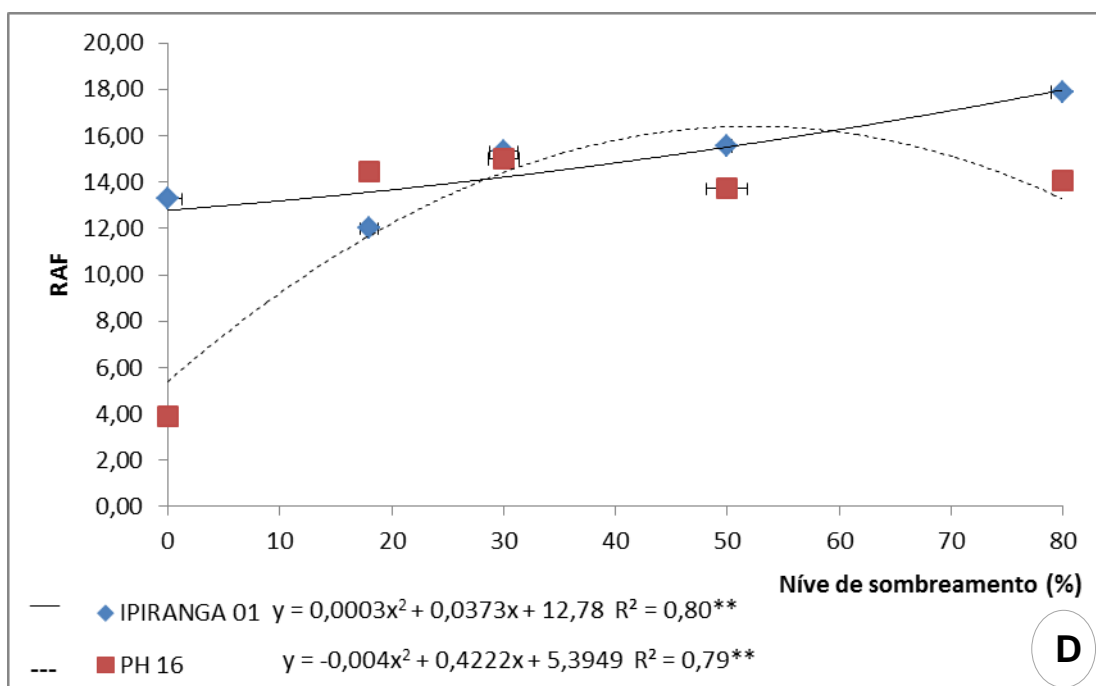
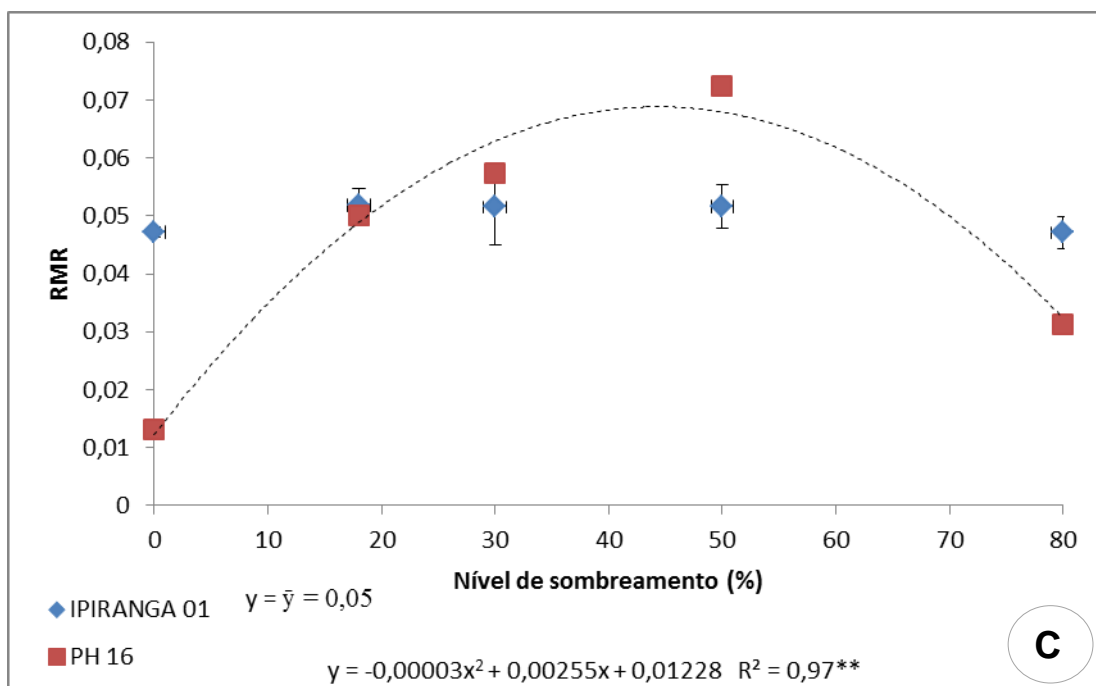
* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

Para as variáveis seguintes, foram observadas diferenças intergenotípicas marcantes. O genótipo IPIRANGA 01 não apresentou diferenças estatísticas para a razão R/PA, razão de massa foliar (RMF) e razão de massa radicular (RMR). Já o genótipo PH 16 demonstrou uma tendência linear crescente para a razão R/PA, alcançando valor máximo a 80% de sombra (Figura 5A). A RMF e a RMR apresentaram para este genótipo um padrão semelhante, com valores reduzidos tanto a níveis altos de irradiância quanto a níveis de sombreamento intenso, sendo os valores mais elevados alcançados nos níveis intermediários de sombreamento. A RMF obteve valor máximo (0,16) sob 47,42% de sombra (Figura 5B) e a RMR obteve valor máximo (0,006) sob 42,25% de sombreamento (Figura 5C).

Para a razão de área foliar (RAF) e a razão de massa caulinar (RMC), o genótipo IPIRANGA 01 obteve, de modo geral, valores mais elevados em todos os tratamentos quando comparado ao genótipo PH 16.

A RAF apresentou valor máximo (16,54) a um nível intermediário de sombreamento - 52,78% - para o genótipo PH 16, enquanto que IPIRANGA 01 demonstrou uma tendência crescente, alcançando valor máximo a 80% de sombreamento (Figura 5D). Quanto a RMC, os genótipos apresentaram comportamentos contrastantes, onde IPIRANGA 01 exibiu um valor mínimo (0,0,7) sob níveis baixos de sombreamento (27%) ao passo que PH 16 apresentou valor máximo (0,08) a um nível intermediário de sombra (55,25%) (Figura 5E).





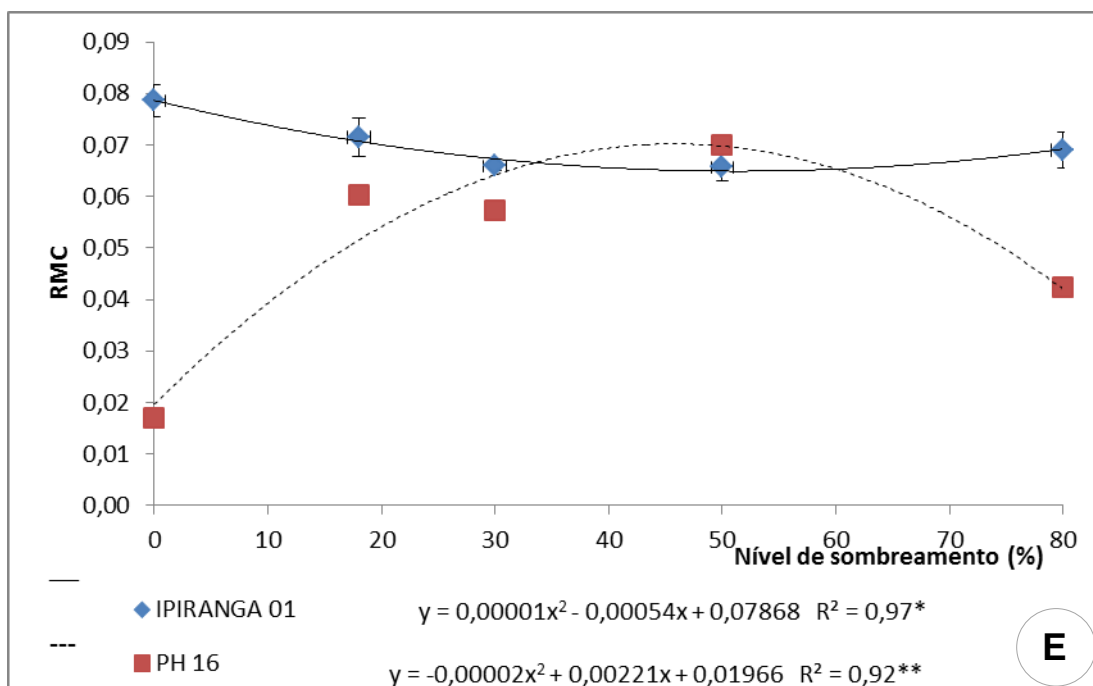
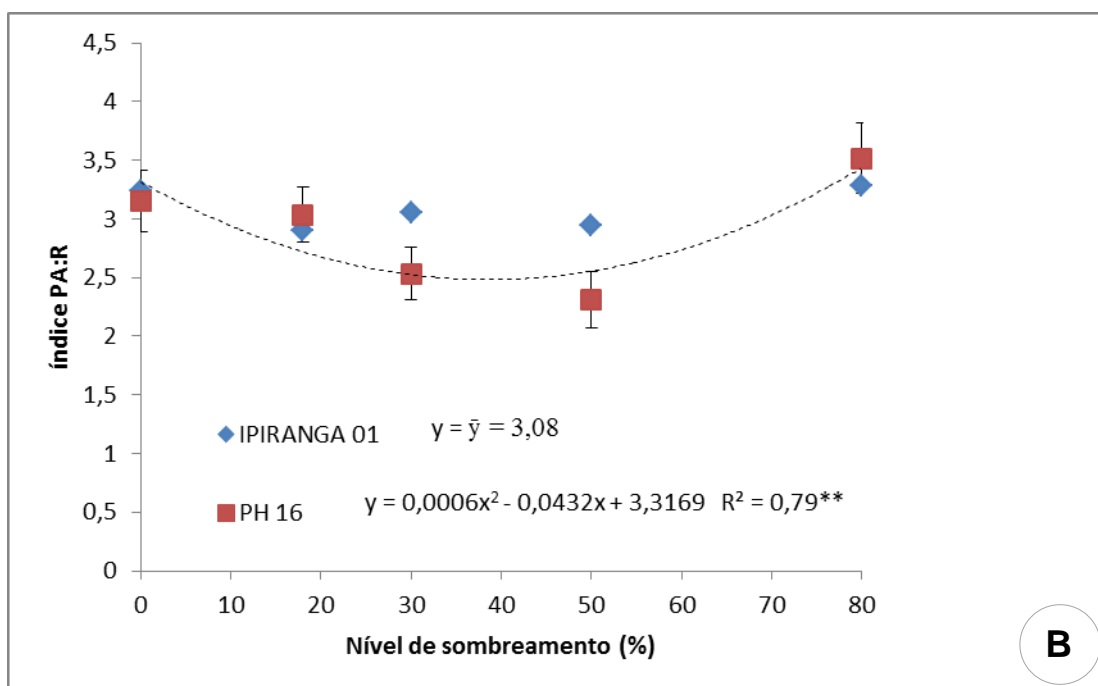
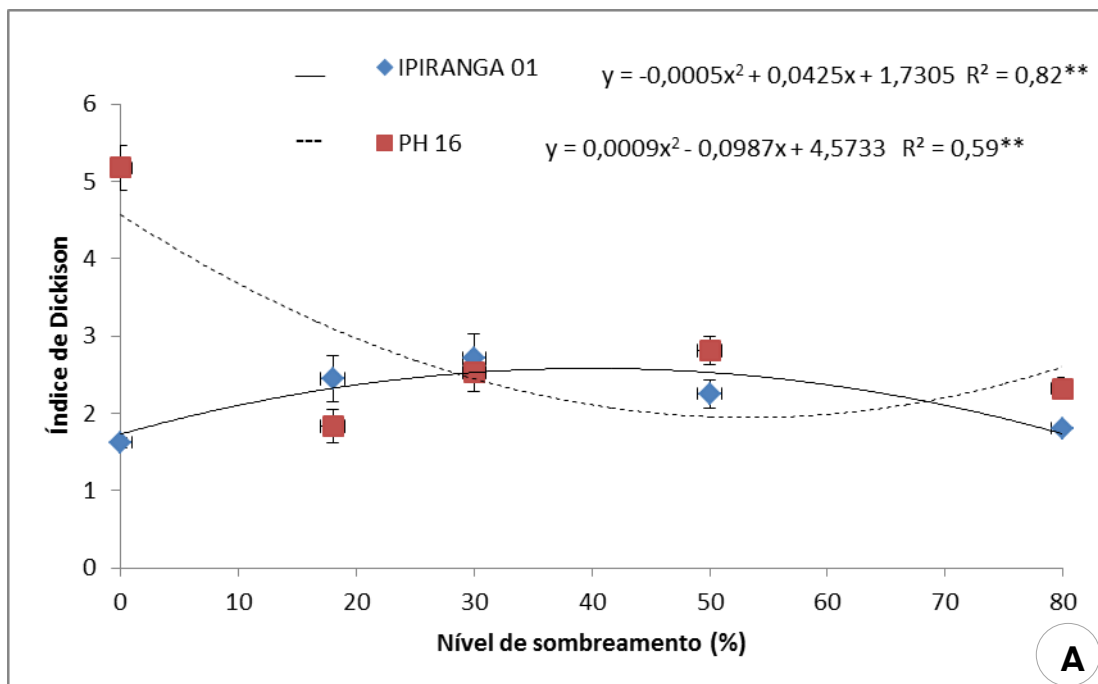


Figura 5: Características de crescimento: razão R/PA, razão de massa foliar (RMF), razão de massa radicular (RMR), razão de área foliar (RAF) e razão de massa caulinar (RMC) dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) razão R/PA; (B) razão de massa foliar (RMF); (C) razão de massa radicular (RMR); (D) razão de área foliar (RAF); (E) razão de massa caulinar (RMC). (n=20)

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

O índice de robustez e razão massa seca parte aérea e massa seca da raiz (PA:R) mostraram, para o genótipo PH 16, valores mínimos 4,67 e 2,53 sob 34,92% e 36% de sombra, respectivamente. Já para IPIRANGA 01, o índice de robustez apresentou-se de forma crescente, sendo menor a pleno sol e maior a 80% de sombra (Figura 6A), enquanto que PA:R não obteve diferença estatística significativa entre os tratamentos (Figura 6B). O índice de qualidade de Dickison (IQD) apresentou comportamentos opostos entre os genótipos, sendo obtido o menor valor (1,86) a 54,83% de sombra para PH 16 e o maior valor (2,63) sob 42,5% de sombreamento para IPIRANGA 01 (Figura 6C).



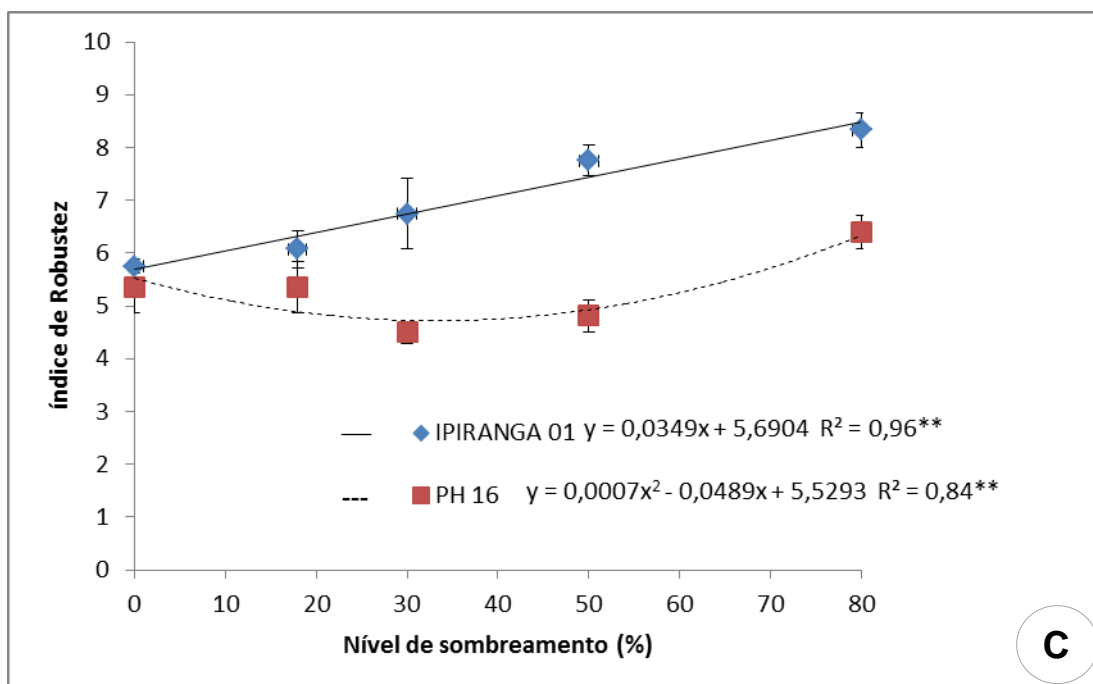


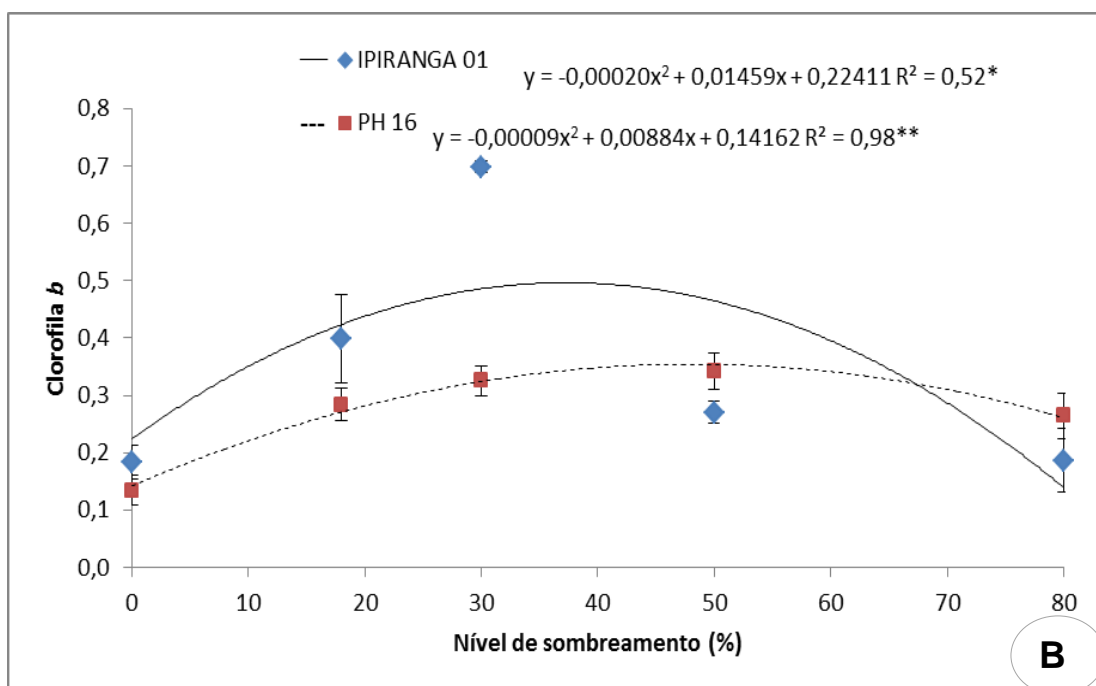
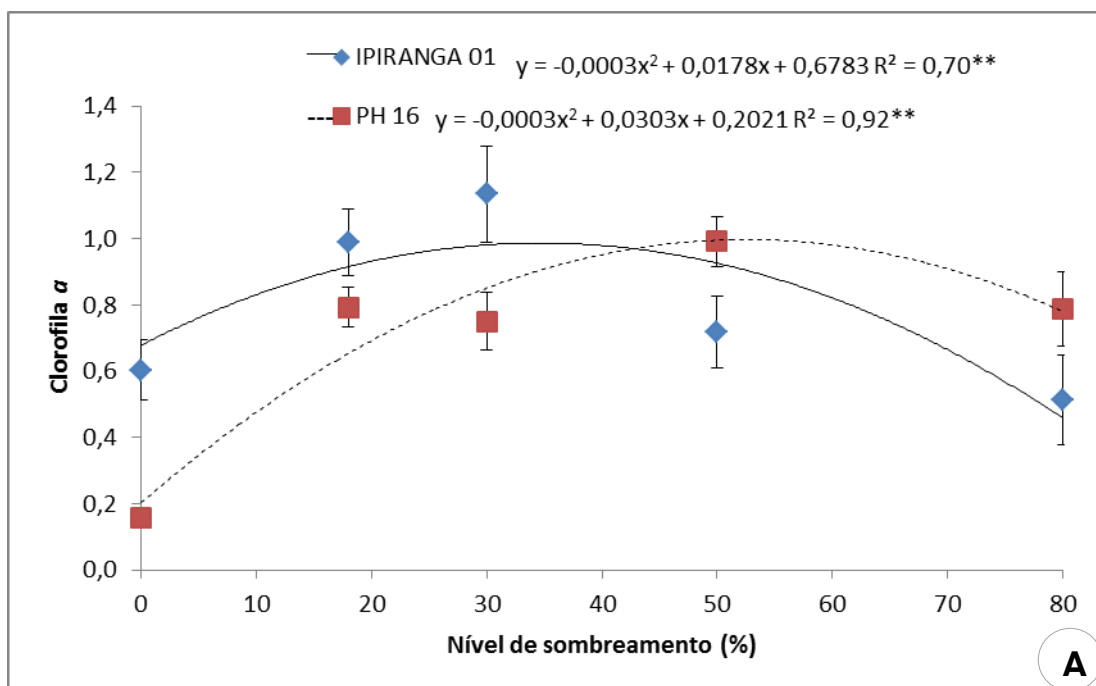
Figura 6: Índices de qualidade: índice de Dickson, PA:R e Índice de robustez dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) índice de Dickson; (B) PA:R e (C) Índice de robustez (n=20).

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

5.2 TEOR DE PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

Os teores de clorofila *a* (0,93), clorofila *b* (0,46), clorofila total (1,62) e carotenóides (0,14) do genótipo IPIRANGA 01 aumentaram significativamente com os níveis de sombreamento até atingir seu valor máximo com 29,66%, 35%, 34,88% e 35% de sombra, respectivamente, diminuindo após esses níveis. Já para o PH 16, observou-se que esses teores alcançaram valores máximos 0,95; 0,35; 1,61 e 0,13 com 50%, 48,88%, 52,76% e 57,50% de sombreamento (Figura 7). Foram verificadas diferenças intergenotípicas nos teores desses pigmentos em função do nível de sombreamento, uma vez que, na ausência de sombreamento (pleno sol), o IPIRANGA 01 apresentou maiores valores dessas características quando comparado ao PH16, acontecendo o comportamento inverso quando os níveis de sombra eram mais elevados, especialmente com 80%.



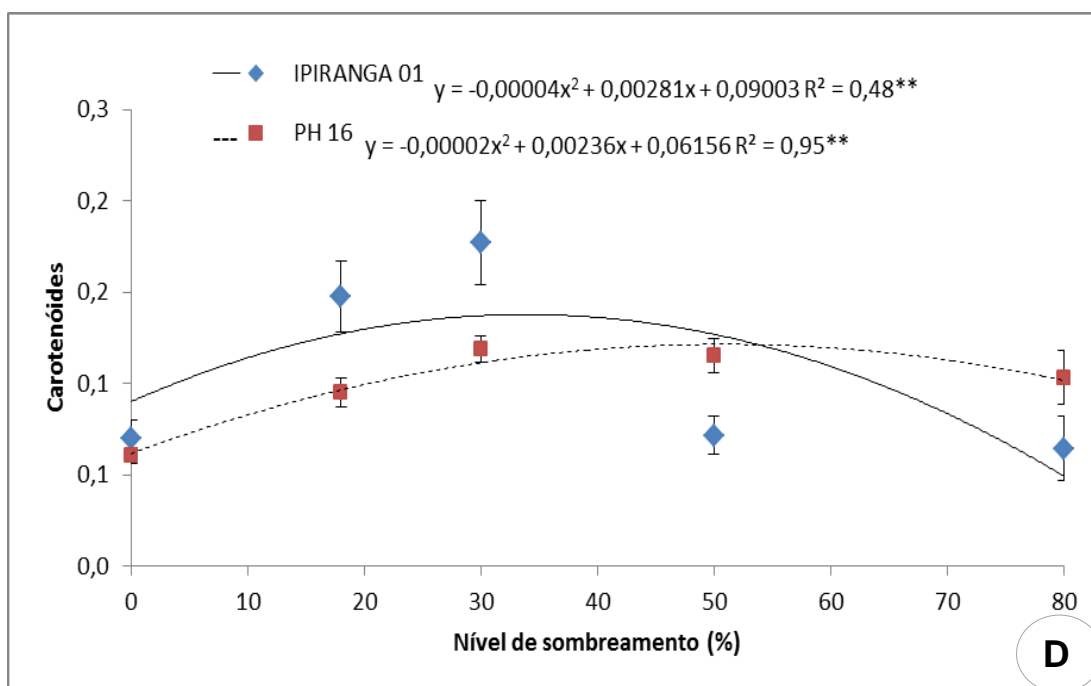
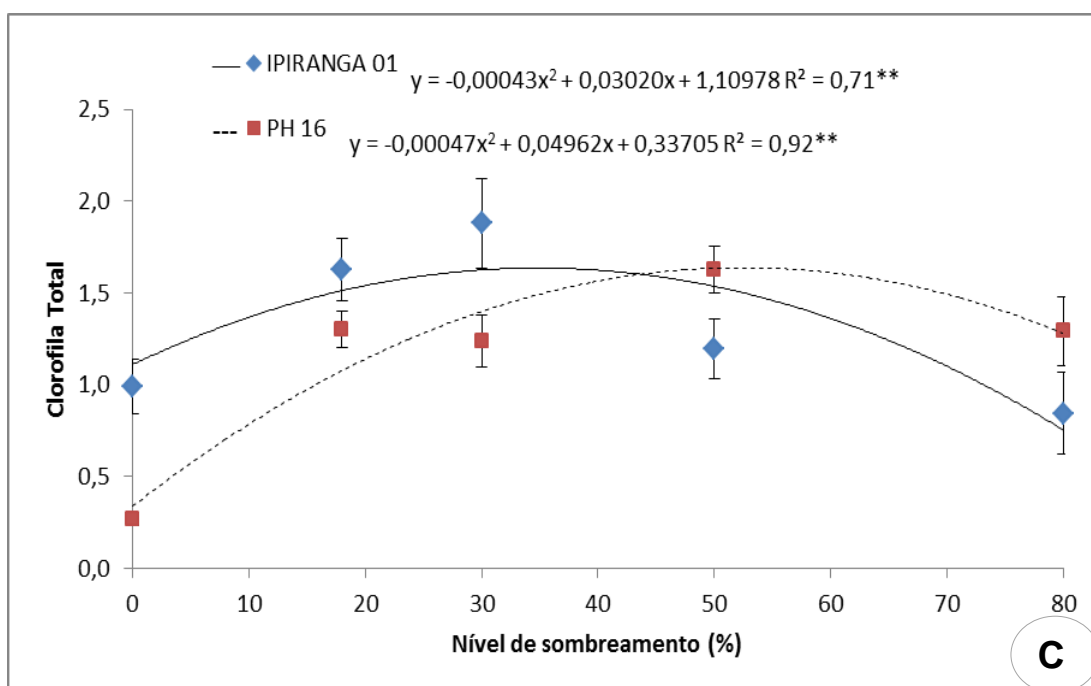


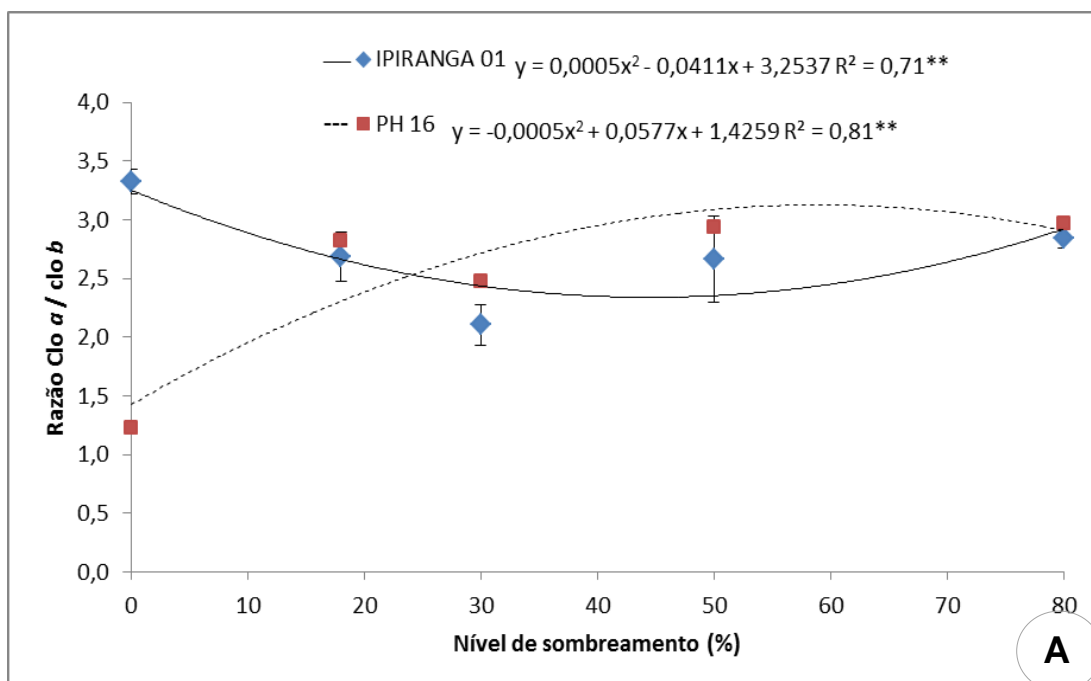
Figura 7: Teores de pigmentos fotossintetizantes: clorofila a, clorofila b, clorofila total e carotenóides dos genótipos de T. cacao, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) clorofila a; (B) clorofila b; (C) clorofila total; (D) carotenóides.

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

A razão clorofila total/carotenóides do genótipo IPIRANGA 01 apresentou um padrão crescente como resultado, alcançando valores mais elevados nos tratamentos de maior sombreamento. Este genótipo apresentou valores mais altos do que o PH 16 para esta variável em todos os níveis de sombreamento. O genótipo PH 16 demonstrou o mesmo padrão das demais características, obtendo o valor máximo para esta razão (14,69) a 54,51% de sombra. A razão clorofila *a*/ clorofila *b* apresentou um padrão diferenciado para os genótipos em estudo (Figura 8).

Pode-se evidenciar nos tratamentos de maior irradiância valores mais elevados para o IPIRANGA 01, contudo, à medida que aumentou-se o sombreamento, PH 16 assumiu valores mais elevados do que IPIRANGA 01. No entanto, no tratamento a 80% de sombra, ambos os genótipos apresentaram valores muito próximos. IPIRANGA 01 apresentou um resultado mínimo (2,41) a 41% de sombra, ao passo que, PH 16 apresentou valor máximo (3,04) a 57% de sombra.



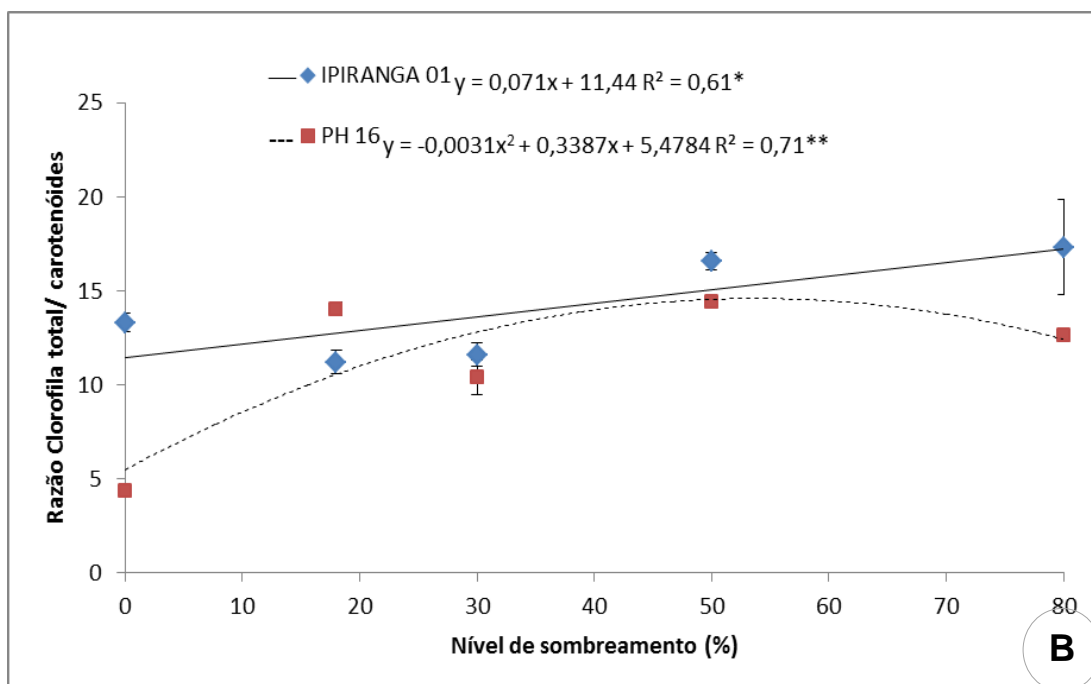


Figura 8: Teores de pigmentos fotossintetizantes: razão clorofila a/ clorofila b e clorofila total/ carotenóides dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) razão clorofila a/ clorofila b ; (B) clorofila total/ carotenóides.

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

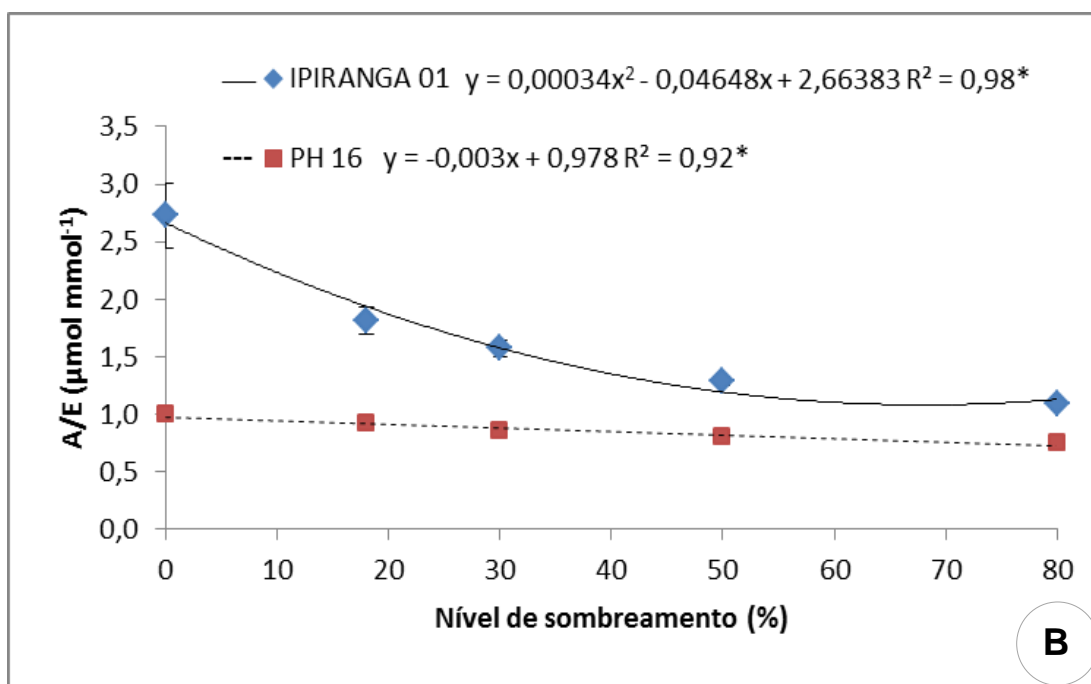
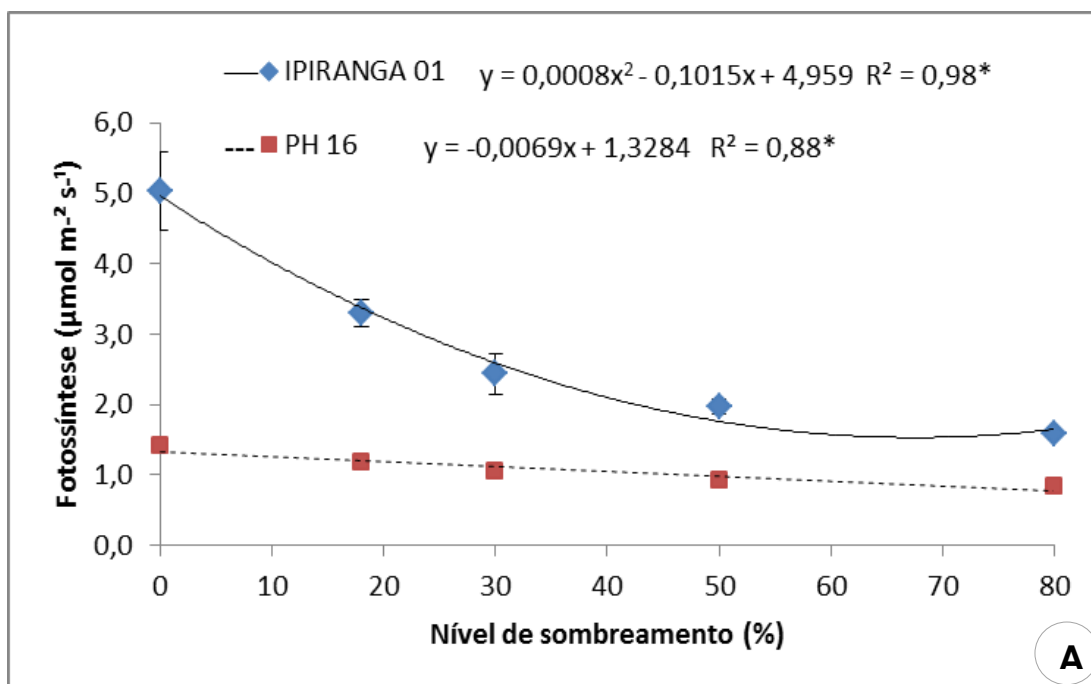
* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

5.3 ANÁLISE DE TROCAS GASOSAS

De modo geral, os valores de *A*, *A/E* e *E*, diminuíram com o aumento dos níveis de sombreamento para o IPIRANGA 01, ao passo que para o PH 16 praticamente não ocorreram alterações significativas nessas características (Figura 9).

O genótipo IPIRANGA 01 apresentou os menores valores de fotossíntese ($A = 1,73 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e de eficiência do uso da água ($A/E = 1,07 \mu\text{mol mmol}^{-1}$) sob 63,43% e 68,23% de sombra, respectivamente. Quanto à transpiração (*E*), pode-se observar valores mais elevados nos tratamentos de menor sombreamento e uma diminuição destes valores com o aumento dos níveis de sombreamento, alcançando valor mínimo a 80% de sombra. De modo contrastante, o genótipo PH 16 praticamente não apresentou nenhuma alteração nesses mesmos parâmetros com o aumento dos níveis de

sombreamento. Contudo, em todos esses níveis os valores de A , A/E e E , do genótipo IPIRANGA 01, foram maiores que os do PH 16.



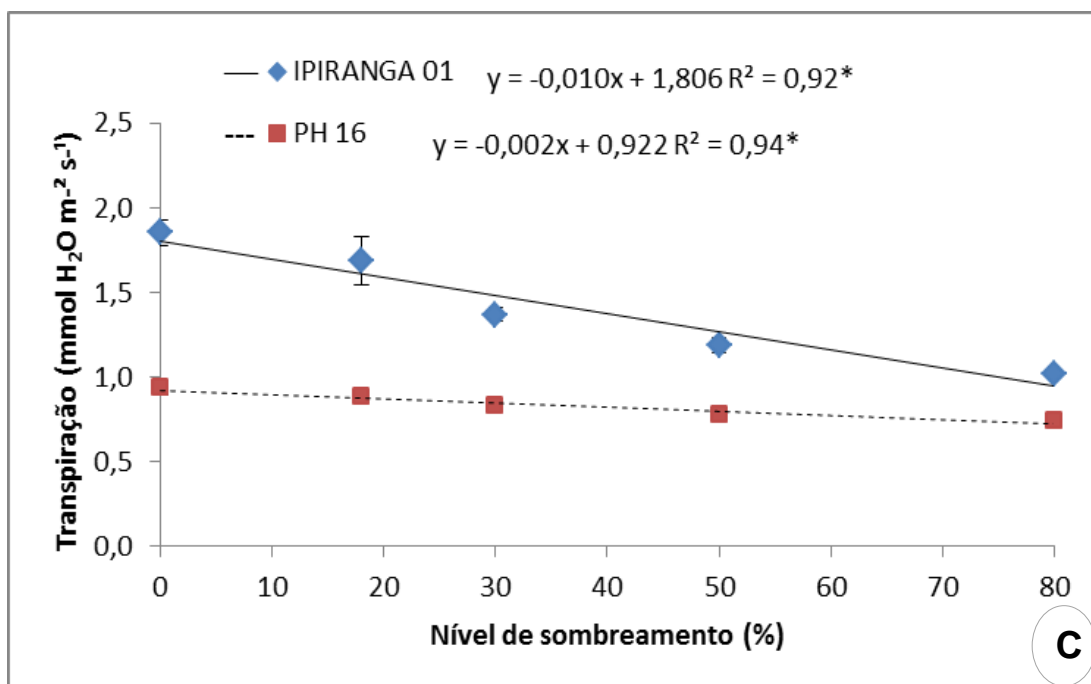


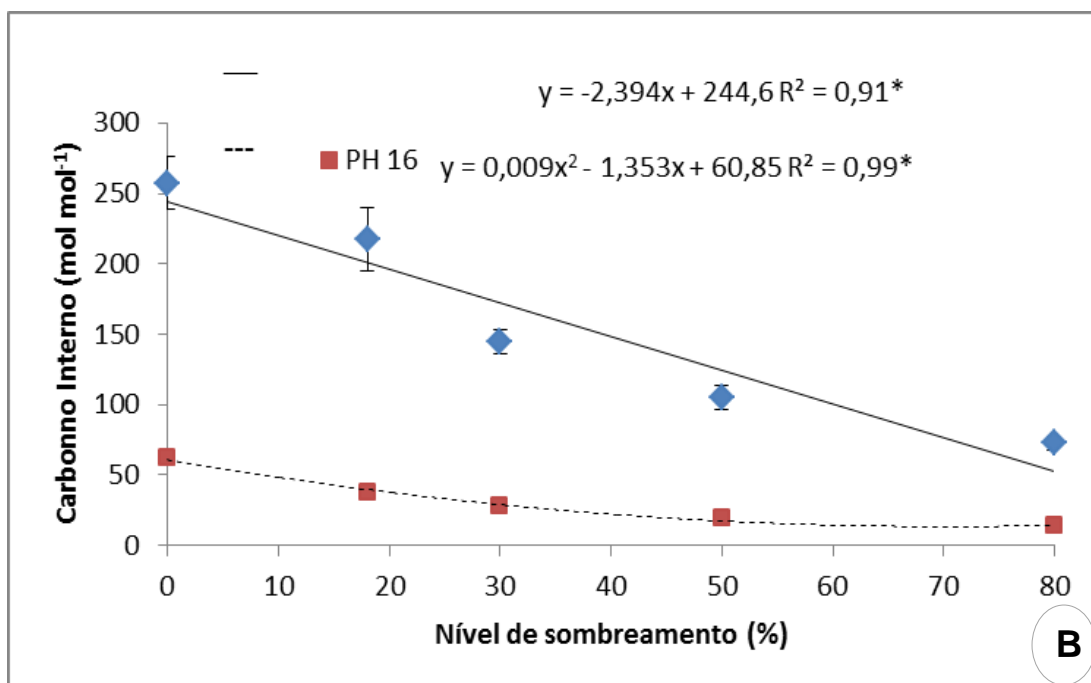
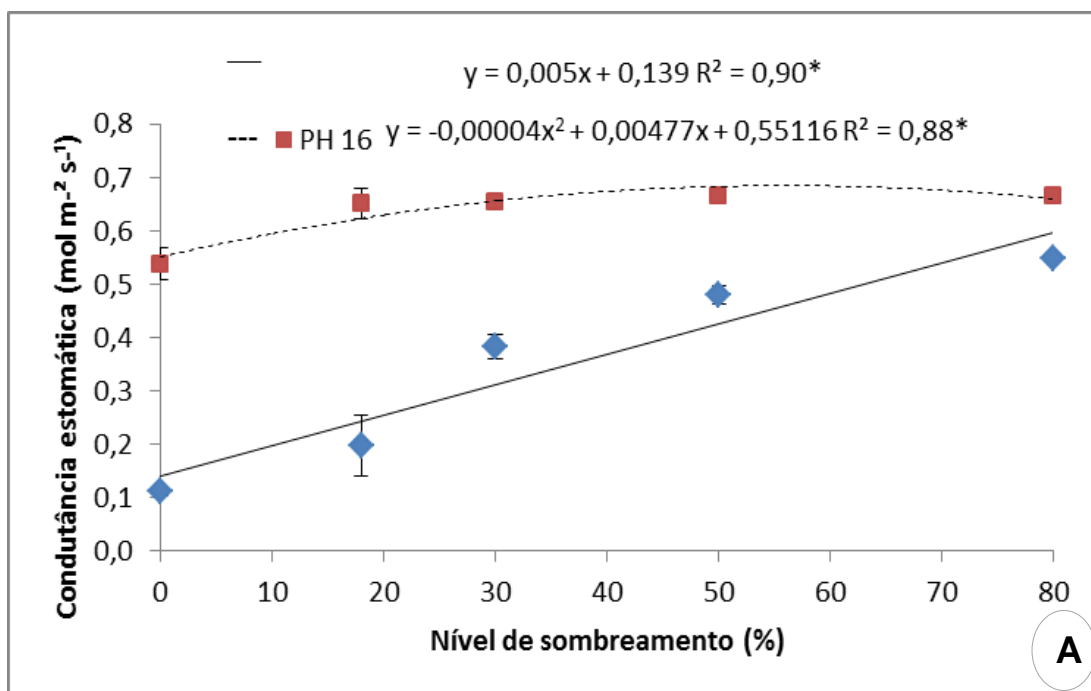
Figura 9: Análises de trocas gasosas dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Taxa de fotossíntese (A); (B) eficiência do uso da água (A/E); (C) taxa de transpiração (E).

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

O genótipo PH 16 apresentou maior condutância estomática ($G_s = 0,68 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) com 59,62% de sombra, enquanto que para o IPIRANGA 01 observou-se aumento linear com os níveis de sombreamento (Figura 10).

O nível de carbono interno (C_i) e a eficiência de carboxilação (A/C_i) alcançaram valores mais elevados em todos os tratamentos do genótipo PH 16 comparados ao IPIRANGA 01. A 75,16% de sombreamento o nível de carbono interno de PH 16 alcançou valor máximo ($10,00 \text{ mol mol}^{-1}$). Para o genótipo IPIRANGA 01 os valores desta variável decresceram com o aumento do sombreamento. A eficiência intrínseca do uso da água - A/G_s - foi mínima ($6,38 \mu\text{mol mmol}^{-1}$) a 70,16% de sombreamento para as plantas de PH 16 e não apresentou diferença significativa entre os tratamentos de IPIRANGA 01. No entanto, a eficiência de carboxilação - A/C_i - foi máxima ($0,67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$) sob 56% de sombreamento para o genótipo PH 16 e apresentou aumento linear com os níveis de sombreamento para IPIRANGA 01.



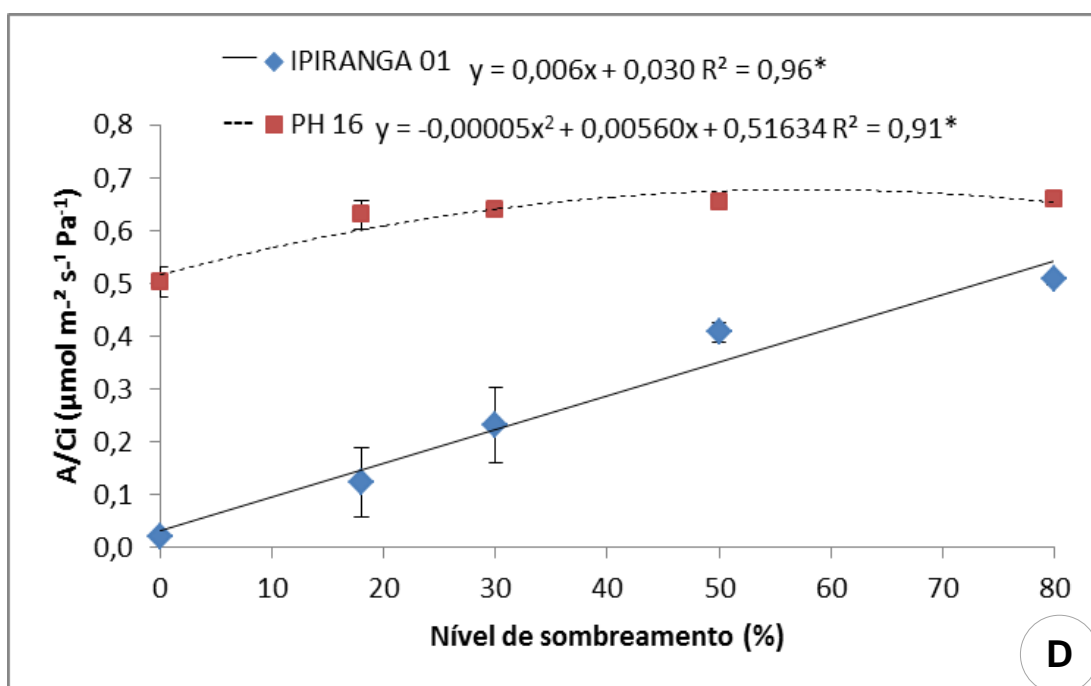
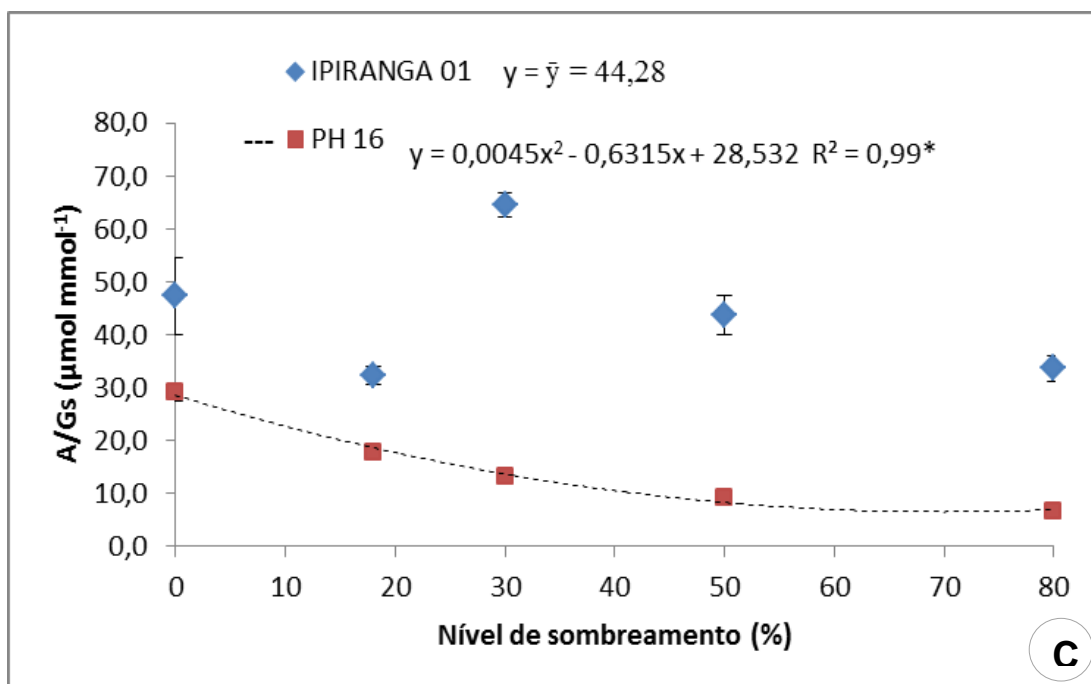


Figura 10: Análises de trocas gasosas dos genótipos de *T. cacao*, submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Condutância estomática (G_s); (B) Carbono interno (C_i); (C) eficiência intrínseca do uso da água (A/G_s); (D) eficiência de carboxilação (A/C_i).

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

5.4 ANATOMIA FOLIAR

De modo geral, a espessura do limbo foliar, da epiderme adaxial e do parênquima paliçádico foram maiores em ambos os genótipos a pleno sol, no entanto, estas variáveis demonstraram diferenças intergenotípicas, sendo mais elevadas para o genótipo PH 16, do que para o genótipo IPIRANGA 01. A densidade estomática não apresentou resultados significativos para o genótipo IPIRANGA 01 e demonstrou um valor mais elevado (1.109,05) a 14,43% de sombreamento para PH 16 (Figura 11).

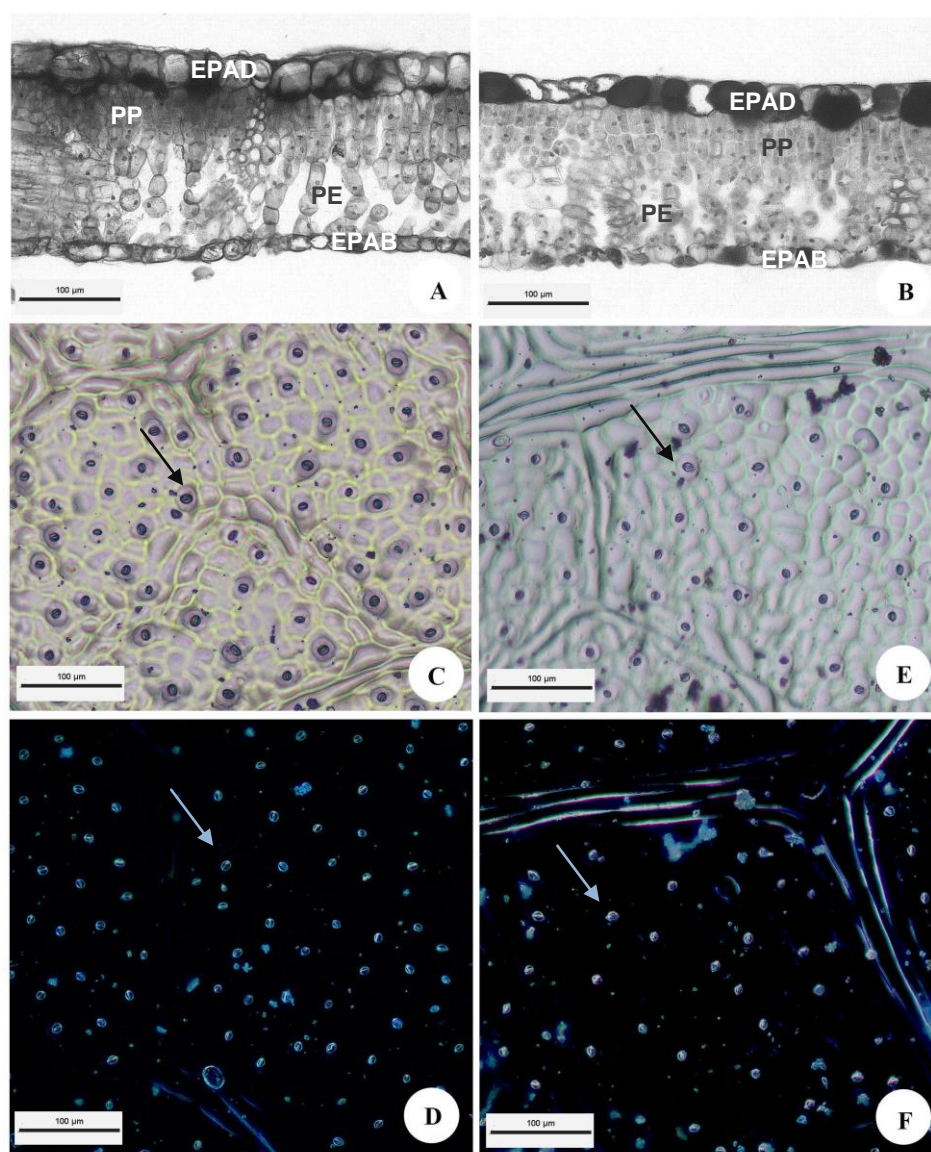
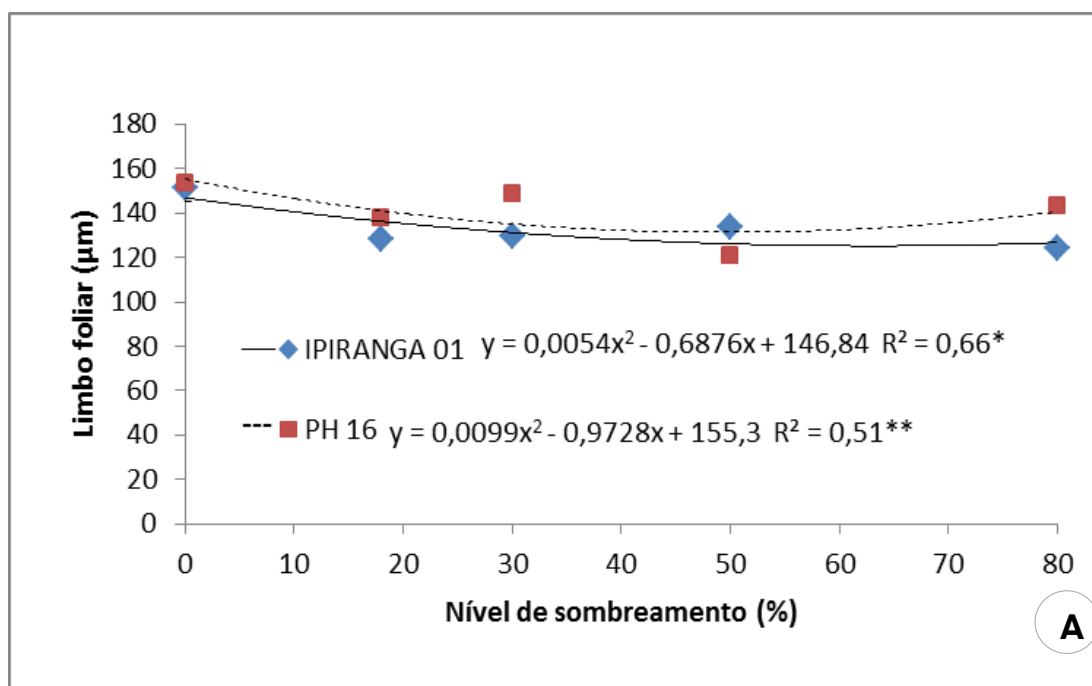
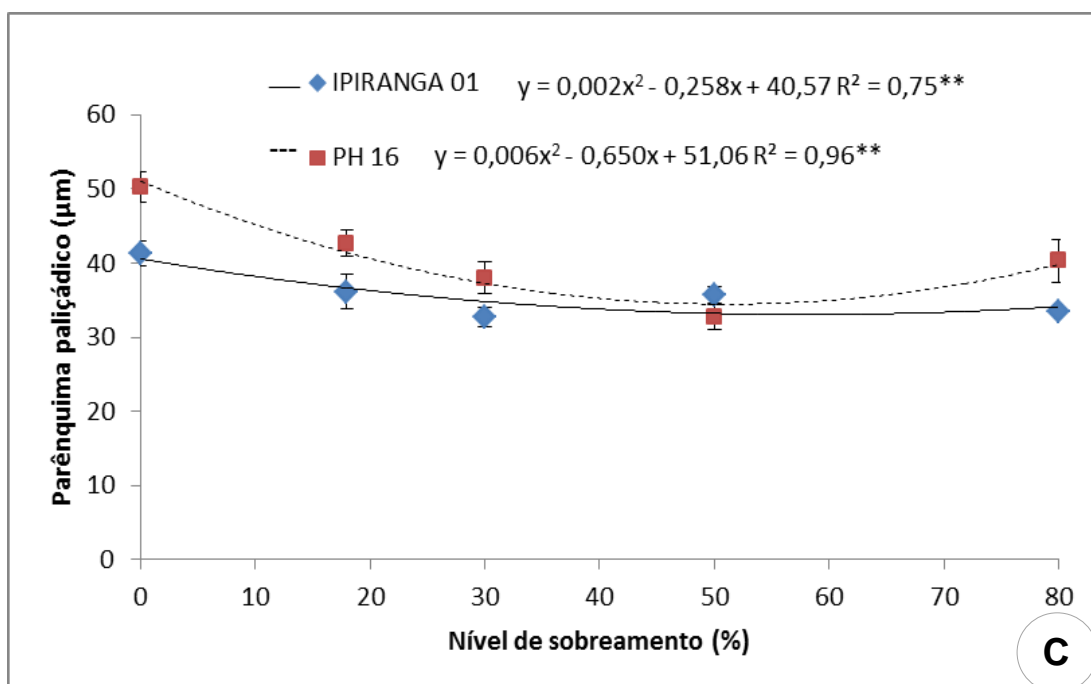
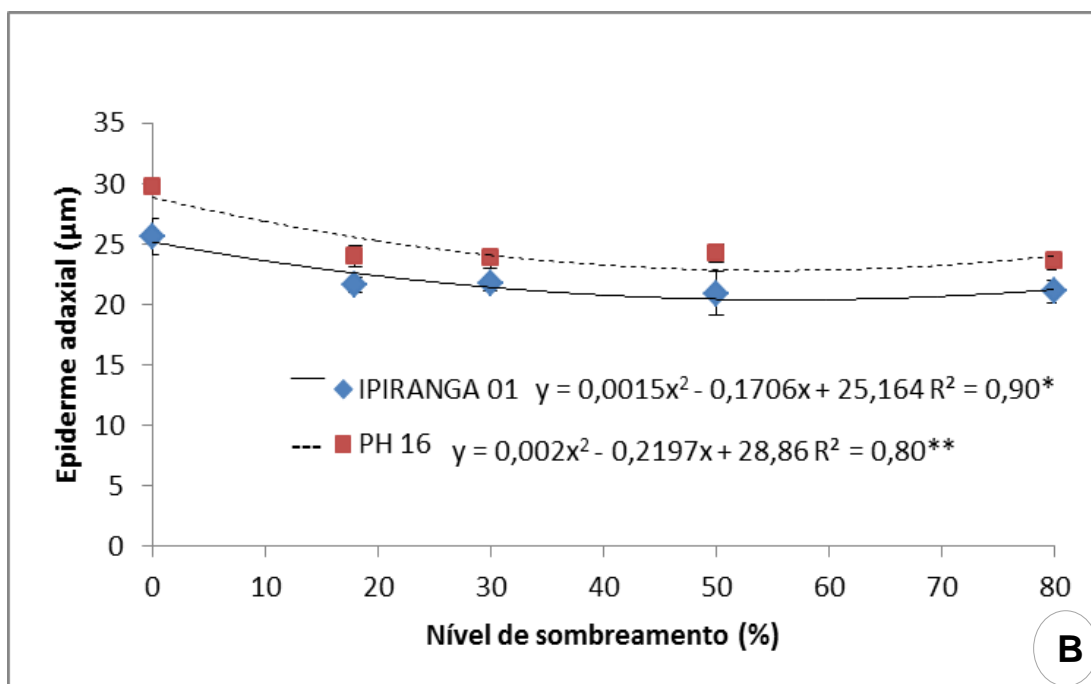


Figura 11: A-B: Aspectos foliares de dois genótipos de *T. cacao* submetidos a diferentes intensidades de radiação solar. A-B: Cortes transversais do limbo sob 50% de sombreamento. (A) PH 16. (B) IPIRANGA 01. C-F: Impressões epidérmicas da face

abaxial foliar do genótipo PH 16. C-D: 18% de sombreamento, E-F: 80% de sombreamento, sendo D e F, microscopia de campo escuro. Epiderme adaxial (EPAD), epiderme abaxial (EPAB), parênquima paliçádico (PP) e parênquima esponjoso (PE). Estômatos indicados pelas setas. Barra = 100 μm .

A espessura do limbo foliar apresentou valores mínimos: 124,95 μm e 131,40 μm a 63,67% e 49,13% de sombreamento para IPIRANGA 01 e PH 16, respectivamente. Para a espessura da epiderme abaxial não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos dos dois genótipos estudados. No entanto, para a epiderme adaxial, nota-se o menor valor (20,31 μm) a 56,87% de sombreamento para IPIRANGA 01 e 22,83 μm a 54,93% de sombreamento para PH 16. Quanto à espessura do parênquima paliçádico, foram encontrados valores mínimos para os genótipos a 64,5% de sombreamento em IPIRANGA 01 (32,25 μm) e 54,17% de sombreamento para PH 16 (33,46 μm). O parênquima esponjoso não apresentou diferença significativa em PH 16, entretanto, para o genótipo IPIRANGA 01 foi encontrado uma tendência linear, ocorrendo um decréscimo nos valores à medida que o sombreamento aumentou (Figura 12).





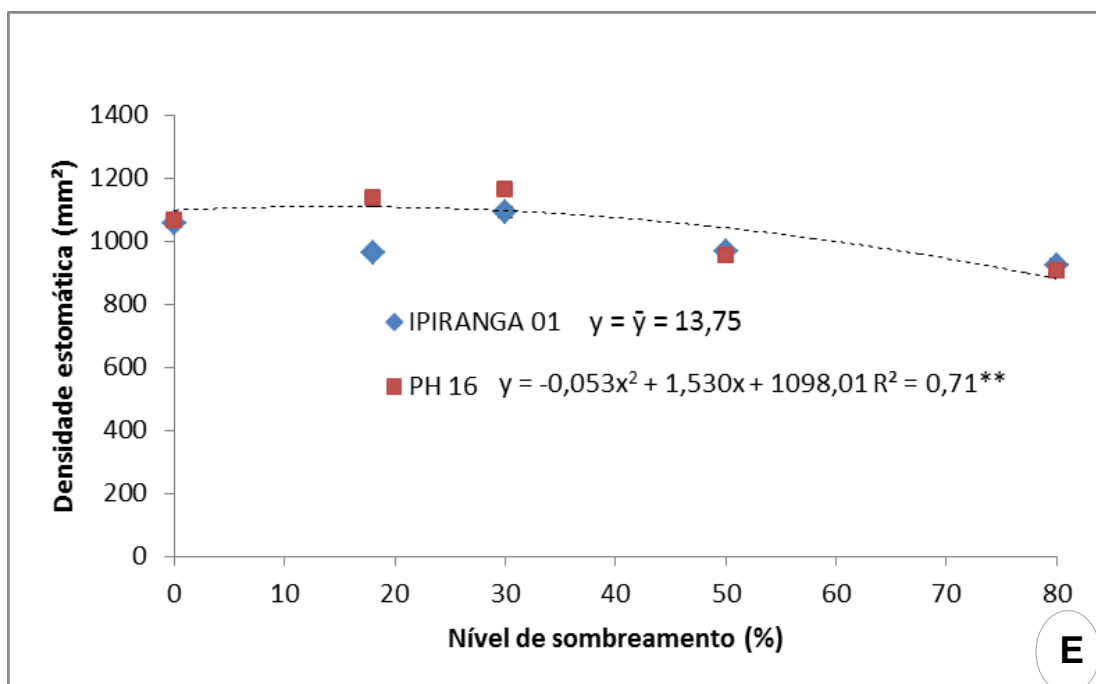
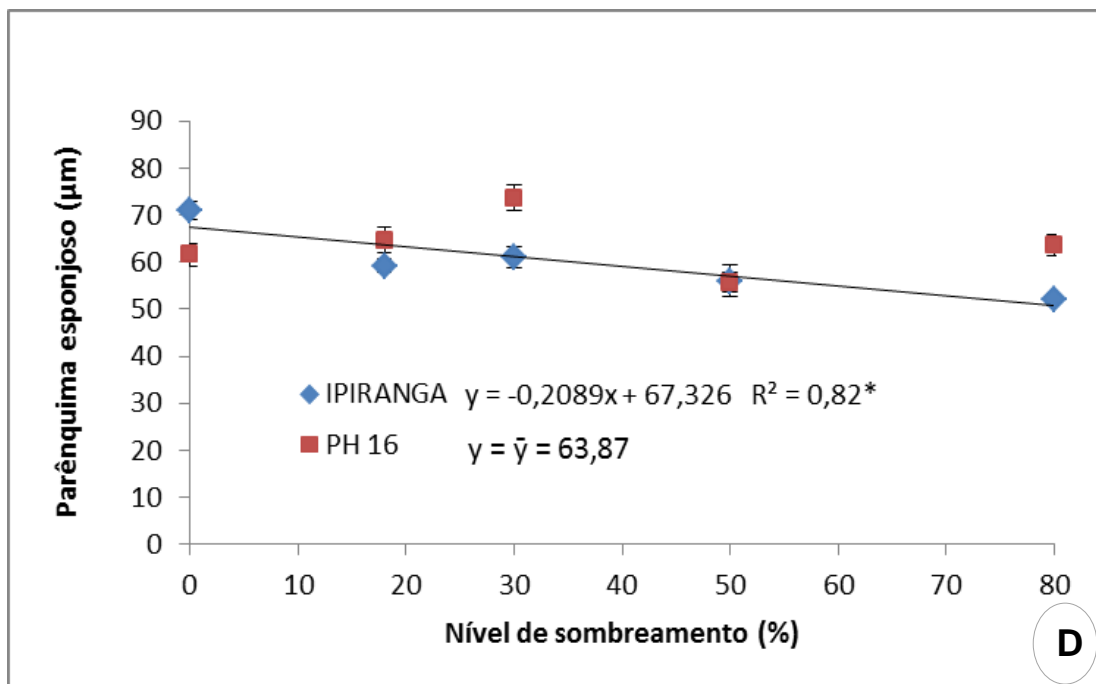


Figura 12: Variáveis anatómicas foliares dos genótipos de *T. cacao* submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Limbo foliar; (B) epiderme adaxial; (C) parênquima paliçádico; (D) parênquima esponjoso; (E) densidade estomática.

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

5.5 ANATOMIA CAULINAR

As variáveis anatômicas caulinares (espessura da periderme, do floema secundário e da faixa cambial) não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos para ambos os genótipos.

No entanto, a espessura do xilema secundário apresentou padrões opostos para os genótipos. Constatou-se para PH 16 um valor mais elevado no tratamento a pleno sol, observando-se uma redução nos níveis intermediários de sombreamento, atingindo valor mínimo (1742,83 μm) sob 45,84% de sombra, tendendo a elevar-se novamente nos tratamentos de maior sombreamento. Já o genótipo IPIRANGA 01, apresentou menor valor a pleno sol, sendo o valor desta variável elevado com o aumento do sombreamento, até atingir valor máximo (1986,16 μm) a 55,5% de sombra e então, decair (Figura 14A).

A frequência de vasos também não apresentou diferença estatística entre os tratamentos para o genótipo IPIRANGA 01, ao contrário de PH 16, onde pode-se observar, novamente, valores mais elevados nos tratamentos de maior irradiância, seguidos por uma diminuição com o aumento do sombreamento (Figura 13 e Figura 14B).

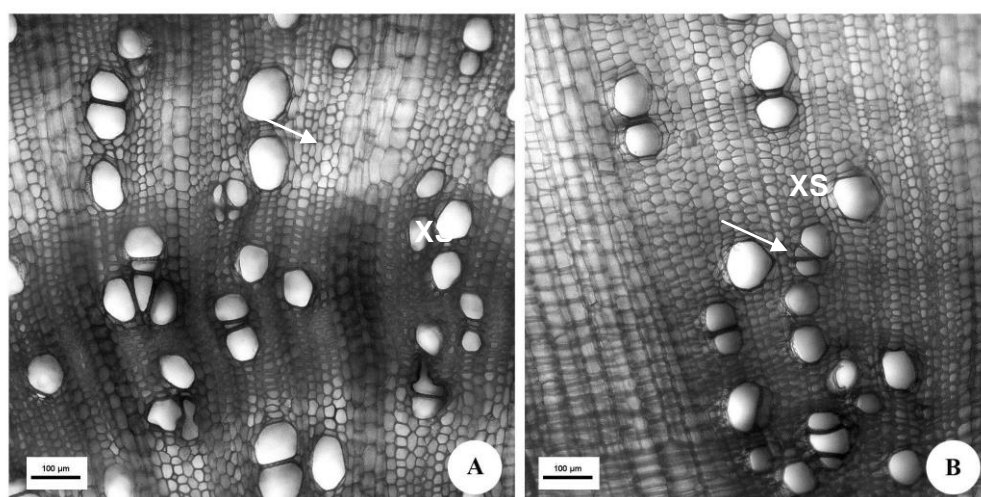
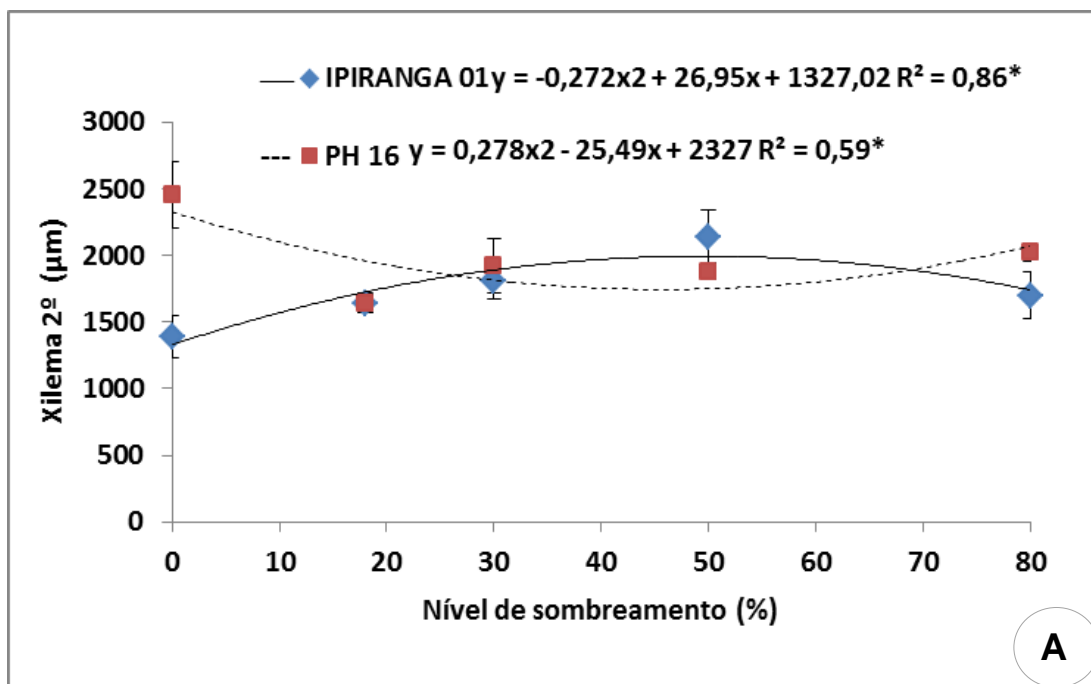


Figura 13: Secções transversais caulinares do genótipo IPIRANGA 01. Tratamento a pleno sol (A) e tratamento a 80% de sombreamento (B). Xilema secundário (XS), Setas indicam elementos de vaso. Barra = 100 μm .

O diâmetro dos elementos de vaso atingiu valor máximo (50,64) a 15,66% de sombra para o genótipo IPIRANGA 01, seguido por uma redução com o aumento dos níveis de sombreamento. Para o PH 16 não houve diferença estatística entre os tratamentos (Figura 14C).



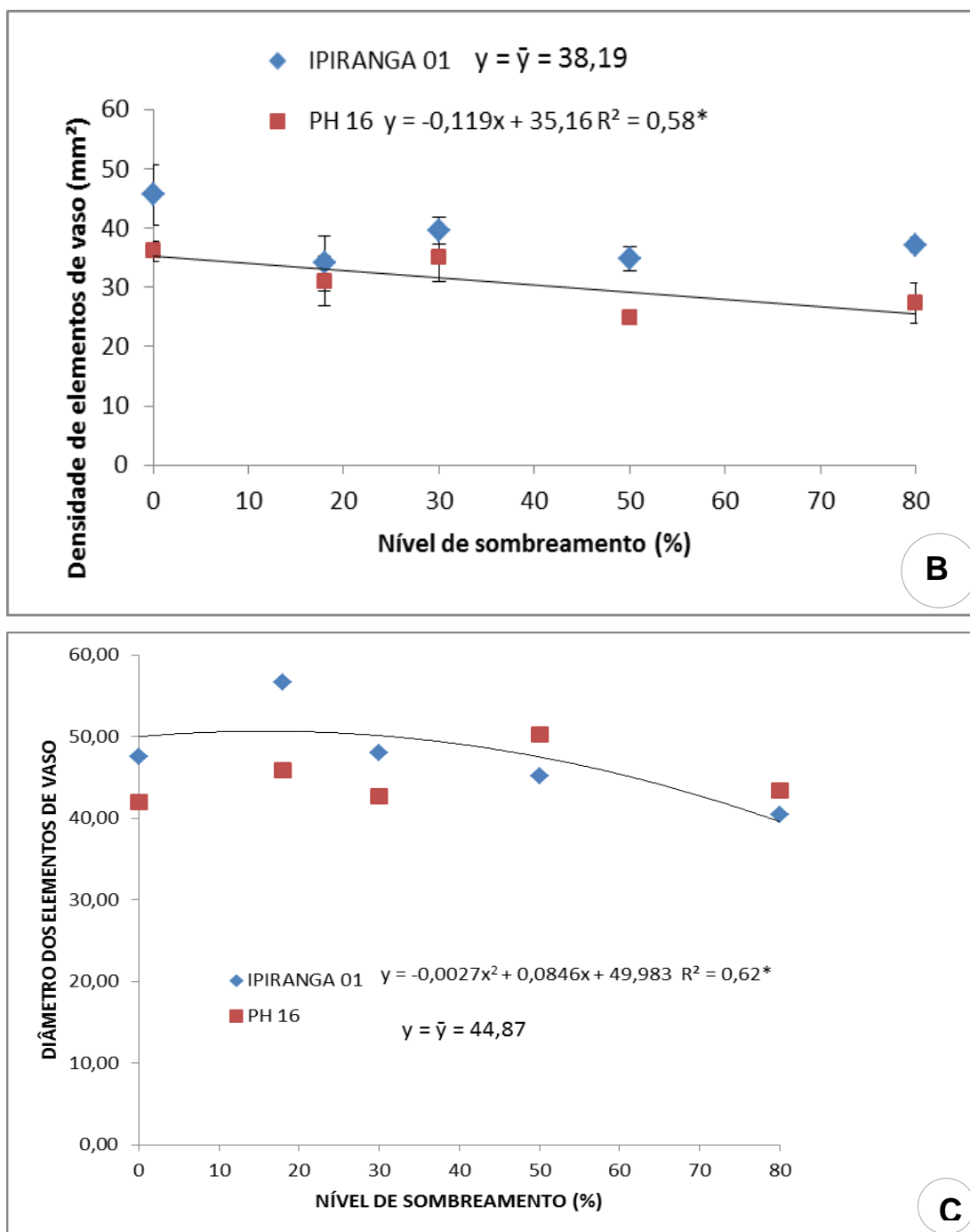


Figura 14: Variáveis anatômicas caulinares dos genótipos de *T. cacao* submetidos a diferentes níveis de sombreamento. (A) Xilema secundário; (B) densidade de elementos de vaso; (C) diâmetro de elementos de vaso.

**significativo ao nível de 1% de probabilidade ($p < .01$)

* significativo ao nível de 5% de probabilidade ($.01 \leq p < .05$)

6. DISCUSSÃO

6.1 CRESCIMENTO

A diferença na intensidade de irradiância induziu a modificações tanto no crescimento dos genótipos estudados quanto entre os genótipos. Ambos não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos quanto ao número de folhas. O diâmetro do caule também não apresentou diferença significativa para o genótipo IPIRANGA 01, ao passo que, mostrou-se maior a 48% de sombreamento para PH 16. Neste genótipo, verificou-se que o aumento no diâmetro caulinar não foi influenciado pelo maior espessamento do xilema secundário, o que leva a crer que a casca tenha maior contribuição para as diferenças observadas no diâmetro do caule.

A altura das plantas apresentou uma tendência crescente para os dois genótipos estudados, sendo mais elevada a 80% de sombra. O aumento da altura em plantas que se desenvolvem em ambientes mais sombreados é uma resposta comumente relatada na literatura (Demuner *et al.*, 2004; Franco e Dillenburg, 2007) e pode indicar uma tendência ao estiolamento, ou seja, um investimento inicial pronunciado no alongamento vertical do caule visando o alcance da luz com maior facilidade (Sabbi *et al.*, 2010).

Ambos os genótipos apresentaram, de forma geral, valores de área foliar total, área foliar unitária e razão de área foliar maiores nos tratamentos mais sombreados. Em baixa irradiância este comportamento ocasiona um aumento na superfície de interceptação luminosa, sendo uma compensação à menor quantidade de radiação disponível (Oliveira *et al.*, 2011). O aumento da área foliar mostra a habilidade da espécie em utilizar a radiação fotossinteticamente ativa e alocar os fotoassimilados em resposta a um ambiente particular de luminosidade (Dias - Filho, 1997).

As plantas em pleno sol desenvolvem maior massa foliar específica indicando elevado grau de esclerofilia como parte de suas estratégias adaptativas e maior resistência da perda de água devido à alta taxa de transpiração observada

neste tratamento (Mendes *et al.*, 2001; Duz *et al.*, 2004), além de evitar danos foto-oxidativos. (Lima *et al.*, 2008; Mengarda *et al.*, 2009; Kwak *et al.*, 2011).

De modo geral, foram obtidos valores mais elevados de massa seca para o genótipo IPIRANGA 01 em condições de sombreamento moderado, indicando um estímulo à produção de massa seca sob este sombreamento em relação à condição de pleno sol e de sombreamento intenso. Diversos trabalhos com arbóreas tropicais mostram resultados semelhantes (Portella, 2012; Soares, 2012). No entanto, a massa seca total do genótipo PH 16 apresentou valores mais elevados a pleno sol, demonstrando que para este genótipo houve um estímulo à produção de massa seca sob níveis mais elevados de radiação. Resultados semelhantes são relatados na literatura (Scalon *et al.*, 2003; Martinazzo *et al.*, 2007; Lima *et al.*, 2010).

IPIRANGA 01 apresentou valor mínimo de razão de massa caulinar sob intensa luminosidade, o que aliado com o valor mais elevado de massa seca caulinar sob 48,22% de sombreamento reforça a ideia de que este genótipo tem o crescimento estimulado sob condições moderadas de radiação.

A razão de massa foliar, razão de massa caulinar e razão de massa radicular foram superiores em condições de sombreamento moderado para PH 16, no entanto, a razão R:PA foi mínima neste mesmo tratamento, indicando uma redução na alocação de biomassa para a raiz sob este nível de sombra.

Os índices de qualidade avaliados demonstram que o genótipo PH 16 possui maior chance de sobrevivência em campo sob condições de luminosidade intensa a moderada, ao passo que, IPIRANGA 01 apresenta maiores chances de sobrevivência em condições de luminosidade moderada, o que sugere diferenças interespecíficas (Zobel e Spague 1998; Meinzer *et al.* 2011).

6.2 PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

Embora tenham sido observadas diferenças intergenotípicas quanto aos teores de pigmentos fotossintetizantes, ambos os genótipos de *T. cacao* apresentaram, de maneira geral, teores menores nas plantas sob maior

irradiância e mais elevados nas plantas sob sombreamento moderado. Resultados que demonstram uma menor concentração de pigmentos em ambientes expostos à alta radiação solar são amplamente relatados na literatura (Mengarda *et al.*, 2009; Favaretto *et al.*, 2011; Lima *et al.*, 2011; Nery *et al.*, 2011). De acordo com Laisk *et al.* (2005), plantas desenvolvidas no sol necessitam de um investimento menor em complexos coletores de luz, visto que, sob esta condição, as folhas absorvem mais energia radiante que a capacidade de processamento do aparato fotossintético, e este excesso de energia pode gerar como consequência danos ao aparato da fotossíntese. Assim, a redução dos teores de clorofila pode ser um mecanismo eficiente para reduzir o aporte de energia para os fotossistemas (Magalhães *et al.*, 2009).

Além disso, em locais sob alta radiação, a degradação da clorofila é mais acentuada do que a sua produção, o que faz com que seja alcançado um equilíbrio fisiológico sob concentrações mais baixas (Kramer e Kozlowski, 1979; Tan *et al.* 2000).

Embora os carotenóides estejam relacionados com o processo de fotoproteção do aparato fotossintético, juntamente com os teores mais elevados de clorofila *b*, ambos podem atuar como pigmentos acessórios, promovendo a absorção de fótons em comprimentos de onda distintos ao da clorofila *a* (Gonçalves *et al.*, 2001; Taiz e Zeiger, 2008), representando um mecanismo de adaptação à condição de menor intensidade luminosa (Scalon, 2003). Além da capacidade de captação de energia em faixas que diferem da captação da clorofila *a*, a clorofila *b* também pode atuar como um pigmento fotoprotetor, diminuindo os danos ao aparato fotossintético sob elevada irradiância (Kitajima, 2003). Assim, a razão chl *a*/ chl *b* tende a diminuir tanto em plantas que se desenvolvem em sombreamento intenso, quanto em plantas submetidas à elevada irradiância, assim como observado nos genótipos estudados. A razão entre chl *a*/ chl *b* em ambos os genótipos alcançou os menores valores a pleno sol e valores mais elevados em sombreamento moderado. Almeida *et al.*, (2004) também observaram redução da razão chl *a*/ chl *b* em plantas de *Cryptocaria aschersoriana* cultivadas em pleno sol.

A relação entre Chl total/Carotenóides foi menor nas plantas em pleno sol, como também observado por Magalhães *et al.*, (2009) em plantas de *Mimquartia guianensis*. Em ambientes com alta irradiância, é comum as plantas apresentarem menor razão Chl total/ Carotenóides (Mengarda, 2009), indicando que a quantidade de carotenóides em relação à clorofila é maior no sol. Este fato deve-se ao incremento da fração de carotenóides constituintes do ciclo das xantofilas, que promovem a dissipação do excesso de energia absorvida quando há grande disponibilidade de luz (Demmig-Adams, Gilmore e Adams, 1996).

6.3 TROCAS GASOSAS

A atividade fotossintética dos genótipos PH 16 e IPIRANGA 01 aumentou no tratamento a pleno sol, como confirmado pelos maiores valores de *A*, *E* e *Ci*. Resultados semelhantes foram obtidos por Lima Jr. *et al.*, (2006); Costa e Marengo (2007), em estudos com arbóreas tropicais. Valores mais elevados de massa foliar específica obtidos para plantas do genótipo IPIRANGA 01 localizadas a pleno sol, indicam que o aumento de esclerofilia pode ter contribuído para evitar possíveis danos ao aparato fotossintético, assim adaptações anatômicas foliares relatadas em ambos os genótipos de maior espessura do limbo foliar e do parênquima lacunoso podem ter favorecido a difusão de CO₂ e diminuído a resistência da fase líquida, garantindo assim, níveis elevados de *A*, *E* e *Ci*. a pleno sol.

As adaptações caulinares de maior espessamento do tecido xilemático e maior densidade e frequência de elementos de vaso também garantem a demanda hídrica necessária devido a maior taxa de transpiração a pleno sol. Ao contrário do esperado, a elevação de *E* a pleno sol não foi acompanhada pelo aumento na *Gs* em ambos os genótipos de *T. cacao* sob este mesmo tratamento. Este fato indica que possivelmente com o maior número de estômatos por área a pleno sol, não houve a necessidade de um grande estímulo à abertura estomática. Em alguns casos, altas irradiâncias também promovem o aumento da temperatura foliar e, com isso, podem intensificar a evapotranspiração, ao

mesmo tempo em que estimulam o fechamento dos estômatos (Dias e Marengo, 2006).

O aumento do C_i em plantas de ambos os genótipos localizadas sob maior incidência luminosa, pode ter sido influenciado pela redução da abertura estomática sob este mesmo tratamento, o que proporcionou a elevação da concentração interna de carbono, refletindo também em valores menores para a eficiência de carboxilação sob tratamentos de maior incidência luminosa. Resultados similares foram obtidos por Rouhi *et al.* (2007) e Singh *et al.* (2011).

A eficiência intrínseca do uso da água não apresentou diferença significativa entre os tratamentos de IPIRANGA 01, no entanto, foi maior sob níveis mais elevados de luminosidade para o genótipo PH 16. Valores mais elevados também foram encontrados para a eficiência do uso da água sob altas irradiâncias, demonstrando que há um controle eficiente para evitar a perda excessiva de água em condições de maior radiação (Mengarda, *et al.*, 2009).

6.4 ANATOMIA

6.4.1 Anatomia Foliar

A anatomia foliar sofreu modificações em função dos regimes de radiação solar. Pode-se observar um maior espessamento do limbo foliar em plantas submetidas a pleno sol em ambos os genótipos. Diversos autores relatam sobre variações na espessura dos tecidos foliares em função da radiação solar (Lima Jr *et al.*, 2006; Sabbi *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2010). Para o genótipo IPIRANGA 01 o espessamento da epiderme adaxial e do parênquima paliçádico e esponjoso, resultou no aumento da espessura do limbo. Já para o genótipo PH 16 o maior espessamento se deu pelo aumento das células da epiderme adaxial e do maior espessamento do parênquima paliçádico. Essas alterações na estrutura interna da folha favorecem um melhor desempenho no processo de captura de luz e conseqüentemente da fotossíntese (Mendes *et al.*, 2001; Rossato e Kolbi, 2010).

Segundo Oguchi, Hikosaka e Hirose (2003), o incremento do tecido clorofiliano em condições de maior irradiância facilita a distribuição e o arranjo dos cloroplastos na superfície das células. O parênquima paliádico permite a penetração da luz solar direta e não difusa (Vogelmann, 1993), de modo que a eficiência na distribuição da luz compensa a menor superfície de absorção (Turner, 1994), visto que, a maior área foliar se deu em condições de maior sombreamento.

O parênquima esponjoso redireciona e dispersa os feixes luminosos dentro do mesofilo (Vogelmann, 1996). Para o genótipo IPIRANGA 01 foi encontrado um espessamento deste tecido mais elevado a pleno sol. Dados semelhantes também foram encontrados por Campos, 2011. Aliado à eficiência na absorção da luz, folhas de sol que apresentam um incremento na espessura do parênquima esponjoso podem aumentar a capacidade de difusão do CO₂, visto que as folhas são menos compactas (Soares, 2012). A menor espessura do parênquima esponjoso nas folhas submetidas a sombreamento severo pode ser compensada pela maior quantidade de espaços intercelulares presentes neste tecido, conforme relatado por Lima e colaboradores (2006).

A maior espessura da camada de células da epiderme adaxial em pleno sol encontrada em ambos os genótipos, foi relatada por vários autores ao estudarem o efeito da luminosidade na anatomia foliar (Lima Jr. *et al.*, 2006; Rossatto e Kolb, 2010; Voltolini e Santos, 2011). O aumento na espessura da camada epidérmica auxilia a refletância, contribuindo para a manutenção da temperatura foliar interna (Dickison, 2000) e protegendo os tecidos fotossintéticos do excesso de luz (Chazdon e Kaufmann, 1993).

A irradiância promoveu alterações quanto à densidade estomática, sendo esta mais elevada nas plantas sob maior irradiância para o genótipo PH 16. Diversos estudos têm demonstrado que a densidade estomática é elevada com o aumento da intensidade luminosa (Boeger *et al.*, 2009; Magalhães *et al.*, 2009; Voltolini e Santos, 2011). Desta forma as folhas de sol podem aumentar a captação de moléculas de CO₂ do ambiente e conseqüentemente, elevar suas taxas fotossintéticas (Mendes *et al.*, 2001), como verificamos nas análises

de trocas gasosas. Em ambientes de menor luminosidade a umidade relativa do ar é maior, o que favorece a abertura estomática por mais tempo, não havendo assim a necessidade de um investimento no aumento do número de estômatos (Larcher, 2000).

6.4.2 Anatomia Caulinar

A estrutura caulinar dos genótipos de *T. cacao* estudados sofreu alteração em decorrência das condições de luminosidade impostas, observando-se diferenças intergenotípicas. No genótipo IPIRANGA 01 a maior irradiância promoveu aumento no diâmetro de vasos, ao passo que, no genótipo PH 16 houve maior densidade de vasos nesta mesma condição. Em ambos os casos, essas alterações proporcionam maior fluxo de água às plantas para a manutenção da demanda hídrica devido ao aumento da transpiração, como verificamos na análise de trocas gasosas, em condições de alta irradiância. Resultados semelhantes foram encontrados em *Fagus sylvatica* numa situação de abertura de clareira (Caquet *et al.*, 2009), onde há necessidade de um incremento no transporte de água e solutos inorgânicos, tanto para a produção de fotoassimilados, quanto para reposição da água perdida por transpiração. A eficiência no transporte de água permite uma maior condutância estomática, o que aumenta as taxas fotossintéticas, o ganho de carbono e o crescimento (Poorter *et al.*, 2010).

A espessura do xilema secundário apresentou diferenças estatísticas para os genótipos, sendo menor a 45,84 % de sombreamento para o genótipo PH 16 e maior para o genótipo IPIRANGA 01 a 55% de sombreamento. Segundo Appezzato-da-Glória e Carmello-Guerreiro (2009), a atividade cambial garante a produção de elementos do xilema secundário, sendo assim, o maior espessamento deste tecido indicou uma maior atividade cambial no genótipo IPIRANGA 01 numa condição de sombreamento moderado, enquanto que, para o genótipo PH 16, a condição à pleno sol proporcionou maior atividade cambial, resultando em maior espessamento do tecido xilemático. Uma das maneiras de aumentar a eficiência no transporte no caule é a produção de xilema no sentido transversal, uma vez que uma maior quantidade de tecido

favorece a condução de água para a parte aérea, bem como promove a sustentação do caule (Ewers, 1985).

7. CONCLUSÃO

Os genótipos de *T. cacao* analisados apresentaram uma grande plasticidade em relação aos diferentes níveis de irradiância estudados, no entanto, os dados indicam que PH 16 possui melhor desempenho sob condições de alta irradiância, como as obtidas nos tratamentos a pleno sol e 18% de sombreamento, enquanto que, IPIRANGA 01 mostra-se mais adaptado quando sob sombreamento moderado, ou seja, a 30% de sombreamento.

8. REFERÊNCIAS

- ABRANS, M. C.; KLOEPPEL, B. D.; KUBISKE, M. E. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. **Tree Physiology**, v. 10, p. 343-355, 1992.
- ALMEIDA, A. A. F; VALLE, R. R. Ecophysiology of the cacao tree. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. v. 19, p. 425-448. 2007.
- ALMEIDA, L. P.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; ZANELA, S. M.; VIEIRA, C. V. Crescimento inicial de plantas de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. submetidas a níveis de radiação solar. **Revista Ciência Rural**, v. 34, n. 1, p. 83-88, 2004.
- ALMEIDA, S. M. Z.; SOARES, A. M.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; GAJEGO, E. B. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. **Revista Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 63, 2005.
- ALVARENGA, A. A; CASTRO, E. M. de.; LIMA JUNIOR, E. C.; MAGALHÃES, M. M. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill. in southeastern Brazil. **Revista Árvore**, v. 27, n. 1, p. 53-57, 2003.
- ALVES, S. A. M. **Epidemiologia da vassoura de bruxa (*Crinipellis pernicios* (STAHEL) SINGER) em cacauzeiros enxertados em Uruçuca, Ba.** 2002. 70 p. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós Graduação em Agronomia, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.
- ANGÉLICO, T. D. **Anatomia do lenho de caule e raiz de plantas jovens de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Fabaceae-Mimosoideae) crescendo em diferentes condições edáficas.** 2010. 91p. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Estadual Paulista, São Paulo, 2010.
- APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal.** 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009.
- ARNOLD, D. H.; MAUSETH, J. D. Effects of environmental factors on development of wood. **American Journal of Botany**, v. 86, n. 3, p. 367-371, 1999.
- ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidases in *Betha vulgaris*. **Plant Physiology**. v. 24, p. 1-14, 1949.
- BAAS, P. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy – History and perspectives. In: Baas, P. (ed.) : **New perspectives in wood anatomy.** – Nijhoff/Junk Publishers, The Hague. 1982.
- BALLESTEROS, J. A.; STOFFEL, M.; BOLLSCHWEILER, M.; BODOQUE, J. M. DÍEZ-HERRERO, A. Flash-flood impacts cause changes in wood anatomy of *Alnus glutinosa*, *Fraxinus angustifolia* and *Quercus pyrenaica*. **Tree Physiology**, v. 30, p. 773–781, 2010.

BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C.; Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p. 61-72, 2003.

BOEGER, M. R. T.; ESPÍNDOLA JÚNIOR, A.; MACARI JÚNIOR, A.; REISSMANN, C. B.; ALVES, A. C. A.; RICKLI, F. L. Variação estrutural foliar de espécies medicinais em consórcio com erva-mate, sob diferentes intensidades luminosas. **Floresta**, v. 39, n. 1, p. 215-225, 2009.

BOSIO, F.; SOFFIATTI, P.; BOEGER, M. R. T. Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. **IAWA Journal**, v. 31, n. 2, p. 179-190, 2010.

CAQUET, B.; BARIGAH, T.; COCHARD, H.; MONTPIED, P.; COLLET, C.; DREYER, E.; EPRON, D. Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening. **Tree Physiology**, v. 29, p. 1395-1405, 2009.

CARDOSO, G.L. e LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas de potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, 2003.

CASTRO, E. M.; PINTO, J. E. B. P.; SOARES, A. M.; MELO, H. C.; BERTALUCCI, S. K. V.; VIEIRA, C. V.; JÚNIOR, E. C. L.; Adaptações anatômicas de folhas de *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae), em três regiões distintas da planta, em diferentes níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**. v.9, n.2, p.8-16, 2007.

CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia vegetal: Estrutura e função de órgãos vegetativos**. Lavras: UFLA, 2009.

CAVUSOGLU, K.; KILIC, S.; KABAR, K. Effects of some plant growth regulators on stem anatomy of radish seedlings grown under saline (NaCl) conditions. **Plant Soil Environment**, v. 54, n. 10, p. 428-433, 2008.

CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J.; VALLADARES, F. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. **Investigación agraria: Sistemas y recursos forestales**. v. 14, n. 3, p. 334-344, 2005.

CHAPIN, F.S., MATSON, P.A., MOONEY, H.A.: **Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology**. New York, 2002.

CHAZDON, R. L.; KAUFMANN, S.; Plasticity of Leaf Anatomy of Two Rain Forest Shrubs in Relation to Photosynthetic Light Acclimation. **Functional Ecology**, v. 7, n. 4, p. 385-394, 1993.

COSMO, N. L.; KUNIYOSHI, Y. S.; BOTOSSO, P. C.; Anatomia da madeira de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae): aspectos funcionais e ecológicos. **Acta botânica brasileira**, v. 24, n. 3, p.747-755, 2010.

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A., Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazônica**, v. 37, 2007.

CORRÊA, I. J. 2003. **Plasticidade fenotípica em indivíduos jovens de *Aloysia virgata* (Ruiz et Pav.) A. L. Juss – Verbenaceae**. 56f. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

COSTA, N. C. S. **Terra e povoamento na implantação da lavoura cacaeira no Espírito Santo: Um estudo de caso: Linhares – 1900 a 1930**. 1989. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal Fluminense, Rio de Janeiro, 1989.

CHRISTENSEN-DALSGAARD, K. K.; ENNOS, A. R.; Effects of drought acclimation on the mechanical properties of *Ochroma pyramidale*, *Betula pendula* and *Acacia karroo* tree seedling stems. **Forestry**, 2011.

CRONQUIST, A. **An integrated system of classification of flowering plants**. Columbia University Press, New York, NY. 1981

DADALTO, G.G. & FULLIN, E.A. **Manual de recomendação de calagem e adubação pra o estado do Espírito Santo**. 4ª aproximação. Vitória, SEEA/INCAPER, 266 p., 2001.

DANQUAH, J. A. Phenotypic plasticity of leaf length to an environmental gradient in *Khaya ivorensis* (Meliaceae) populations in Ghana. **African journal of Environmental Science and Technology**, v. 4, n. 12, p. 860-865, 2010.

DEMMIG-ADAMS, B.; GILMORE, A. M.; ADAMS III, W. W. In vivo functions of carotenoids in higher plants. **The FASEB Journal**, v. 10, p. 403-412, 1996.

DEMUNER, V. G.; HEBLING, S. A.; DAGUSTINHO, D.M. Efeito do sombreamento no crescimento inicial de *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 17, p. 45-55. 2004.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Photoinhibition of photosynthesis in *Minuartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica**, v. 44, n. 2, p. 235-240, 2006.

DIAS-FILHO, M.B. Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. to contrasting light environments. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.32, n.8, p.789-796. 1997.

DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **Forestry Chronicle**, v.36, p.10-13, 1960.

DICKISON, W. C. **Integrative Plant anatomy**. San Diego: Harcourt Academic Press, 2000.

DUZ, S. R.; SIMINSKI, A.; SANTOS, M.; PAULILO, M.T.S. Crescimento inicial de três espécies de arbóreas da Floresta Atlântica em resposta a variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v.27, n.3, p. 587-596, 2004.

EFRAIM, P. **Estudo para minimizar as perdas de flavonóides durante a fermentação de sementes de cacau para produção de chocolate**. 2004. 126p. Dissertação (Mestrado em Tecnologia de Alimentos) Universidade Estadual de Campinas. Faculdade de Engenharia de Alimentos. Campinas – SP.

EMBRAPA. **Ministério da Agricultura e do Abastecimento. Manual de métodos de análise de solo.** 2. ed. Rio de Janeiro: EMBRAPA-CNPQ. Documentos 1, 212 p., 1997.

ESPINDOLA JUNIOR, A. 2006. **Morfologia e anatomia foliar de duas espécies medicinais (*Mikania glomerata* Spreng. – Asteraceae e *Bauhinia forficata* Link. - Leguminosae) associadas à erva mate, sob diferentes condições de luminosidade.** 82f. Dissertação (Mestrado em Botânica), Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

EVANS, J. R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist**, v.143, p. 93-104, 1999.

EWERS, F. W. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. **IAWA Bulletin**, v. 6, n. 4, p. 309-317, 1985.

FAVARETTO, V. F.; MARTINEZ, C. A.; SORIANI, H. H.; FURRIEL, R. P. M. Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 70, p. 20-28, 2011.

FINI, A.; FERRINI, F; FRANGI, P.; AMOROSO, G.; GIORDANO, C. Growth, leaf gas Exchange and leaf anatomy of three ornamental shrubs grown under different light intensities. **European Journal of Horticultural Science**, v. 75, n. 3, p. 111-117, 2010.

FRANCO, A. M. S.; DILLENBURG, L. R. Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. **Hoehnea**, v. 34, n. 2, p. 135-144. 2007.

GARNIER, E.; LAURENT, G., BELLMANN, A.; DEBAIN, S.; BERTHELIER, P.; DUCOUT, B.; ROUMET, C.; NAVAS, M.-L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New Phytologist**, v. 152, p. 69-83, 2001.

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

GONÇALVES, J. F. C.; MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 2, p. 149-157, 2001.

GONÇALVES, J. F. C, SANTOS Jr., U. M. S., NINA Jr., A. R., CHEVREUIL, L. R.; Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 3, p.:171-184, 2007.

HENDRY, G. A. F.; PRICE, A. H. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: HENDRY, G. A. F.; GRIME, J. **Methods of comparative study.** London: Chapman & Hall, 1993.

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

ICCO (International Cocoa Organization), **Produção Mundial de cacau**. Disponível em: <<http://www.icco.org/>>. Acesso em: 15 de janeiro de 2013.

INCAPER. A vassoura de bruxa no estado do Espírito Santo: Uma ameaça para a cacauicultura. ISSN: 1519-2059. Disponível em: <<http://www.incaper.es.gov.br/servicos/images/vassoura-de-bruxadocacaueiro.pdf>> Acesso em: 12 de dezembro de 2011.

JIANG, H. X.; CHEN, L. S.; ZHENG, J. G.; HAN, S.; TANG, N.; SMITH B. R. Aluminum-induced effects on Photosystem II photochemistry in Citrus leaves assessed by the chlorophyll a fluorescence transient. **Tree Physiology**, v. 28, p. 1863–1871, 2008.

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

JUDD, W.S., CAMPBELL, C.S; KELLOGG E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M.J. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. 3 ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

KWAK, M. J.; LEE, S. H.; WOO, S. Y.; Growth and anatomical characteristics of different water and light intensities on cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. **African Journal of Biotechnology**, v. 10, n. 53, p. 10964-10979, 2011.

KELLY, J.; JOSE, S.; NICHOLS, J. D.; BRISTOW, M.; Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 257, p. 287–293, 2009.

KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v.98, p. 419-428, 1994.

KITAJIMA, K.; HOGAN, K. P. Increases of chlorophyll *a/b* ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 957-965, 2003.

KLICH, M. G. Leaf Variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 44, p. 171-183, 2000.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: EDUR, 1997.

KRAMER, P. J.; KOZLOWSKI, T. **Physiology of woody plants**. New York: Academic Press, 1979.

LAISK, A.; EICHELMANN, H.; OJA, V.; RASULOV, B.; PADU, E.; BICHELE, I.; PETTAI, H.; KULL, O.; Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. **Plant Cell Environmental**, v. 28, p. 375-388, 2005.

LAMBERS, H.; CHAPIM III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. 2 ed. Berlin: Springer, 2008.

LAMBERS, H.; POORTER, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecology consequences. **Advances in Ecology Research**, v. 23, p. 187-261, 1992.

LANDSBERG, J.J.; **Physiological Ecology of Forest Production**. CSIRO, Division of Forest Research. Austrália, 1986.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. Rima, São Carlos, 2000.

LEE, D. W.; OBERBAUER, S. F.; JOHNSON, P.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S. K.; Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast Asian hopea (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, v. 87, n.4, p.447–455, 2000.

LI, X.; LI, J.; ZHAO, J.; XU, P.; HE, Q. Xanthophyll Cycle and Inactivation of Photosystem II Reaction Centers Alleviating Reducing Pressure to Photosystem I in Morning Glory Leaves under Short-term High Irradiance. **Journal of Integrative Plant Biology** 2007

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomenbranes. In: PACKER, L.; DOUCE, R. (Eds.). **Methods in enzymology**. London: Academic Press, v. 148, p. 350-381, 1987.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. In: Wrolstad, R. E.; ACREE, T. E.; AN, H.; DECKER, E. A.; PENNER, M. H.; REID, D. S.; SCHWRTZ, S. J.; SHOEMAKER, C. F.; SPORNS, P. (Eds.). **Current protocols in food analytical chemistry (CPFA)**. New York: John Wiley & Sons, F4.3.1-F4.3.8, 2001

LICHTENTHALER, H. K.; AC, A.; MAREK, M. V.; KALINA, J.; URBAN, O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. **Plant physiology and biochemistry**, v. 45, p. 577-588, 2007.

LIMA JR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; BARBOSA, J. P. R. A. D. Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. Submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 30, n. 1, p. 33-41, 2006.

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

LIMA, M. A. O.; MIELKE, M. S.; LAVINSKY, A. O.; FRANÇA, S.; ALMEIDA, A. F.; GOMES, F. P. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 87, p. 527-534, 2010.

LIMA, M. C.; AMARANTE, L.; MARIOT, M. P.; SERPA, R. Crescimento e produção de pigmentos fotossintéticos em *Achillea millefolium* L. cultivada sob diferentes níveis de sombreamento e doses de nitrogênio. **Ciência Rural**, v. 41, p. 45-50, 2011.

LOPES, U. V.; MONTEIRO, W. R.; PIRES, J. L.; CLEMENT, D.; YAMADA, M. M.; GRAMACHO, K. P. Cacao breeding in Bahia, Brazil - strategies and results. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 1, p. 73-81, 2011.

LUCHI, A. E.; SILVA, L. C. P.; MORAES, M. A.; Anatomia comparada do lenho de *Xylopia aromática* (Lam.) Mart. em áreas de cerrado e de plantação de *Pinus elliottii* Engelm. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, p. 809-820, 2004.

MACHADO, E. C. SCHIMDT, P. T.; MEDINA, C. L.; RIBEIRO, R. V., Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.40, n.12, p.1161-1170, 2005.

MAGALHÃES, N. S.; MARENCO, R. A.; MENDES, K. R.; Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiância **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, n.7, p.687-694, 2009.

MARENCO, R. A.; LOPES, N.F. **Fisiologia Vegetal**, Viçosa: UFV, 2009.

MARITA, J. M.; NIENHUIS, J.; PIRES, J. L.; AITKEN, W. M. Analysis of genetic diversity in *Theobroma cacao* with emphasis on witches' broom disease resistance. **Crop Science**, v. 41, 2001.

MARTINAZZO, E. G.; ANESE, S.; WANDSCHEER, A. C. D.; PASTORINI, H. Efeito do sombreamento sobre o crescimento inicial e teor de clorofila foliar de *Eugenia uniflora* Linn (pitanga) – família Myrtaceae. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 162-164, 2007.

MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; COSTA, C. G. Periderme. In: APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal**. 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009.

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A.; HEILMEIER, H. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. **Tree physiology**, v. 21, p. 251-259, 2001

MEDRI, M.E.; LLERAS, E. Aspectos da anatomia de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell Arg. **Acta Amazônica**, v.10, n.3, p.463-93, 1980.

MEINZER, F.C.; LACHENBRUCH, B; DAWSON, T.E. **Size- and age- related changes in tree structure and function**. Springer-New York, v.4, 2011.

MENDES, M. M.; GAZARINI, L. C.; RODRIGUES, M. L. Aclimatation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments – effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. **Environmental and Experimental Botany**, v.45, p. 165-178, 2001.

MENGARDA, L. H. G.; SOUZA, R. L. F.; CAMPOSTRINI, E.; REIS, F. O.; VENDRAME, W. A.; CUZZUOL, R. F. C. Light as an indicator of ecological succession in brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.). **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 1, p. 55 - 64, 2009.

MENGARDA, L. H. G. **Respostas morfofisiológicas de plantas jovens de Pau – Brasil (*Caesalpinia echinata* Lam – Leguminosae) à radiação solar**. 2010. 97 p. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2010.

MIRALLES, J.; MARTINEZ-SANCHEZ; J. J.; FRANCO, J. A. Rhamnus alaternus growth under four simulated shade environments: Morphological, anatomical and physiological responses. **Scientia Horticulturae**, v.127, p. 562–570, 2011.

MORAIS, H.; MARUR, C. J.; CARAMORI, P. H.; RIBEIRO, A. M. A.; GOMES, J. C.; Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, n. 10, p. 1131-1137, 2003.

MORELLI G; RUBERTI I. Shade avoidance responses. Driving auxin along lateral routes. **Plant Physiology**, v.122, p. 621-626, 2000.

NAKAZONO, E. M.; COSTA, M. C.; K. FUTATSUGI; PAULILO, M. T. S.; Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v.24, n.2, p.173-179, 2001.

NAVES, V.L.; ALVARENGA, A. A.; OLIVEIRA, L.E.M. Comportamento estomático de mudas de três espécies florestais submetidas à diferentes níveis de radiação fotossinteticamente ativa. **Ciência e Prática**, v.18, n.4, p.408-414, 1994.

NERY, F. C.; OLIVEIRA, H. M.; ALVARENGA, A. A.; DOUSSEAU, S. D.; CASTRO, E. M.; CAMPOS, A. C. A. L; Initial development and gas Exchange of *Talisia subalbans* (MART.) RADLK. Under diferente shading conditions. **Revista Árvore**, v.35, n.1, p.61-67, 2011.

NOBEL, P.S. Internal leaf area and cellular CO₂ resistance: photosynthetic implication of variations with grown conditions and plant species. **Physiologia Plantarum**, v.40, n.2, p.137-44, 1977.

NOGUEIRA, A.; MARTINEZ, C. A.; FERREIRA, L. L.; PRADO, C. H. B. A.; Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. **Photosynthetica**, v. 42, p. 351–356, 2004.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 505-512, 2003.

OLIVEIRA, F. L.; ARAÚJO, A. P.; GUERRA, J. G. M. Crescimento e acumulação de nutrientes em plantas de taro sob níveis de sombreamento artificial. **Horticultura Brasileira**, v. 29, p. 291-298, 2011.

ORT, D. When there is too much light. **Plant Physiology**, p. 29–32, 2001.

PIRES, J. L.; MONTEIRO, W. R.; PINTO, L. R. M.; FIGUEIRA, A.; YAMADA, M. M.; AHNERT, D. A proposal for cocoa breeding. In: **Proceedings of the 12th international Cocoa Research Conference**. COPAL, Lagos, p. 287-292, 1996.

POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, v. 13, p. 396-410, 1999.

POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 595-607, 2000.

POORTER, H.; NIINEMETS, U.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565-588, 2009.

POORTER, L.; MCDONALD, I.; ALARCÓN, A.; FICHTLER, E.; LICONA, J.; PEÑA-CLAROS, M.; STERCK, F.; VILLEGAS, Z.; SASS-KLAASEN, U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v. 185, p. 481-492, 2010.

PORTELLA, F. **Revisão da classificação sucessional de jequitibá branco (*Cariniana estrellensis*) (raddi.) (Kuntze) em um gradiente de radiância**. 2012. 104 p. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2010.

PREZOTTI LC, GOMES JÁ, DADALTO GG & OLIVEIRA JÁ. **Manual de Recomendação de calagem e adubação para o Estado do Espírito Santo**. 5º aproximação. Vitória, SEEA/Incaper/Cedagro, 305p, 2007.

RAMALHO, J.C.; PONS, T.L.; GROENEVELD, H.W., AZINHEIRA, H.G., NUNES, M.A.; Photosynthetic acclimation of high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. **Plant Physiology**. V. 27, p. 43–51, 2000.

RAMOS, J.; GRACE, J. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from México. **Functional Ecology**, v. 4, n. 5, p. 667-677, 1990.

REGO, G. M.; POSSAMAI, E. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do jequitibá-rosa. **Boletim de Pesquisa Florestal**, n. 53, p. 179-194, 2006.

RHIZOPOLOU, S.; MELETIOU-CHRSTOU, M. S.; DIAMANTOGLOU, S.; Water relations for sun and shade leaves of four Mediterranean evergreen sclerophylls. **Journal of Experimental Botany**, v. 42, p. 627–635, 1991.

ROCHE, P.; DÍAZ-BURLINSON, N.; GACHET, S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? **Plant Ecology**, v. 174, p. 37-48, 2004.

ROSSATO, D. R.; KOLB, R. M. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta botânica brasileira**, v. 24, n. 3, p. 605-612, 2010.

ROUHI V, SAMSON R, LEMEUR R, DAMME PV. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought estresse and subsequent recovery. **Environmental and Experimental Botany**, 2007.

SABBI, L. B. C.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (*Anacardiaceae*) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **Iheringia Série Botânica**, Porto Alegre, v. 65, n. 2, p. 171-181, 2010.

SERT, M. A. **Anatomia foliar e teores de clorofila em três variedades de soja0 [Glycine Max L.) MEDRILL] e dois níveis de radiação solar**. 1992. 66p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 1992.

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

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; RIGONI, M. R.; FILHO, H. S. Crescimento inicial de mudas de *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns sob condição de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 27, n. 6, p. 753-758, 2003.

SILVA, A. S.; OLIVEIRA, J. G.; CUNHA, M.; VITÓRIA, A. P. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic Forest. **Brazilian Society of Plant Physiology**, v. 22, n. 4, p. 245-254, 2010.

SINGH SK, RAJA REDDY K. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] walp.) under drought. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**. P. 40-50, 2011.

SOARES, M. G. **Plasticidade de plantas jovens de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex DC.) Mattos (Bignoniaceae) em resposta a radiação solar**. 2012. 75 p. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2012.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática; guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG 2**. 2. ed. Nova Odessa, São Paulo. 2008.

SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p. 35-47, 2003.

SOUZA, L. A.; OLIVEIRA, J. H. G. Morfologia e anatomia das plântulas de *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb e *T. chrysotricha* (Mart. ex Dc.) Standl. (Bignoniaceae). **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 26, n. 2, p. 217-226, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008.

TAN, Y.; JIANG, J.; WU, H.; CUI, H.; YU, R; Resolution of kinetic system of simultaneous degradations of chlorophyll a and b by PARAFAC. **Analytica Chimica Acta**, p. 195–202, 2000.

TURNER, I. M. Sclerophylly: primarily protective? **Functional Ecology**, v. 8, p. 669-675, 1994.

VALLADARES, F.; ARRIETA, S.; ARANDA, I.; LORENZO, D.; SANCHES-GÓMEZ, D.; TENA, D.; SUÁREZ, F.; PARDOS, J. A. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. **Tree Physiology**, v. 25, p. 1041–1052, 2005.

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

VOGELMANN, T. C. Plant tissue optics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 44, p. 231-251, 1993.

VOGELMANN, T. C.; NISHIO, J. N.; SMITH, W. K., Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Elsevier Science**, v. 1, n. 2, 1996.

VOLTAN, R. B. Q.; FAHL, J. L.; CARELLI, M. L. C.; Variações na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Revista Brasileira de Fisiologia**, v. 4, n.2, p. 99-105, 1992.

VOLTOLINI, C. H.; SANTOS, M.; Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. **Acta botânica Brasileira**, v. 25, p. 2-10, 2011.

WALTER, A. Plant Growth Dynamics: Analysis of Basic and Temporal Growth Patterns on the Background of Photosynthetic Energy Gain and Interactions with the Environment. **Plant Cell Monographs**, v. 10, p. 63-88, 2008.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M.; REICH, P. B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of ecology**, v. 90, p. 534-543, 2002.

YOUNG, A., PHILLIP, D., SAVILL, J., Carotenoids in higher plant photosynthesis. In: **Handbook of Photosynthesis**. Marcel Dekker, New York, pp. 575–596, 1997.

YUSUF, M. A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI, R.; STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N. B. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, n. 8, p. 1428-1438, 2010.

ZOBEL, B.J.; SPAGUE, J.R. **Juvenile wood in forest trees**. Springer-Verlag, Berlim, 300p. 1998.