



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA



Elda Simone dos Santos Soares

**EFEITO DE DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO NOS
ATRIBUTOS VEGETATIVOS E REPRODUTIVOS DE HERBÁCEA
DA CAATINGA**

RECIFE (PE), 2018

ELDA SIMONE DOS SANTOS SOARES

**EFEITO DE DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO NOS ATRIBUTOS
VEGETATIVOS E REPRODUTIVOS DE HERBÁCEA DA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica - UFRPE, como um dos requisitos para a obtenção do título de mestre em Botânica.

ORIENTADORA:

Prof.^a. Dr.^a. Elcida de Lima Araújo - Departamento de Biologia, Área de Botânica - UFRPE

CO-ORIENTADORA:

Dr.^a Danielle Melo dos Santos
Prof.^a. Dr.^a Josiene Maria Falcão Fraga dos Santos

RECIFE (PE), 2018

ELDA SIMONE DOS SANTOS SOARES

Efeito de diferentes níveis de sombreamento nos atributos vegetativos e reprodutivos de
herbácea da caatinga

Dissertação defendida em: 22/02/2018

Presidente da Banca/Orientadora:

Dra. Elcida de Lima Araújo

Examinadores:

Titulares:

Dra. Jarcilene Silva de Almeida-Cortez (UFPE)

Dr. Kleber Andrade da Silva (UFPE)

Suplentes:

Dra. Ana Virgínia de Lima Leite (UFRPE)

Dra. Elba Maria Nogueira Ferraz (IFPE)

RECIFE (PE), 2018

Sumário

Lista de tabela.....	06
Lista de figura.....	07
Resumo.....	08
Abstract	09
1. Introdução.....	10
2. Revisão bibliográfica.....	11
2.1. Respostas ecofisiológicas de espécies vegetais a luminosidade.....	11
2.2. Influência das variações de luminosidade na sobrevivência e estabelecimento das plantas de florestas tropicais secas.....	14
3. Referências bibliográficas.....	16
4. Manuscrito: Respostas vegetativas e reprodutivas de <i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd ao sombreamento.....	23
Resumo.....	23
Introdução.....	24
Material e métodos.....	26
Resultados.....	29
Discussão.....	32
Agradecimentos.....	35
Referência bibliográfica.....	35
5. Considerações finais.....	47

Dedico a minha mãe

Por todo amor e cuidado dedicado a mim, por sempre estar ao meu lado
e ser uma mulher forte de grande influência na minha vida

Agradecimentos

Primeiramente a Deus autor da minha vida, a quem eu entrego todos os meus passos, por estar comigo em todas as horas me fazendo forte nos momentos difíceis.

Aos meus pais Maria Salete e Edson Nascimento por todo amor dedicado a mim, por seus ensinamentos que fazem de mim a pessoa que sou, por sempre ter me incentivado e dado força durante todo esse período.

A minha irmã Cassia Naísa por todo cuidado, sempre escutando meus problemas e reclamações e me dar palavras de ânimo.

A Maria Lúcia Gomes de Moraes a segunda mãe que a vida me deu por todo cuidado que teve por mim desde o meu nascimento e que da sua maneira tão simples me ensinou muito sobre a vida.

Ao meu esposo Bruno Ayron por sempre estar ao meu lado, me dando força me ajudando, me incentivando durante essa etapa de minha vida, meu companheiro na vida pessoal e acadêmica.

Aos amigos do laboratório LEVEN, por todos bons momentos que passamos juntos, e por toda assistência durante a realização do projeto, uma segunda família que ganhei em Recife.

A Júlia Simões e Jose Djalma por todo suporte na coleta dos dados.

A professora Elcida de Lima Araújo por toda orientação concedida durante o mestrado e no processo de construção da dissertação, pelas palavras de ânimos e incentivo.

As minhas Coorientadoras Danielle Melo e Josiene Santos por toda orientação, apoio e paciência.

A Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) e ao Programa de Pós-graduação em Botânica (PPGB-UFRPE) que proporcionou a oportunidade de uma pós-graduação e que contribuiu significativamente para minha vida acadêmica e profissional.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) pelo apoio financeiro aos projetos e bolsa concedida.

Lista de tabelas

Manuscrito

- Tabela 1. Análise de GLM (modelo linear generalizado) mostrando a influência do sombreamento nos atributos vegetativos, reprodutivos e na fenologia de *Talinum triangulare* (DF: grau de liberdade; SS: soma dos quadrados; SST: soma dos quadrados total; Error: valor do erro; MS: Média dos quadrados; F: Teste Fisher; P: <0.05-diferenças significativas; R: Percentual explicativo)..... 42
- Tabela 2. Produção de flores, frutos e sementes de *Talinum triangulare* submetidas a tratamentos de sombreamento. TC: tratamento controle (pleno sol), T30: 30% de sombreamento, T50: 50% de sombreamento, T70: 70% de sombreamento..... 43

Lista de figuras

Manuscrito

- Figura 1.** Efeito do sombreamento nos atributos vegetativos de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. Tratamentos de sombreamento: TC ; T30 = 30%; T50 = 50%; T70=70%. Letras distintas entre as variações luminosas denotam diferenças significativas pelo teste de Tukey a posteriori..... 44
- Figura 2.** Biomassa da raiz, Caule e folha de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. Tratamentos de sombreamento: TC ; T30 = 30%; T50 = 50%; T70=70%. Letras distintas entre as variações luminosas denotam diferenças significativas pelo teste de Tukey a posteriori..... 44
- Figura 3.** Produção de folha, flores, frutos e sementes de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. Tratamentos de sombreamento: TC; T30 = 30%; T50 = 50%; T70=70%. Letras distintas entre as variações luminosas denotam diferenças significativas pelo teste de Tukey a posteriori..... 45
- Figura 4.** Gráficos circulares evidenciando o efeito do sombreamento na fenologia vegetativa e reprodutiva de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. Tratamentos de sombreamento: TC = (controle); T30 = 30%; T50 = 50%; T70=70%..... 46

Resumo

Variações na disponibilidade de luz no interior das florestas secas regulam o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de espécies herbáceas. Muitas destas espécies se ajustam tolerando as diferentes condições de luminosidade, alterando seus processos fisiológicos, fenológicos, anatômicos e morfológicos. Assim, admitimos a hipótese que o aumento na disponibilidade de luz nas florestas secas desencadeia maior crescimento vegetativo e reprodutivo de herbáceas, favorecendo sua sobrevivência. Neste trabalho objetivamos entender os ajustes que ocorrem nas respostas fenológicas, morfológicas vegetativas e na reprodução de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. em diferentes condições de luminosidade. Nossas expectativas é que reduções no crescimento vegetativo, e menor produção de folhas, flores, frutos e sementes, bem como retardos nas respostas fenológicas, ocorram mediante a redução na disponibilidade de luz, ou seja, em maior sombreamento. Para este estudo selecionamos como modelo a herbácea geófito *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. As sementes desta espécie foram coletadas na caatinga em Caruaru, conduzidas para o laboratório e aplicados tratamentos pré-germinativos (escarificação química e imersão em água) para superação da dormência. Após as germinações em câmara de BOD, as plântulas foram transplantadas para sacos de polietileno, contendo solo do mesmo local de origem da coleta das sementes. As plântulas transplantadas foram colocadas em casa de vegetação por quinze dias para aclimação e no 16º dia foram submetidas a quatro tratamentos de diferentes disponibilidade de luz pelo sombreamento: T1: pleno sol (controle); T2: 30%; T3: 50% e T4: 70% de sombreamento, com 30 repetições por tratamento. Semanalmente, durante 6 meses, foi mensurado o crescimento das plantas em altura, diâmetro e contabilizado o número acumulado de folhas produzidas. Ao final do experimento, uma folha de cada planta por tratamento foi retirada para mensurar a área foliar. Foi contabilizado diariamente o número de flores e frutos produzidos para aferir o total da produção. Foram contabilizadas sementes de 60 frutos por tratamento, estipulando o valor para o total de frutos produzidos. Foi aferida a razão fruto/flor (Fr/FI) e frutos/sementes (Fr/S) em cada tratamento para o total da produção. Ao final do experimento, as plantas foram separadas em folhas, caules e raízes, secas em estufa e pesadas para obtenção da biomassa acumulada nas plantas. Nossos resultados mostraram que as plantas submetidas ao tratamento de maior luminosidade (T1) apresentaram maior crescimento em altura e diâmetro, maior acúmulo de biomassa, além da maior produção de folhas, flores, frutos e sementes. Todavia, houve menor área foliar no T1 em comparação aos demais tratamentos de sombreamento. Não houve diferenças nas respostas fenológicas vegetativas, apenas atrasos temporais nas fenofases reprodutivas entre os tratamentos. Confirmando nossas expectativas, verificamos que a maior disponibilidade de luz favorece o crescimento e reprodução de *T. triangulare* e conseqüentemente o maior sombreamento reduz o crescimento e prolonga a fase vegetativa, retardando as respostas reprodutivas. Assim, esperamos que o desenvolvimento e estabelecimento desta espécie seja favorecido pelo aumento da intensidade de luz direta no solo das florestas secas, seja este mediado pelas mudanças no clima, como também pela crescente modificação de origem antrópica.

Palavras-chaves: Sombreamento, caatinga, biomassa, fenofases.

Abstract

Variations in the availability of light inside dry forests regulate the vegetative and reproductive development of herbaceous species. Many of these species adjust themselves tolerating the different luminosity conditions, changing their physiological, phenological, anatomical and morphological processes. Thus, we hypothesize that the increase in light availability in dry forests triggers greater vegetative and reproductive growth of herbaceous plants, favoring their survival. In this work we aim to understand the adjustments that occur in the phenological, vegetative morphological and reproductive responses of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd in different light conditions. Our expectations are that reductions in vegetative growth, and lower production of leaves, flowers, fruits and seeds, as well as delays in phenological responses, occur through the reduction of light availability, that is, in greater shading. For this study we selected as a model the geophilic herbaceous *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. The seeds of this species were collected in the caatinga in Caruaru, conducted to the laboratory and applied pre-germinative treatments (chemical scarification and immersion in water) to overcome dormancy. After the germination in the BOD chamber, the seedlings were transplanted to polyethylene bags containing soil from the same place of origin as the seed collection. Transplanted seedlings were placed in greenhouse for 15 days for acclimatization and on the 16th day they were submitted to four treatments of different light availability by shading: T1: full sun (control); T2: 30%; T3: 50% and T4: 70% shading, with 30 replicates per treatment. The plant growth in height, diameter and accumulated number of leaves produced were measured every 6 months. At the end of the experiment, one leaf of each plant per treatment was removed to measure the leaf area. The number of flowers and fruits produced to measure the total production was counted daily. Seeds of 60 fruits were counted per treatment, stipulating the value for the total fruits produced. The ratio fruit / flower (Fr / Fl) and fruits / seeds (Fr / S) was measured in each treatment for the total production. At the end of the experiment, the plants were separated into leaves, stems and roots, dried in greenhouses and weighed to obtain the biomass accumulated in the plants. Our results showed that the plants submitted to the treatment of higher luminosity (T1) presented higher growth in height and diameter, greater accumulation of biomass, besides the greater production of leaves, flowers, fruits and seeds. However, there was a lower leaf area in T1 compared to the other shade treatments. There were no differences in vegetative phenological responses, only temporal delays in the reproductive phenophases between treatments. Confirming our expectations, we verified that the greater availability of light favors the growth and reproduction of *T. triangulare* and consequently the greater shading reduces the growth and prolongs the vegetative phase, delaying the reproductive responses. Thus, we expect the development and establishment of this species to be favored by the increase of direct light intensity in the dry forest soil, whether mediated by changes in the climate or by increasing modification of anthropogenic origin.

Keywords: Shading, caatinga, biomass, phenophases.

1. INTRODUÇÃO

Fatores do meio ambiente como luz, temperatura e disponibilidade hídrica, regulam o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo dos vegetais (CECCON et al., 2006, GOMES et al., 2009, ZEPPEL et al., 2014). Dentre estes fatores, a luz desempenha um papel relevante na regulação da produção primária, contribuindo de forma efetiva para o desenvolvimento do vegetal (VALLADARES, 2003, DALMOLIN et al., 2015). As condições de luminosidade do ambiente podem refletir a habilidade de ajuste das espécies vegetais. Consequentemente, as características do crescimento vegetativo e do desenvolvimento reprodutivo das plantas são utilizadas para inferir sobre o grau de tolerância ou de intolerância das espécies à baixa ou alta disponibilidade de luz (LARCHER, 2000, SCALON et al., 2002, VALLADARES; NIINEMETS 2008).

O sucesso de ajustamento das espécies às diferentes condições de radiação luminosa está relacionado, na eficácia e rapidez com que os padrões de alocação de biomassa e o comportamento fisiológico são ajustados (DOUSSEAU et al., 2008). Como exemplo, variações nas condições de luminosidade afeta o crescimento das plântulas (GAJEGO et al., 2001, ALVARENGA et al., 2003, ALMEIDA et al., 2004), bem como todo o desenvolvimento do vegetal, por ter influência sobre a síntese de clorofila e abertura estomática, limitando a incorporação de CO₂ e o processo fotossintético (SESMA et al., 2009, OLIVEIRA et al., 2016). É relatado que este efeito também afeta o ritmo fenológico das plantas, podendo antecipar retardar ou inibir as expressão das fenofases reprodutivas e vegetativas (CARVALHO et al., 2002, LIMA et al., 2012, TAKENO, 2016).

Geralmente, as condições de sombreamento no interior das florestas semiáridas são provenientes do nível de sobreposição existente entre as copas das árvores, que naturalmente é baixa (HOLMGREN et al., 2012). Os trechos menos sombreados do solo destas florestas recebem maior incidência da luz direta e podem tornar-se relativamente mais secos (FEITOZA, 2008). Tais variações de luminosidade e disponibilidade hídrica podem levar ao surgimento de condições diferenciadas de microhabitats, as quais podem favorecer ou não o estabelecimento de determinadas espécies herbáceas e lenhosas nos estágios iniciais (FEITOZA, 2008; HOLMGREN et al., 2012). Contudo, o aumento da interferência humana, através da remoção parcial ou total da cobertura vegetal nestas florestas, tem deixado o solo cada vez mais exposto a intensa luminosidade (CASTELLETTI et al., 2003, ALVAREZ- ANÖRVE et al., 2012,

ALBUQUERQUE et al., 2012), alterando o microclima e as condições de estabelecimento e sobrevivência das herbáceas (ANDRADE, 2012, LOPES et al., 2012, SILVA et al., 2015).

Embora mudanças climáticas não sejam a temática principal deste estudo, a redução prevista do total de chuva para o ambiente semiárido (RICHARDSON et al., 2013, VICENTE-SERRANO et al., 2013, DAI, 2013) nos faz esperar menor cobertura vegetal de lenhosas devido a redução da área foliar (ARAÚJO et al., 2008, FALCAO et al. 2015) e, conseqüentemente, uma redução no sombreamento das florestas, gerando mosaicos microclimáticos de nível de luminosidade, que podem ser complexos devido a crescente modificação de origem antrópica (ALBUQUERQUE et al., 2012, LOPES et al., 2012). Sendo assim, é importante avaliar como as espécies irão responder as variações na luminosidade que possam vir a ser intensificadas pelas mudanças climáticas previstas e aumento das ações antrópicas. As respostas à tolerância luminosa das espécies herbáceas evidenciam aquelas com potencial de suportar altos níveis de luminosidade que possam inclusive, serem utilizadas em projetos de regeneração natural de áreas perturbadas (CECON et al., 2006,GAJEGO et al., 2001).

Buscando compreender a influência dos diferentes níveis de disponibilidade de luz no crescimento e reprodução de herbáceas de florestas tropicais secas, nosso estudo utiliza como modelo à herbácea *Talinum triangulare* (Jacq.) Will para responder as seguintes questões: o aumento no nível de sombreamento proporciona redução no crescimento vegetativo e menor acúmulo de biomassa do vegetal? Aumento do nível de sombreamento retarda e reduz a produção de flores, frutos e sementes?

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Respostas ecofisiológicas de espécies vegetais a luminosidade

A ecofisiologia é uma ciência que integra conhecimentos sobre processos ecológicos, morfológicos, fisiológicos, genéticos, químicos e físicos avaliados pelas respostas comportamentais das plantas em função das mudanças dos fatores ambientais (LAMBERS et al., 1998, LARCHER 2000). Estas respostas refletem de acordo com os níveis de estresse bióticos e abióticos, aos quais as plantas estão sujeitas durante o seu ciclo de vida (ARAÚJO, 2005). Conhecer a ecofisiologia das plantas é importante para o desenvolvimento de práticas de manejo. Em regiões de Caatinga um manejo

consistente é importante, visto que, o clima é um fator de forte influência para as condições de sobrevivência das plantas nessa região (ARAÚJO et al., 2007).

Em resposta as condições ambientais as plantas apresentam mecanismos fisiológicos eficientes que permitem tolerar a curto ou longo prazo os fatores de estresse do ambiente como o excesso de luz, temperaturas extremas e escassez de água, estas regulam a condutância estomática e ajustam o aparato fotossintético para absorção adequada, transferência e utilização da energia disponível (TAIZ; ZEIGER, 2004, OELZE et al., 2012). Especificamente, o aparato fotossintético das plantas é sensível às alterações de luz do ambiente, no que diz respeito à quantidade e qualidade da radiação incidente (MURCHIE ; HORTON, 1997). O regime luminoso influencia diretamente na dinâmica da população vegetal e, além de fonte de energia para a planta, sua intensidade influencia fortemente a fotossíntese, já que pode atuar como fator de estresse em excesso, gerando efeito destrutivo (ORT, 2001). Quando em excesso, a luz absorvida pelos organismos fotossintetizantes além da sua capacidade fotossintética, pode desencadear uma condição de estresse conhecida como fotoinibição, processo definido como a inibição da fotossíntese pelo excesso de luz (ADIR et al., 2003). Alguns autores sugerem que espécies tolerantes à sombra são mais susceptíveis à fotoinibição e se recuperam em menor extensão que as espécies pioneiras ou dependentes de luz (LOVELOCK et al., 1998, KRAUSE et al., 2001). Segundo ZHAO et al., (2012) o sombreamento afeta a fisiologia da planta, sendo que as mesmas apresentam maior conteúdo de clorofila. O maior acúmulo de clorofila em elevados níveis de sombreamento se deve a compensação da planta a menor quantidade de radiação disponível (DAI et al., 2009).

Além das respostas fisiológicas em suas características bioquímicas supracitadas diante das modificações nos níveis de luminosidade, podem condicionar diferentes respostas no crescimento das plantas (PRIDER; FACELLI 2004). Nas florestas secas, as herbáceas diante da variação na disponibilidade de luz, podem ter um melhor desenvolvimento e estabelecimento em áreas mais sombreadas abaixo do dossel das árvores (GROUZIS; AKPO 1997, BELSKY, 1992, RIGINOS et al., 2009) ou melhor desenvolvimento em áreas mais abertas onde ocorre aumento da intensidade de luz (ARAÚJO, 2005, SILVA et al., 2009, ANDRADE et al., 2015). Como exemplo, em florestas de caatinga, as herbáceas *Delilia biflora* (L.) e *Graphena vaga* Mart. apresentaram maior altura nas populações que estavam entre dossel com intensidade de luz direta no solo, porém a espécie *Pseudabutilon spicatum* (kunth) não apresentou

diferenças na altura para o dois microhabitates sob o dossel das árvores ambiente mais sombreado e entre copas (ANDRADE et al., 2015). A eficiência do crescimento relatada pode estar relacionada à habilidade de ajuste das plantas, podendo tolerar ou não as variações de intensidade luminosa existente no interior destas florestas (LARCHER, 2000, TAIZ; ZEIGER, 2004)

As espécies vegetais quando submetidas a baixa intensidade luminosa tendem a aumentar a área foliar sendo esta resposta como maneira de compensar a redução da luminosidade, aumentando assim a superfície de contato e maior absorção da luz (POORTER, 2009, ZHAO et al., 2012). Fato este observado em florestas úmidas onde o dossel reduz a quantidade de luz que chega ao solo fazendo com que as plantas do sub bosque aumentem a área foliar para investir em crescimento. (KLICH, 2000, POORTER, 2009). Em condições de alta luminosidade as plantas podem apresentar outras habilidades de ajustes, expressando em alterações anatômicas foliares, tais como o espessamento da cutícula como observado na espécie lenhosa *Calophyllum brasiliense*, que é uma característica que confere uma proteção extra contra a ação da radiação solar (ALQUINI et al., 2003).

Existe uma tendência de aumento da biomassa das plantas submetidas a maiores índices de luminosidade. O efeito pode ocorrer em espécies lenhosas, assim como verificado no estudo com *Amburana cearenses* (Allemao) A.C. Smith, onde a mesma apresentou maior índice de biomassa exposta a pleno sol, concentrando maior proporção desta biomassa no sistema radicular (RAMOS et al., 2004). Na espécie arbustiva *Lippia citriodora* Lam. foi registrada maior produção da matéria seca total em espécimes cultivadas a pleno sol e menor média dessa taxa nas plantas submetidas a 25% e 50% de sombreamento (GOMES et al., 2009). No caso de espécies herbáceas segundo PERINI et al., (2011) o sombreamento proporcionou redução nos valores das variáveis: massa fresca, massa seca, em *Cymbopogon nardus* L.; Segundo VENTRELLA e MING (2000), relataram que ocorreu um aumento na taxa fotossintética da herbácea *Lippia alba*, em maiores índices de luminosidade ocorrendo maior produção de carboidrato e teor de massa seca.

Todos os relatos encontrados nos estudos acima mostram que a luz é um dos fatores abióticos de grande percentual de influência no crescimento das plantas, porém este efeito é complexo e pouco relatado para espécies de ambientes secos. O estudo dos efeitos do sombreamento sobre a planta é importante para entender as respostas morfológicas, fisiológicas e reprodutivas que a planta desenvolve para ajustar-se a

ambientes com diferentes índices de luminosidade, e compreender a tolerância luminosa que espécies nativas podem apresentar quando submetidas ao estresse luminoso. Assim, para uma melhor compreensão dos trade-off (relação de custo e benefício) que ocorrem nas florestas, devido as alterações das condições dos níveis de sombreamento que cada vez, tornam-se mais frequentes em função das ações antrópicas, sejam elas de subsistência e ou de comercialização (coleta de recursos de florestais madeireiros, corte da vegetação nativa para estabelecimento de atividades agropastoris, etc.) (ARAÚJO et al., 2007, ALBUQUERQUE et al., 2012).

2.2. Influência das variações de luminosidade na sobrevivência e estabelecimento das plantas de florestas tropicais secas

Em regiões semiáridas a incidência luminosa possui grande importância para o estabelecimento das espécies herbáceas e lenhosas, sendo a disponibilidade de água o fator crítico para sobrevivência das espécies nesses locais, o aumento da incidência direta de luz no solo pode promover um maior ressecamento no solo dessas regiões que já tendem a ser seco devido a heterogeneidade do regime de chuvas, podendo ocorrer estresse hídrico que afetará a sobrevivência e estabelecimento das espécies expostas a essa condição (CECON et al., 2006, ARAÚJO et al., 2007, MIRANDA et al., 2009, SILVA et al., 2015).

A desestruturação do dossel florestal dessas regiões, por causas antrópicas (corte de árvores) ou mesmo naturais (quedas de árvores), favorece o estabelecimento de espécies herbáceas e plântulas, que possuem capacidade de suportar maior disponibilidade de luz solar (ARAÚJO et al., 2008, ALVAREZ-AÑORVE et al., 2012). O extrato herbáceo nessas regiões promovem a proteção do solo contra erosões, a manutenção das condições térmicas, luminosas e de umidade no nível do solo, favorecendo, então, a formação de microhabitats propícios para espécies vegetais (PEREIRA et al., 2005, SANTOS, 2010). FEITOZA (2004) observou herbáceas em dois microhabitats em área de caatinga na Bahia e verificou que o sombreamento das plantas lenhosas provocou alterações na composição florística e na estrutura das populações das herbáceas sendo que nas áreas menos sombreadas havia um manto seco de herbáceas que possuía importância por favorecer a germinação e sobrevivência de plântulas arbóreas. Segundo VIEIRA e SCARIOT (2006), nas áreas abertas de regiões secas os tapetes formados por espécies herbáceas parecem amenizar o efeito da

dessecação de sementes e plântulas de espécies lenhosas, por atuar na manutenção da temperatura e umidade do solo. Dessa forma, a germinação de sementes e o início do estabelecimento de plântulas de lenhosas podem ser favorecidos pelo componente herbáceo.

O sombreamento arbóreo nessas regiões pode provocar diferentes condições microclimáticas abaixo de sua copa que pode provocar redução da evaporação e aumento da umidade no solo, fazendo com que nesses ambientes ocorram diferentes microhabitats que vão apresentar diferentes intensidades luminosas que serão de grande importância para o desenvolvimento e estabelecimento das espécies vegetais. (GROUZIS et al., 1991, ARAÚJO et al., 2008, ANDRADE et al., 2015).

Em duas áreas de caatinga em Pernambuco foi verificado que em área de solo sedimentar que possuía fisionomia arbustivo-arbórea aberta e de porte baixo com áreas de intensa penetração de luz, o sombreamento provocado pelas copas das árvores e serapilheira provocou aumento na altura e densidade das populações de herbáceas dessa região, já em área de solo cristalino onde a vegetação arbustivo-arbórea apresentava porte mais elevado onde as copas formam um dossel mais fechado e com menor penetração de luz, nos trechos que apresentavam uma abertura de dossel havia uma maior densidade de populações de herbáceas recobrando o solo. (SILVA et al., 2009). GOMEZ-APARICIO et al., (2005) na Espanha (ambiente seco), verificaram que a emergência das plântulas era maior sob o dossel das árvores e arbustos e as espécies estabelecidas nas áreas abertas apresentaram uma menor emergência e sobrevivência dos indivíduos. O aumento da produção do estrato herbáceo sob as copas de árvores pode ser também devido a uma resposta adaptativa de algumas espécies herbáceas sob condições de dossel. Segundo GROUZIS et al., (1991) em regiões áridas do Senegal o sombreamento provocado por espécies arbóreas apresenta importância para distribuição e riqueza das espécies herbáceas, e condições microclimáticas para o estabelecimento de plantas lenhosas nessas regiões.

Em ambientes de caatinga já foi observado menores densidades de populações de herbáceas em ambientes rochosos e ciliar, segundo autores a redução das populações nesses microhabitats possa ser pelo sombreamento provocado pelas lenhosas que tornam o ambiente mais competitivo por luz, sendo que nesses ambientes a população das herbáceas é mais abundantes em áreas abertas (ARAÚJO et al., 2005, ANDRADE et al., 2007). Segundo ANDRADE (2015) observando populações de herbáceas na caatinga verificou que as mesmas possuíam maior número de indivíduos nas populações

que estavam nos microhabitantes entre copas onde os mesmos recebiam maior intensidade de luz. Assim, o sucesso de projetos recuperação de áreas está diretamente ligado a ampla plasticidade fenotípica à luz das espécies a serem utilizadas, o que garante seu estabelecimento (LIMA et al., 2010). O estudo da luminosidade é fundamental para a avaliação do potencial dessas espécies em programas de revegetação, pois a disponibilidade de luz constitui um dos fatores abióticos mais importante para o seu desenvolvimento (GAJEGO et al., 2001). Além disso, evidenciar as respostas que as plantas apresentam as variações de luminosidade é também de fundamental importância para compreender os ajustes compensatórios que representam vantagens a sobrevivência, possibilitando, portanto, uma melhor compreensão da dinâmica de funcionamento das florestas.

Referências

- Adir, N.; Shochat, S.; Ohad, I. Photoinhibition: a historical perspective. *Photosynthesis Research*, v. 76, p. 343-376, 2003.
- Albuquerque, U.P., Araújo, E.L., Asfora-eldeir, A.C., Lima, A.L.A., Souto, A., Bezerra, B.M., Ferraz, E.M.N., Freire, E.M.X., Sampaio, E.V.S.B., Las-casas, F.M.G., Moura, G.J.B., Pereira, G.A., Melo, J.G., Ramos, M.A., Rodal, M.J.N., Schiel, N., Lyra-neves, R.M., Alves, R.R.N., Azevedo-junior, S.M., Telino J. W.R., Severi, W.(2012). Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. *The Scientific World Journal*, p.1-18. 2012.
- 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. *Ciência Rural*, v. 35, p. 62-68, 2005.
- Alquini, Y., Bona, C., Boeger, M.R.T., Costa, C.G., Barros, C.F. Epiderme. In: Appezzato, G.B., Carmello-Guerreiro, S.M. (Ed.). *Anatomia vegetal*. Viçosa: UFV, p.87-108, 2003.
- Alvarenga, A.A.D., Castro, E.M.D., Junior, L., Castro, É., 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, p.53-5, 2003.
- Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G.A., Avila-Cabadilla, L.D. e Gamon, J.A. Regeneração funcional e reflectância espectral de árvores durante a sucessão em um ecossistema de floresta seca tropical muito diversificada. *Jornal americano da botânica*, v. 99, p.816-826, 2012.

- Andrade J.R., Silva K.A., Santos J.M.F.F., Santos D.M., Guerra T.P., Araújo E.L. Influence of microhabitats on the performance of herbaceous species in areas of mature and secondary forest in the semiarid region of Brazil. *Revista de Biologia Tropical* v.63: p.357-368, 2015.
- Andrade, J. R. Dinâmica populacional de espécies herbáceas em áreas preservadas e antropizada da caatinga. *Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade Federal Rural de Pernambuco*, Recife. Pp. 63. 2012.
- Andrade, J.R.; Santos, J.M.F.F.; Lima, E.N.; Lopes, C.G.R.; Silva, K.A.; Araújo, E.L. Estudo populacional de *Panicum trichoides* Swart. (Poaceae) em uma área de Caatinga em Caruaru, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biociências*, v. 5, p. 858-860, 2007.
- Araújo, E. L. Estresses abióticos e bióticos como forças, modeladoras da dinâmica de populações vegetais da caatinga. In: Nogueira et al. *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. Recife: UFRPE, *Imprensa universitária*, p.500, 2005.
- Araújo, E.L., Castro, C.C., Albuquerque, U.P. Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants, Environment and People. *Functional ecology and communities*, v.1 p.15-28. 2007.
- Araújo, E.L., Nogueira, R.J.M. C., Silva, S. I., Silva, K.A., Santos, A.V.C., Santiago, G.A. Ecofisiologia de plantas da caatinga e implicações na dinâmica das populações e do ecossistema. *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos*, v.1, p.329-361, 2008.
- Belsky, A.J. Effects of trees on nutritional quality of understory gramineous forage in tropical savannas. *Tropical Grasslands*, v. 26, p.12-20, 1992.
- Carvalho, M.M., Freitas, P.V., Xavier, D. F. Início de florescimento, produção e valor nutritivo de gramíneas forrageiras tropicais sob condição de sombreamento natural. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.37, p. 717-722, 2002.
- Carvalho, N.O.S., Pelacani, C.R., Rodrigues, M.D.S., Crepaldi, I.C. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (MART.) BECC.) em diferentes níveis de luminosidade. *Revista Árvore*. v.30, p.351-357, 2006.
- Castelletti, C.H.M., Silva, J.M.C D., Tabarelli, M., Santos, A.M.M. Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. *Ecologia e conservação da caatinga*, p.777-796, 2003.
- Ceccon, E., Huante, P., Rincón, E. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v.49, p.305-312, 2006.

- Dai A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, v.3, p. 52-58, 2013.
- Dai, Y., Shen, Z., Liu, Y., Wang, L., Hannaway, D., Lu, H. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and experimental botany*, v. 65, p. 177-182, 2009.
- Dalmolin, A.C., Oliveira T.S.E., Almeida, B.C., ORTIZ, C.E.R. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. *Revista Brasileira de Biociências*, v.13, p, 41-48,2015.
- Dousseau, S., Alvarenga, A.A., Santos, M.O., Arantes, L.O. Influência de diferentes condições de sombreamento sobre o crescimento de *Tapirira guianensis* Alb. *Revista Brasileira de Biociências*. v.5, p.477-479, 2008.
- Falcão HM, Medeiros CD, Silva BLR, Sampaio EVSB, Almeida-Cortez JS, Santos MG Plasticidade fenotípica e estratégias ecofisiológicas em uma cronosequência de floresta seca tropical: caso de estudo com *Poincianella pyramidalis* . *Forest Ecol Manag* v.340,p. 62-69, 2015.
- Feitoza, M.O.M. Diversidade e caracterização fitossociológica do componente herbáceo em áreas de Caatinga no Nordeste do Brasil. *Dissertação (Mestrado em Botânica)* - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, p. 83, 2004.
- Gajego, E. B. Crescimento de plantas jovens de *Maclura tinctoria* e *Hymenaea courbaril* em diferentes condições de sombreamento In *Congresso Nacional de Fisiologia* .v. 8, p. 6-029, 2001.
- Gomes, P.A., Souza, M.F., Souza J.I.T., JUNIOR, W. G.O. C., Figueiredo, L. S., Martins, E.R. Influência do sombreamento na produção de biomassa, óleo essencial e quantidade de tricomas glandulares em cidrão (*Lippia citriodora* Lam.). *Biotemas*, v.22, p. 9-14, 2009.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J. M., Zamora, R. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology*, v. 93, p. 1194-1202, 2005.
- Grouzis, M.; Akpo, L.E. Influence of tree cover on herbaceous above- and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *Journal of Arid Environments*, v. 35, p.285- 296, 1997.
- Grouzis, M.; Nizinski, J.; Fournier, C. L'arbre et l'herbe du Sahel. Poster, IV^e Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, France, 1991.

- Holmgren, M., Gómez-Aparicio, L., Quero, J. L., Valladares, F. Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia*, v.169, p. 293-305, 2012.
- Klich MG .Variations of leaves in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environ Exp Bot* v. 44, p.171-183, 2000.
- Krause, G.H., Koroleva, O.Y., Dalling, J.W., Winter, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell & Environment*, v. 24, p. 1345-1352, 2001.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., Pons, T. L. Plant water relations . *Springer*. p. 154-209, 1998.
- Larcher, W. Ecofisiologia vegetal. *Rima*, 531pp. 2000.
- Lopes, C.G.R., Ferraz, E.M.N., Castro, C.C., Lima, E.N., Santos, J.M.F.F., Araújo, E.L. Forest succession and distance from preserved patches in the Brazilian semiarid region. *Forest Ecology and Management*, v. 271, p. 115-123, 2012.
- Lima, A.L.A., Sampaio, E.V.D.S.B., de Castro, C.C., Rodal, M.J.N., Antonino, A.C.D., Melo, A.L. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? *Trees (Berlin. Print)* v. 26, p. 1605-1616, 2012.
- Lima, M.A.O., Mielke, M.S., Lavinsky, A.O., França. S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. *Scientia Forestalis*, v.38, p. 527-534, 2010.
- Lovelock, C.E., Kursar, T.A., Skillman, J.B., Winter, K. Photoinhibition in tropical forest understorey species with short- and long-lived leaves. *Functional Ecology*, v.12, p.553-560, 1998.
- Miranda J.D., Padilla F.M., Pugnaire F.I. Response of a Mediterranean semiarid community to changing patterns of water supply. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 11, p. 255-266, 2009.
- Murchie, E.H., Horton, P. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: Chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment*, v. 20, p. 438-448, 1991.
- Oelze, M.L., Vogel, M.O., Alsharafa, K., Kahmann, U., Viehhauser A., Maurino, V.G., Dietz K.J. Efficient acclimation of the chloroplast antioxidant defence of *Arabidopsis thaliana* leaves in response to a 10- or 100-fold light increment and the possible

- involvement of retrograde signals. *Journal of Experimental Botany*, n. 63, p. 1297-1313, 2012.
- Oliveira, G.C., Vieira, W.L., Bertolli, S.C., Pacheco, A.C. Photosynthetic behavior, growth and essential oil production of *Melissa officinalis* L. cultivated under colored shade nets. *Chilean journal of agricultural research*, n.76, v.1, p. 123-128, 2016.
- Ort, D.R. When there is too much light. *Plant Physiology*, v. 125, p. 29-32. 2001.
- Perini, V.B.M., Castro, H.G., Cardoso, D.P., Lima, S.O., Aguiar, R.W.S., Momenté, V.G. Efeito da adubação e da luz na produção de biomassa do capim citronela. *Bioscience Journal*, v.27, p.924-929, 2011.
- Ramos, K.M.O., Felfili, J.M., Fagg, C.W., Sousa-Silva, J.C., Franco, A.C. Desenvolvimento inicial e repartição de biomassa de *Amburana cearensis* (Allemão) AC Smith, em diferentes condições de sombreamento. *Acta botânica brasílica*, v.2, p.351-358, 2004.
- Richardson A.D., Keenan T.F., Migliavacca M., Ryu Y., Sonnentag O., Toomey M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, v.169, p. 156-173, 2013.
- Riginos, C., Grace, J.B., Augustine, D.J., Young, T.P. Local versus landscape scale effects of savanna trees on grasses. *Journal of Ecology*, v. 97, p. 1337-1345, 2009.
- Santos, J.M.F.F. Diversidade e abundância interanual no componente herbáceo da caatinga: paralelos entre uma área preservada e uma área antropizada em regeneração natural. *Dissertação (Mestrado em Botânica)*. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. Pp. 77. 2010.
- Scalon, S.D.P., Mussury, R.M., Rigoni, M.R., Veraldo, F. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. *Revista árvore*, v.26, p. 1-5. 2002.
- Sesma, E.B., Demuner, V.G., Hebling, S.A. Efeito de diferentes níveis de sombreamento sobre o crescimento inicial de *Jatropha curcas* L. em casa de vegetação. *Natureza online*, v.7, p. 31-36, 2009.
- Silva, K.A., Araújo, E.L., Ferraz, E.M.N. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalina e bacia sedimentar, Petrolândia, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*. v. 23, p.100-110, 2009.
- Silva, K.A.; Andrade, J.R., Santos, J.M.F.F.D.; Lopes, C.G.R., Ferraz, E.M.N., Albuquerque, U.P., Araújo, E.L. Effect of temporal variation in precipitation on the

- demography of four herbaceous populations in a tropical dry forest area in Northeastern Brazil. *Revista de biología tropical*, v.63, p.903-914, 2015.
- Taiz, L., Zeiger, E. Fisiologia vegetal. Tradução de E.R. Santarém et al. 3.ed. Porto Alegre: Artmed, 720p. 2004.
- Takeno, K. Stress-induced flowering: the third category of flowering response. *Journal of Experimental Botany*, v.67, p.4925-4934, 2016.
- Valladares, F. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In *Progress in botany* (pp. 439-471). Springer Berlin Heidelberg, 2003.
- Valladares, F.; Niinemets, Ülo. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v.39, p.237-257,2008.
- Ventrella, M.C., Ming, L.C. Produção de matéria seca e óleo essencial em folhas de erva-cidreira sob diferentes níveis de sombreamento e épocas de colheita. *Horticultura Brasileira*, v. 18, p. 972-974, 2000.
- Vicente-Serrano S.M., Gouveia C., Camarero J.J., Beguería S., Trigo R., Lopez-Moreno J.L., Azorín-Molina C., Pasho E., Lorenzo-Lacruz J., Revuelto J., Morán-Tejeda E., Sanchez-Lorenzo A. Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.110, p.52-57, 2013.
- Vieira, D.L.M., Scariot, A. Principles of Natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*. v.14, p. 11-20, 2006.
- Zeppel, M.J.B., Wilks, J.V., Lewis, J.D. Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. *biogeosciences*,v. 11, p.3083-3093, 2014.
- Zhao, D. Hao, Z. Tao, J. Effect of Shade on Herbaceous Peony under High Temperature. *Plant physiology and biochemistry*, v.61, p.187-196, 2012.

Vegetative and reproductive responses of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. to shading

Elda Simone dos Santos Soares^{1*}; Bruno Ayron de Souza Aguiar¹; José Djalma de Souza¹; Júlia Arruda Simões¹; Josiene Maria Falcão Fraga dos Santos²; Danielle Melo dos Santos³; Elcida de Lima Araújo¹

¹ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em botânica, Rua Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil

² Universidade Estadual de Alagoas, Núcleo de Biologia, Rodovia Eduardo Alves da Silva, Km 3, Bairro Graciliano Ramos, Palmeira dos índios, Alagoas, Brasil

³ Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória (CAV), Rua Alto do Reservatório, s/n, Bela Vista, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brasil

*Corresponding author: eldasimony@hotmail.com

26 • Nossos resultados mostraram que as plantas submetidas ao tratamento de maior
27 luminosidade (TC) apresentaram maior altura, diâmetro, acúmulo de biomassa,
28 produção de folhas, flores, frutos e sementes. Não houve diferenças nas respostas
29 fenológicas vegetativas, apenas atrasos temporais nas fenofases reprodutiva.

30 • Aumento da intensidade luminosa favorece o crescimento e reprodução de *T.*
31 *triangulare*. Assim, esperamos que o desenvolvimento e estabelecimento desta espécie
32 sejam favorecidos nas florestas secas, que deverão receber maior incidência de luz
33 solar direta no solo, devido às mudanças climáticas projetadas para as regiões
34 semiáridas.

35 **Palavra-chave:** tolerância luminosa, respostas funcionais, caatinga, crescimento,
36 reprodução.

37 **Introdução**

38 Nas florestas tropicais, fatores como luz, temperatura e disponibilidade de água
39 regulam o crescimento vegetativo e reprodutivo das espécies vegetais (Ceccon *et al.*
40 2006, Miranda *et al.* 2009, Zeppel *et al.* 2014, Araujo *et al.* 2017, Díaz-Barradas *et al.*
41 2017). Dentre estes fatores, a luz contribui para o desenvolvimento das plantas,
42 desempenhando um papel relevante na síntese de compostos orgânicos no processo de
43 fotossíntese (Valladares 2003, Cavagnaro e Trione 2007, Dai *et al.* 2009).

44 Nas florestas tropicais secas pode ocorrer variação interanual nos totais de
45 precipitação (Araújo *et al.* 2007, Miranda *et al.* 2009, Albuquerque *et al.* 2012, Silva *et*
46 *al.* 2015), gerando uma variação interanual no tamanho das áreas foliares das copas das
47 plantas (Araújo *et al.* 2008) e, conseqüentemente, variação no sombreamento do solo.
48 Naturalmente, a sobreposição de copas das árvores nas florestas semiáridas é variável e
49 tende a ser baixa (Lopes *et al.*, 2012). Assim, as variações interanuais de precipitação
50 podem aumentar ainda mais a variação do sombreamento nestas florestas. O solo não

51 sombreado recebe altos índices de luminosidade, em consequência ressecam
52 rapidamente, gerando uma condição de estresse hídrico para as plantas (Prider e Facelli
53 2004, Araújo *et al.* 2007, Holmgren *et al.* 2012).

54 Em respostas as variações de intensidade luminosa e de disponibilidade de água as
55 plantas podem apresentar modificações em sua morfologia, anatomia, fisiologia e
56 fenologia (Alberti e Morellato 2008, Morellato *et al.* 2016, Díaz-Barradas *et al.* 2017).
57 Tais modificações podem representar estratégias de ajuste ao fator ambiental. Esses
58 ajustes são utilizados para inferir o grau de tolerância da espécie ao fator ambiental,
59 como a tolerância à baixa ou alta disponibilidade de luz (Valladares e Niinemets 2008).

60 Dependendo da espécie, as respostas vegetativas da planta à redução de
61 luminosidade podem ser: reduções na altura da planta, maior área foliar, redução no
62 número de folhas e mudanças no padrão de alocação de biomassa (Evans e Poorter
63 2001, Zhao *et al.* 2012). Já as respostas reprodutivas podem ser: atrasos no processo de
64 floração e frutificação (Lugassi-Ben-Hamo *et al.* 2010, Cai 2011, Takeno 2016) e
65 reduções na quantidade de frutos e sementes produzidos (Meekins e Mccarthy 2000,
66 Alberti e Morellato 2008, Cai 2011).

67 Os modelos preditivos de mudanças climáticas apontam para uma a redução do
68 total de chuva nos ambientes semiáridos (Miranda *et al.* 2009, Richardson *et al.* 2013,
69 Vicente-Serrano *et al.* 2013, Dai 2013, Zeppel *et al.* 2014). Tal predição nos faz esperar
70 maior redução no sombreamento no interior das florestas. Dependendo da sobreposição das
71 copas, talvez sejam gerados mosaicos microclimáticos de intensidade luminosa, os
72 quais podem ser ainda mais complexos devido a crescente modificação de origem
73 antrópica que ocorrem nas florestas semiáridas (Alvarez-Anörve *et al.* 2012, Lopes *et*
74 *al.* 2012, Albuquerque *et al.* 2017).

75 Assim, evidenciar as respostas dadas pelas plantas as variações de luminosidade
76 torna-se importante para uma melhor compreensão do funcionamento das florestas secas
77 semiáridas, como as da vegetação de caatinga que apresentam elevada riqueza de
78 espécies herbáceas, muitas delas positivamente favorecidas pela disponibilidade de luz
79 (Cecon *et al.*, 2006, Andrade *et al.* 2015). Admitindo que o aumento na disponibilidade
80 de luz em florestas sazonalmente secas desencadeia maior crescimento vegetativo e
81 reprodutivo de herbáceas, neste estudo nós utilizamos *Talinum triangulare* como
82 modelo para responder as seguintes questões: o aumento no nível de sombreamento
83 proporciona redução no crescimento vegetativo e menor acúmulo de biomassa do
84 vegetal? Aumento do nível de sombreamento retarda e reduz a produção de flores,
85 frutos e sementes?

86

87 **Material e Métodos**

88 **Espécie selecionada**

89 A espécie *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. (Talinaceae) foi selecionada por ser
90 uma herbácea que possui potencial forrageiro e econômico e por formar populações de
91 tamanho considerável na vegetação da caatinga, que ocupa maior parte da região
92 semiárida do nordeste do Brasil (Santos *et al.* 2010; Santos *et al.* 2013). *T. triangulare*
93 é uma geófita que apresenta suculência foliar e caulinar e raízes que armazenam
94 nutrientes, sua reprodução pode ser cruzada ou por autopolinização, sendo considerada
95 autógama facultativa, com dispersão barocórica (Landrum *et al.* 2002, Wood *et al.*
96 2013).

97 **Instalação do experimento**

98 As sementes de *T. triangulare* foram coletadas na vegetação de caatinga do
99 Instituto Agrônomo de Pesquisa - IPA (8°14'18" S, 35°55'20" W, 535 m asl), situado

100 no município de Caruaru-PE, onde a espécie forma uma população abundante (Santos *et*
101 *al.* 2013). As sementes foram coletadas de diferentes indivíduos durante a estação
102 chuvosa que, nesta área, geralmente ocorre entre março e agosto. No total, foram
103 selecionadas 400 sementes, seguindo as recomendações e especificações contidas nas
104 Regras para Análise de Sementes - RAS (Brasil 2009). Tais sementes foram
105 higienizadas, com hipoclorito de sódio a 2,5% e submetidas ao tratamento pré-
106 germinativo de escarificação química em ácido sulfúrico a 10% (H₂SO₄) por 10
107 minutos e embebição em água por 24 horas. Posteriormente, as sementes foram
108 colocadas para germinar em placa de Petri, contendo papel filtro com algodão
109 previamente umedecido. As placas foram mantidas em câmara de germinação BOD, à
110 25°C de temperatura, com fotoperíodo de 24 horas. Uma semana depois da germinação,
111 foram selecionadas 180 plântulas, com aspectos saudáveis. As plântulas foram
112 cuidadosamente transferidas para sacos de polietileno, devidamente enumerados,
113 contendo 2 kg de solo, coletado do mesmo local de coleta das sementes. O solo foi
114 previamente autoclavado para evitar a germinação de outras espécies e, conseqüente,
115 competição por água e nutrientes. A capacidade de retenção de água dos 2 Kg de solo,
116 que equivale a capacidade de pote do solo (CP), foi determinada antes do transplante
117 das mudas pelo método gravimétrico, proposta por Souza *et al.* (2000).

118 Os sacos de polietileno contendo as plântulas foram colocados em casa de
119 vegetação e foram irrigados diariamente até 100% da CP durante 15 dias para
120 aclimatação das jovens plantas. No 16º dia, 120 plantas foram selecionadas entre as 180
121 e submetidas a quatro tratamentos de sombreamento: TC: pleno sol (controle); T30:
122 30%; T50: 50% e T70: 70% de sombreamento, com 30 repetições por tratamento. Para
123 obtenção desses percentuais de sombreamento foi construído “viveiros” de 2,5 de
124 comprimento por 3 metros de largura e 2 metros de altura, com canos de pvc e telas

125 sombreadoras de polietileno preto (Sombrite®), referente a cada percentual de
126 sombreamento. No tratamento controle as plantas foram mantidas a pleno sol. Durante o
127 período de monitoramento as plantas foram irrigadas diariamente e os vasos mantidos
128 em 100% da CP para evitar estresse hídrico que poderia ocorrer em função do
129 percentual de incidência luminosa. O experimento foi monitorado por um período de
130 seis meses.

131 **Coleta de dados**

132 Semanalmente, durante seis meses, o crescimento das 120 plantas em altura (do
133 colo da planta até o ápice caulinar) e em diâmetro foram medidos, com auxílio de fita
134 métrica e paquímetro digital. Além disso, foi contabilizado o número de folhas
135 produzidas de cada planta por tratamento. Ao final do experimento foi selecionada uma
136 folha completamente expandida por indivíduo, estas foram digitalizadas para
137 mensuração da área foliar, com o auxílio do programa Image pro plus 7.0.

138 A ocorrência (presença = 1; ausência = 0) das fenofases vegetativas (brotamento,
139 senescência e abscisão foliar) foram registradas semanalmente e das fenofases
140 reprodutivas (floração e frutificação) foram registradas diariamente, com objetivo de
141 aferir o índice de atividade fenológica. Segundo Benke e Morellato (2002) este índice
142 representa o percentual de plantas que estão manifestando simultaneamente os eventos
143 fenológicos, possibilitando aferir a sincronia das populações.

144 A partir do início da floração foi contabilizado diariamente as flores e frutos
145 produzidos por planta. A produção total de sementes foi estimada a partir da contagem
146 do número de sementes de 60 frutos por tratamento, selecionados ao acaso. Além disso,
147 utilizando os valores da produção foi estimada a razão fruto/flor (Fr/FI) e
148 sementes/frutos (S/Fr) em cada tratamento.

149 Ao final do experimento, as partes de cada planta (folhas, caule e raiz) foram
150 separadas, acondicionadas em sacos de papel e levadas à estufa de circulação de ar
151 forçada a 65 °C até atingir peso constante para determinação do peso da matéria seca
152 das folhas (MSF), dos caules (MSC), das raízes (MSR) e da matéria seca total (MST) de
153 cada tratamento.

154 **Análise de dados**

155 As diferenças nas variações morfométricas da altura, diâmetro, área foliar,
156 produção acumulada de folhas, biomassa, produção de flores, frutos e sementes, bem
157 como o percentual explicativo dos tratamentos de sombreamento sobre as variações
158 morfométricas, foram avaliadas pela análise de GLM, incorporando um ANOVA e teste
159 *tukey* (F) a *posteriori*, utilizando Statistica 7.0. Para as análises das séries temporais
160 fenológicas foi utilizada a estatística circular para avaliar: a uniformidade do evento
161 fenológico dentro dos 6 meses de estudo pelo teste Rayleigh - Z; o período de maior
162 atividade de uma fenofase específica através do comprimento do vetor médio (r) e o
163 ângulo médio – μ e as diferenças entre os tratamentos pelo teste de Watson Williams -
164 teste F. A análise de estatística circular foi realizada utilizando o programa Oriana 4.0
165 (Morellato *et al.* 2010).

166

167 **Resultados**

168 **Atributos vegetativos**

169 Reduções nos níveis de luminosidade possuem poder explicativo com amplitude
170 de 11% a 59% para os atributos vegetativos. Os resultados mostraram que houve
171 diferenças estatísticas para todos os atributos vegetativos de *Talinum triangulare* entre
172 os tratamentos de sombreamento ($p < 0,001$) (tabela 1). As plantas submetidas ao maior
173 percentual de luminosidade (controle - TC) apresentaram maior altura ($p < 0,05$) em

174 relação aos demais tratamentos (T30, T50, T70) de sombreamento, que por sua vez, não
175 apresentaram diferenças significativas ($p>0,05$). As plantas apresentaram redução no
176 diâmetro conforme o aumento do percentual de sombreamento, sendo os menores em
177 T50 e T70. A área foliar das plantas entre os tratamentos de sombreamento foram
178 significativamente maiores que a área foliar das plantas do tratamento controle (figura
179 1).

180 O número acumulado de folhas foi maior em TC e menor em T30 e T70 (figura
181 3). Houve diferenças significativas entre os tratamentos de sombreamento na alocação
182 de biomassa total das plantas ($p<0,001$), biomassa das folhas ($p<0,001$), biomassa do
183 caule ($p<0,001$) e biomassa da raiz ($p<0,001$) (tabela 1). As plantas controle (TC)
184 apresentaram maior produção de massa seca nas folhas, caule e raiz em relação aos
185 demais tratamentos ($p<0,001$), os quais não apresentaram diferenças significativas
186 ($p>0,05$) (figura 2).

187 **Atributos reprodutivos**

188 Para os atributos reprodutivos reduções nos níveis de luminosidade possuem
189 poder explicativo com amplitude de 41% a 54%. Houve diferença significativa na
190 produção de flores ($p<0,05$), produção de frutos ($p<0,05$), produção de sementes
191 ($p<0,05$) entre os tratamentos de sombreamento (tabela 1). Contudo, não foi verificado
192 diferenças nas respostas quantitativas reprodutivas entre T50 e T70 ($p>0,05$) (figura 1).
193 A produção de flores, frutos e sementes reduziu com o aumento do sombreamento
194 (tabela 2). As razões S/Fr, ou seja, a média de sementes produzidas por fruto foi de 65,
195 66, 68 e 71 para os tratamentos TC, T30, T50 e T70, respectivamente. As razões Fr/FI
196 foram elevadas em todos os tratamentos (TC=0,82; T30=0,81; T50=0,91; T70=0,98),
197 significando que a maioria das flores era fecundada e formava fruto.

198 **Fenologia vegetativa e reprodutiva**

199 Para as séries temporais fenológicas o sombreamento possui poder explicativo
200 apenas para as fenofases reprodutivas (floração: 11%; frutificação: 22%), sem
201 influências significativas nas fenofases vegetativas (tabela 1). As respostas fenológicas
202 reprodutivas apresentaram sazonalidade, alta atividade e sincronismo para floração
203 (teste Z, $p < 0,001$; $r = 0,4$) e frutificação (teste Z, $p < 0,001$; $r = 0,5$) em todos os
204 tratamentos, chegando a cerca de 100% de indivíduos manifestando as fenofases. Os
205 resultados encontrados mostraram que, em relação ao tratamento controle, *T.*
206 *triangulare* apresentou atraso temporal no início de sua floração, sendo este de 7 dias
207 em condições de 30% de sombreamento, 13 dias em 50% e de 15 dias no tratamento de
208 maior sombreamento (70%). Conseqüentemente, houve atraso temporal na frutificação,
209 sendo este de 9 dias nos tratamentos de 30% e 50% e de 15 dias no de 70% de
210 sombreamento. As análises circulares mostraram que dentro de um mesmo tratamento,
211 as plantas sincronizaram suas fenofases reprodutivas, mas comparando entre os
212 tratamentos, apenas T50 e T70 apresentaram sincronia para floração e frutificação (teste
213 F, $p < 0,05$) (figura 4), mostrando que o estímulo do sombreamento modifica o tempo de
214 ocorrência do evento, com maior atraso temporal para o maior percentual de
215 sombreamento.

216 Em relação às fenofases vegetativas, todos os tratamentos se mantiveram brotando
217 com baixa sazonalidade (teste Z, $p > 0,05$; $r = 0,1$) durante o período de experimento,
218 apresentando alta sincronia chegando a 100% dos indivíduos. No entanto, houve uma
219 queda sincrônica na brotação, a partir da 13ª semana em todos os tratamentos, chegando
220 a 33 % em TC, 31% em T30, 25% em T50 e 22% em T70. A senescência foliar foi
221 sazonal ($p < 0,001$; $r = 0,7$) e iniciou-se na 12ª semana em TC e T30 e na 14ª semana em
222 T50 e T70. Os maiores índices de atividade e alta sincronia para senescência foliar
223 estiveram presentes no TC(100%; $\mu = 270,9^\circ$), T30 (86%; $\mu = 270,6^\circ$) e T50 (61%; $\mu =$

224 281°), apresentando baixa sincronia apenas em T70 (57%; $\mu= 278,3^\circ$). A abscisão foliar
225 iniciou-se a partir da 13ª semana em TC e T30, na 16ª em T70 e na 18ª para T50,
226 mantendo-se a tendência de sincronia da senescência foliar para TC (100%; $\mu= 271,5^\circ$),
227 T30 (93%; $264,4^\circ$), T50(61%; $\mu= 288,5^\circ$) e T70 (43%; $\mu= 272,4^\circ$) (figura 4).

228

229 **Discussão**

230 Nossos resultados mostraram que as condições de maior disponibilidade de luz,
231 ou seja, em pleno sol, proporcionaram melhor crescimento vegetativo em *T.*
232 *triangulare*, com maiores valores em altura, diâmetro e produção de folhas,
233 confirmando relatos prévios para outras espécies (Cavagnaro e Trione 2007, Lugassi-
234 Ben-Hamo *et al.*, 2010, Zhao *et al.* 2012, Andrade *et al.* 2015).

235 O aumento da área foliar é uma resposta esperada em condições de
236 sombreamento. Tamanhos menores de área foliar em condições de elevada irradiância
237 representa um mecanismo para evitar perda excessiva de água, bem como para evitar a
238 fotoxidação de alguns compostos orgânicos (Praider e Facelli 2004, Valladares e
239 Niinemets 2008, Poorter, 2009). Já a resposta de aumento da área foliar com o aumento
240 do sombreamento favorece a captura de luz (Cai 2011, Zhao *et al.* 2012, Abraham *et al.*
241 2014).

242 O aumento da produção de folhas nas condições de pleno sol foi uma resposta de
243 ajuste, possivelmente voltada a compensar os menores tamanhos de área foliar da
244 planta, o que também ocorre em outras espécies (Meekins e Mccarthy 2000, Valadão *et*
245 *al.* 2014). O aumento na produção de folhas resulta no aumento da área fotossintetizante
246 da planta, o que possivelmente favoreça a produção de fotoassimilados que serão
247 utilizados para o aumento em altura e em diâmetro (Elemans 2004, Prider e Facelli

248 2004, Zhao *et al.* 2012), justificando o maior crescimento da planta na condição de
249 pleno sol.

250 As alterações morfométricas que registramos em *T. triangulare* nas condições de
251 sombreamento são ajustes a disponibilidade de luz. Todavia, embora as respostas
252 funcionais morfométricas tenham favorecido a sobrevivência da herbácea, estas não
253 foram suficientes para compensar o efeito limitante da redução da luminosidade sobre a
254 reprodução e crescimento da planta, pois todas tiveram menor crescimento e menor
255 produtividade nas condições de sombreamento.

256 A produção de biomassa de *T. triangulare* foi maior na condição de pleno sol,
257 como registrado para outras herbáceas (Routir e Lapointe 2002, Elemans 2004, Lugassi-
258 Ben-Hamo *et al.*, 2010, Zhao *et al.* 2012), com destaque para caules e folhas. A alocação
259 preferencial de recursos da planta para seu sistema aéreo pode ser limitada e revertida
260 para as raízes em condição de estresse de água e de nutrientes (Poorter *et al.* 2012,
261 Prider e Facelli. 2004). Contudo, neste estudo as plantas de todos os tratamentos não
262 sofreram estresse hídrico. Logo, os nossos achados mostram que a redução da
263 disponibilidade de luz reduz a biomassa total da planta, mas não modifica o fato do
264 sistema aéreo concentrar maior quantidade de biomassa. Em adição, os menores valores
265 de produtividade de flores e frutos em *T. triangulare* indicam que o sombreamento
266 representa uma condição sub ótima para a reprodução e, conseqüentemente, para
267 produção de sementes que renovam o estoque do banco do solo.

268 No geral, a luminosidade pode antecipar, retardar ou inibir o período de floração e
269 frutificação, assim como pode reduzir ou aumentar a produção de flores e frutos,
270 dependendo das características biológicas de cada espécie e interações com outros
271 fatores ambientais envolvidos (Carvalho *et al.* 2002, Dai *et al.* 2009, Lugassi-Ben-
272 Hamo *et al.*, 2010, McKinney e Goodell 2010, Zhao *et al.* 2012, Takeno 2016). Em

273 condições de pleno sol, algumas espécies herbáceas antecipam sua floração e tendem a
274 ter uma maior produção de flores, frutos e sementes (Meekins e Mccarthy 2000, Cai
275 2011, McKinney e Goodell 2010, Andrade *et al.* 2015).

276 No nosso estudo, as respostas reprodutivas de *T. triangulare* as alterações da
277 luminosidade foram: o atraso no tempo de expressão das fenofases nas condições de
278 sombreamento, porém sem aumento no período de duração das mesmas e com antese
279 mantida no mesmo horário. Em adição, registramos redução na produção de flores,
280 frutos e sementes nas condições de sombreamento, mas com maior número de sementes
281 por fruto, resultando em razões fruto/flor e médias de sementes por fruto maiores e
282 crescentes à medida que se aumentava o percentual de sombreamento.

283 Os achados sugerem que a maior duração da expressão das fenofases vegetativas
284 nas plantas submetidas ao sombreamento, possivelmente tenha ocorrido para que a
285 planta pudesse conseguir recursos suficientes para investir em sua reprodução, visto que
286 espécies que estão sobre sombreamento apresentam menor taxa fotossintéticas,
287 reduzindo a respiração e diminuindo o ganho de carbono (Prider e Facelli 2004, Poorter
288 2009). Além disso, o direcionamento dos recursos para aumentar o número médio de
289 sementes por fruto, talvez ocorra para tentar reduzir o efeito negativo do sombreamento
290 na produção de sementes, embora tal estratégia não supere o efeito limitante da redução
291 da disponibilidade de luz na produção total de sementes.

292 Em síntese, nossos resultados mostram que *T. triangulare* apresenta melhor
293 desempenho em condição de pleno sol, embora também tenha ajustes para sobreviver e
294 se reproduzir na presença do sombreamento. Tal habilidade é conferida por variações no
295 tamanho de suas estruturas vegetativas e na maior produção de folhas, flores, frutos e
296 sementes.

297 Em adição, considerando existir uma expectativa futura de mudanças climáticas,
298 com aumento de secas nas florestas semiáridas (Richardson *et al.* 2013, Dai 2013) e,
299 possivelmente, com aumento de incidência da luz sobre o solo devido a redução das
300 áreas foliares das copas das plantas em anos mais secos (Araújo *et al.* 2008), sugerimos
301 ser possível que as espécies herbáceas tolerantes a luz tornem-se mais frequentes na
302 cobertura herbácea dos solos, talvez aumentando o tamanho da mancha de vegetação
303 herbácea nas florestas seca, como as de caatinga. Todavia, são necessários estudos em
304 condições de campo, com um maior número de espécies e que monitorem uma
305 sequência consecutiva de anos, para confirmar essa expectativa e avaliar sua
306 importância para o funcionamento das florestas.

307

308 **Agradecimentos**

309 A Estação da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA pelo apoio
310 logístico. A CAPES, CNPq e FACEPE pelo apoio financeiro e pelas bolsas concedidos.
311 A todos estagiários do Laboratório de Ecologia Vegetal de Ecossistemas Naturais –
312 LEVEN pelo auxílio na coleta de dados.

313

314 **Referências**

315 Abraham E.M., Kyriazopoulos A.P., Parissi Z.M. (2014) Growth, dry matter
316 production, phenotypic plasticity, and nutritive value of three natural populations of
317 *Dactylis glomerata* L. under various shading treatments. *Agroforestry systems*, **88**,
318 287-299.

319 Alberti, L.F., Morellato, L.P.C. (2008) Influência da abertura de trilhas antrópicas e
320 clareiras naturais na fenologia reprodutiva de *Gymnanthes concolor* (Spreng.) Müll.
321 Arg.(Euphorbiaceae). *Brazilian Journal of Botany*, 53-59.

322 Albuquerque, U.P., Araújo, E.L, Castro,C.C., Alves, R.R.N. (2017) People and Natural
323 Resources in the Caatinga. Caatinga. 1ed.: Springer International Publishing, In:
324 Silva J., Leal I., Tabarelli M. (eds) Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest
325 Region in South America. Springer, Cham. 303-333.

326 Albuquerque, U.P., Araújo, E.L., Asfora-eldeir, A.C., Lima, A.L.A., Souto, A., Bezerra,
327 B.M., Ferraz, E.M.N., Freire, E.M.X.,Sampaio, E.V.S.B., Las-casas, F.M.G., Moura,
328 G.J.B., Pereira, G.A., Melo, J.G., Ramos, M.A., Rodal, M.J.N., Schiel, N., Lyra-
329 neves, R.M., Alves, R.R.N., Azevedo-junior, S.M., Telino J. W.R., Severi, W. (2012)
330 Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest.
331 *The Scientific World Journal*, **2012**, 1-18.

332 Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G.A., Avila-Cabadilla, L.D.,
333 Gamon, J.A. (2012) Regeneração funcional e reflectância espectral de árvores
334 durante a sucessão em um ecossistema de floresta seca tropical muito
335 diversificada. *Jornal americano da botânica* , **99**, 816-826.

336 Andrade J.R., Silva K.A., Santos J.M.F.F., Santos D.M., Guerra T.P., Araújo E.L.
337 (2015) Influence of microhabitats on the performance of herbaceous species in areas
338 of mature and secondary forest in the semiarid region of Brazil. *Revista de Biologia*
339 *Tropical*, **63**, 357-368.

340 Araújo E.L., Castro C.C., Albuquerque U.P. (2007) Dynamics of Brazilian Caatinga –
341 A Review Concerning the Plants, Environment and People. *Functional ecology and*
342 *communities*, **1**, 15-28.

343 Araujo V.K.R., Santos J.M.F.F., Araújo E.L., Pimentel R.M.M., Silva K.A. (2017)
344 Influence of leaf morphometric variations on the growth of seedlings and juveniles of
345 woody species in a semiarid environment. *Revista Brasileira de Botânica*, **5**, 18-10.

- 346 Araújo, E.L., Nogueira, R.J.M. C., Silva, S. I., Silva, K.A., Santos, A.V.C., Santiago,
347 G.A. (2008) Ecofisiologia de plantas da caatinga e implicações na dinâmica das
348 populações e do ecossistema. *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-*
349 *fisiológicos em ecossistemas nordestinos*, **1**, 329-361.
- 350 Bencke C.S., Morellato L.P.C. (2002) Estudo comparativo da fenologia de nove
351 espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista*
352 *Brasileira de Botânica*, **25**, 237-248.
- 353 Brasil (2009) Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Regras para análise
354 de sementes / Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de
355 Defesa Agropecuária. – Brasília: Mapa/ACS, 399 pp.
- 356 Cai Z.Q. (2011) Shade delayed flowering and decreased photosynthesis, growth and
357 yield of Sacha Inchi (*Plukenetia volubilis*) plants. *Industrial Crops and Products*, **34**,
358 1235-1237.
- 359 Carvalho, M.M., Freitas, P.V., Xavier, D. F. (2002) Início de florescimento, produção e
360 valor nutritivo de gramíneas forrageiras tropicais sob condição de sombreamento
361 natural. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **37**, 717-722.
- 362 Cavagnaro, J.B., Trione, S.O. (2007) Physiological, morphological and biochemical
363 responses to shade of *Trichloris crinita*, a forage grass from the arid zone of
364 Argentina. *Journal of Arid Environments*, **68**, 337-347.
- 365 Ceccon, E., Huante, P., Rincón, E. (2006) Abiotic factors influencing tropical dry
366 forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **49**, 305-312.
- 367 Dai A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models.
368 *Nature Climate Change*, **3**, 52-58.
- 369 Dai, Y., Shen, Z., Liu, Y., Wang, L., Hannaway, D., Lu, H. (2009) Effects of shade
370 treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll

371 content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and experimental*
372 *botany*, **65**, 177-182.

373 Díaz-Barradas, M. C., Zunzunegui, M., Alvarez-Cansino, L., Esquivias, M. P., Valera,
374 J., Rodríguez, H. (2017). How do Mediterranean shrub species cope with shade?
375 Ecophysiological response to different light intensities. *Plant Biology*.

376 Elemans M. (2004) Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. *Acta*
377 *oecologica*, **26**, 197-202.

378 Evans J.R., Poorter H. (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance:
379 the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing
380 carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, **24**, 755-767.

381 Holmgren, M., Gómez-Aparicio, L., Quero, J. L., Valladares, F. (2012) Non-linear
382 effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in
383 plant communities. *Oecologia*, **169**, 293-305.

384 Landrum J.V. (2002) Four succulent families and 40 million years of evolution and
385 adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell
386 us about their phylogeny? *Taxon*, **51**, 463-473.

387 Lopes, C.G.R., Ferraz, E.M.N., Castro, C.C., Lima, E.N., Santos, J.M.F.F., Araújo, E.L.
388 (2012) Forest succession and distance from preserved patches in the Brazilian
389 semiarid region. *Forest Ecology and Management*, **271**, 115-123.

390 Lugassi-Ben-Hamo, M., Kitron, M., Bustan, A., Zaccari, M. (2010) Effect of shade
391 regime on flower development, yield and quality in lisianthus. *Scientia*
392 *horticulturae*, **124**, 248-253.

393 McKinney, A.M., Goodell, K. (2010) Shading by invasive shrub reduces seed
394 production and pollinator services in a native herb. *Biological Invasions*, **12**, 2751-
395 2763.

396 Meekins, J. F., Mccarthy, B.C. (2000) Responses of the biennial forest herb *Alliaria*
397 *petiolata* to variation in population density, nutrient addition and light
398 availability. *Journal of Ecology*, **88**, 447-463.

399 Miranda J.D., Padilla F.M., Pugnaire F.I. (2009) Response of a Mediterranean semiarid
400 community to changing patterns of water supply. *Perspectives in Plant Ecology,*
401 *Evolution and Systematics*, **11**, 255-266.

402 Morellato, L.P.C., Alberti, L.F., Hudson, I.L. (2010) Applications of circular statistics
403 in plant phenology: a case studies approach. *Springer Netherlands*, 339-359.

404 Morellato, L.P.C., Alberton, B., Alvarado, S.T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M.
405 G.G., Mendoza, I. (2016) Linking plant phenology to conservation
406 biology. *Biological Conservation*, **195**, 60-72.

407 Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L. (2012)
408 Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific
409 variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**, 30-50.

410 Poorter, L. (2009) Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist
411 versus dry tropical forests. *New Phytologist*, **181**, 890-900.

412 Prider, J. N., Facelli, J. M. (2004) Interactive effects of drought and shade on three arid
413 zone chenopod shrubs with contrasting distributions in relation to tree
414 canopies. *Functional Ecology*, **18**, 67-76.

415 Richardson A.D., Keenan T.F., Migliavacca M., Ryu Y., Sonnentag O., Toomey M.
416 (2013) Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks
417 to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, **169**, 156-173.

418 Routhier, M., Lapointe, L. (2002) Impact of tree leaf phenology on growth rates and
419 reproduction in the spring flowering species *Trillium erectum* (Liliaceae). *American*
420 *Journal of Botany*, **89**, 500-505.

421 Santos J.M.F.F., Santos D.M., Lopes C.G.R., Silva K.A., Sampaio E.V.S.B., Araújo
422 E.L. (2013) Natural regeneration of the herbaceous community in a semiarid region
423 in Northeastern Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, **185**, 8287-8302.

424 Santos M.V.F.D., Lira M.D.A., Junior D., Batista J.C., Guim A., Mello A.C.L.D.,
425 Cunha M.V.D. (2010) Potential of Caatinga forage plants in ruminant feeding.
426 *Revista Brasileira de Zootecnia*, **39**, 204-215.

427 Santos, D.M., Silva, K.A., Albuquerque, U.P., Santos, J M.F.F., Lopes, C.G.R., Araújo,
428 E.L. (2013) Can spatial variation and inter-annual variation in precipitation explain
429 the seed density and species richness of the germinable soil seed bank in a tropical
430 dry forest in north-eastern Brazil? Flora-Morphology, Distribution. *Functional*
431 *Ecology of Plants*, **208**, 445-452.

432 Silva, K.A.; Andrade, J.R., Santos, J.M.F.F.D.; Lopes, C.G.R., Ferraz, E.M.N.,
433 Albuquerque, U.P., Araújo, E.L. (2015) Effect of temporal variation in precipitation
434 on the demography of four herbaceous populations in a tropical dry forest area in
435 Northeastern Brazil. *Revista de biología tropical*, **63**, 903-914.

436 Souza, C.C., Oliveira, F.A.D., Silva, I.D.F.D., Neto, A., Silva, M. (2000) Avaliação de
437 métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob
438 cultivo de algodoeiro herbáceo. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e*
439 *Ambiental*, **4**, 338-342.

440 Takeno, K. (2016) Stress-induced flowering: the third category of flowering response.
441 *Journal of Experimental Botany*, **67**, 4925-4934.

442 Valadão, M.B.X., Marimon J.B.H., Morandi, P.S., Reis, S.M., Oliveira, B.D., Oliveira,
443 E.A.D., Marimon, B.S. (2014) Initial development and biomass partitioning of
444 *Physocalymma scaberrimum* Pohl (Lythraceae) under different shading levels.
445 *Scientia Forestalis*, **42**, 129-139.

- 446 Valladares, F. (2003) Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species
447 coexistence and biodiversity. In Progress in botany. *Springer Berlin Heidelberg*.
448 439-471.
- 449 Valladares, F.; Niinemets, Ülo. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex
450 nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*,
451 **39**, 237-257.
- 452 Vicente-Serrano S.M., Gouveia C., Camarero J.J., Beguería S., Trigo R., Lopez-Moreno
453 J.L., Azorín-Molina C., Pasho E., Lorenzo-Lacruz J., Revuelto J., Morán-Tejeda E.,
454 Sanchez-Lorenzo A. (2013) Response of vegetation to drought time-scales across
455 global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 52-57.
- 456 Wood JR. (2013) Taxonomic revision of *Talinum* (Talinaceae) in Bolivia with a note on
457 the occurrence of *Phemeranthus* (Montiaceae). *Kew Bulletin*, **68**, 233-247.
- 458 Zeppel, M.J.B., Wilks, J.V., Lewis, J.D. (2014) Impacts of extreme precipitation and
459 seasonal changes in precipitation on plants. *Biogeosciences*, **11**, 3083-3093.
- 460 Zhao, D. Hao, Z. Tao, J. (2012) Effect of Shade on Herbaceous Peony under High
461 Temperature. *Plant physiology and biochemistry*, **61**, 187-196.

Tabela 1. Análise de GLM (modelo linear generalizado) mostrando a influência do sombreamento nos atributos vegetativos, reprodutivos e na fenologia de *Talinum triangulare* (DF: grau de liberdade; SS: soma dos quadrados; SST: soma dos quadrados total; Error: valor do erro; MS: Média dos quadrados; F: Teste Fisher; P: <0.05- diferenças significativas; R: Percentual explicativo).

	DF	SS	SST	Error	MS	F	P	R
Altura	3	334489,2	24192821	23858331	111496,4	13,42	0,00	0,11
Diâmetro	3	558,6	13733,0	13174,5	186,2	40,60	0,00	0,20
Área foliar	3	2714,8	10157,9	7443	904,9	14,10	0,00	0,51
Número de folhas	3	27322,5	1503553	1476286	9107,5	17,66	0,00	0,13
Massa seca total	3	89,74	256,69	166,9	29,91564	19,71	0,00	0,59
Massa seca folha	3	7,22	51,87	44,6	2,4	5,93	0,00	0,37
Massa seca caule	3	21,44	75,06	53,6	53,6	14,66	0,00	0,53
Massa seca raiz	3	4,95	28,03	23,08	1,65	7,86	0,00	0,42
Número de flores	3	166075	558257	392181	55358	15,66	0,00	0,54
Número de frutos	3	65864	359415	293552	21955	8,30	0,00	0,42
Número de Sementes	3	256591300	1,51E+9	1,25E+09	85530433	7,57	0,00	0,41
Floração	3	37971,9	711651	749623	12657,3	11,95	0,00	0,22
Frutificação	3	16747,6	1327268	1310521	5582,5	2,86	0,03	0,11
Brotamento foliar	3	1673,4	56657,7	54984,3	557,8	0,97	0,40	-
Senescência foliar	3	6875,9	93614,5	86738,5	2291,9	2,53	0,06	-
Abscisão foliar	3	3769,5	57922,9	54153,3	1256,5	2,22	0,08	-

Tabela 2. Produção de flores, frutos e sementes de *Talinum triangulare* submetidas a tratamentos de sombreamento. TC: controle, T30: 30% de sombreamento, T50: 50% de sombreamento, T70: 70% de sombreamento.

Tratamentos	Nº total de flores	Nº total de frutos	Nº estimado de sementes
TC	6.652	5.493	357.045
T30	5.242	4.287	282.942
T50	4.059	3.697	251.396
T70	3.409	3.358	238.418

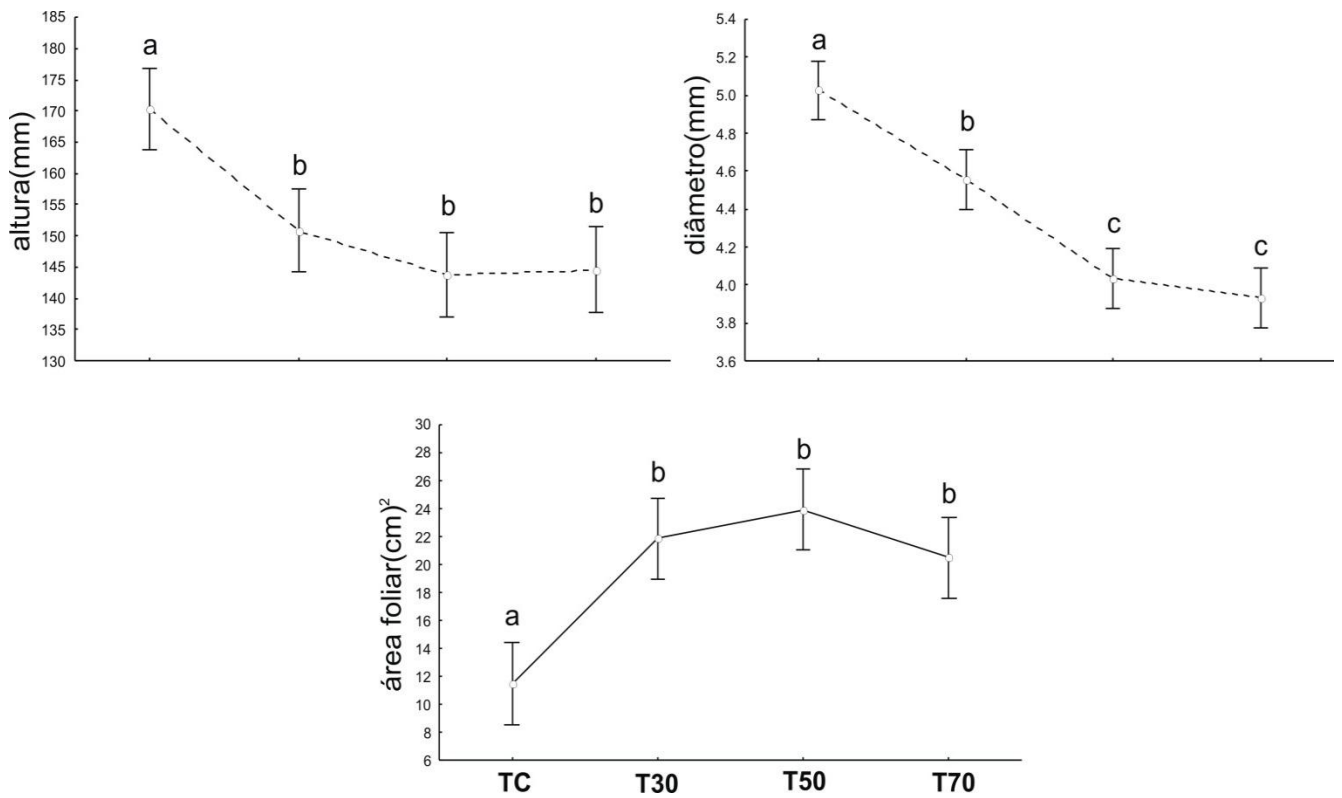


Figura 1. Efeito do sombreamento nos atributos vegetativos de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. Tratamentos de sombreamento: TC = controle; T30 = 30%; T50 = 50%; T70=70%. Letras distintas entre as variações luminosas denotam diferenças significativas pelo teste de *Tukey a posteriori*.

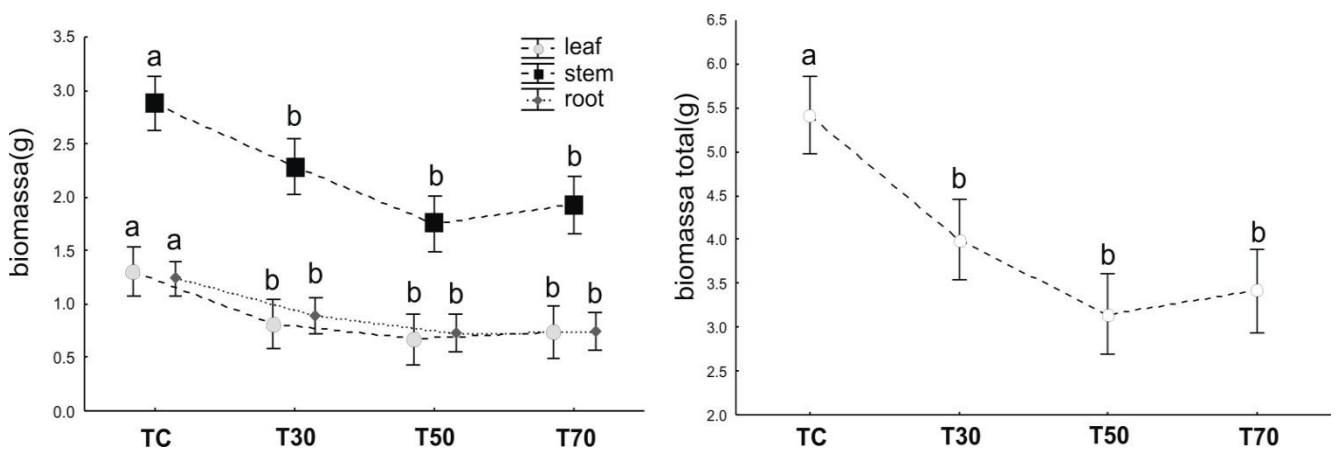


Figura 2. Biomassa da raiz, Caule e folha de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. Tratamentos de sombreamento: TC = controle; T30 = 30%; T50 = 50%; T70=70%. Letras distintas entre as variações luminosas denotam diferenças significativas pelo teste de *Tukey a posteriori*.

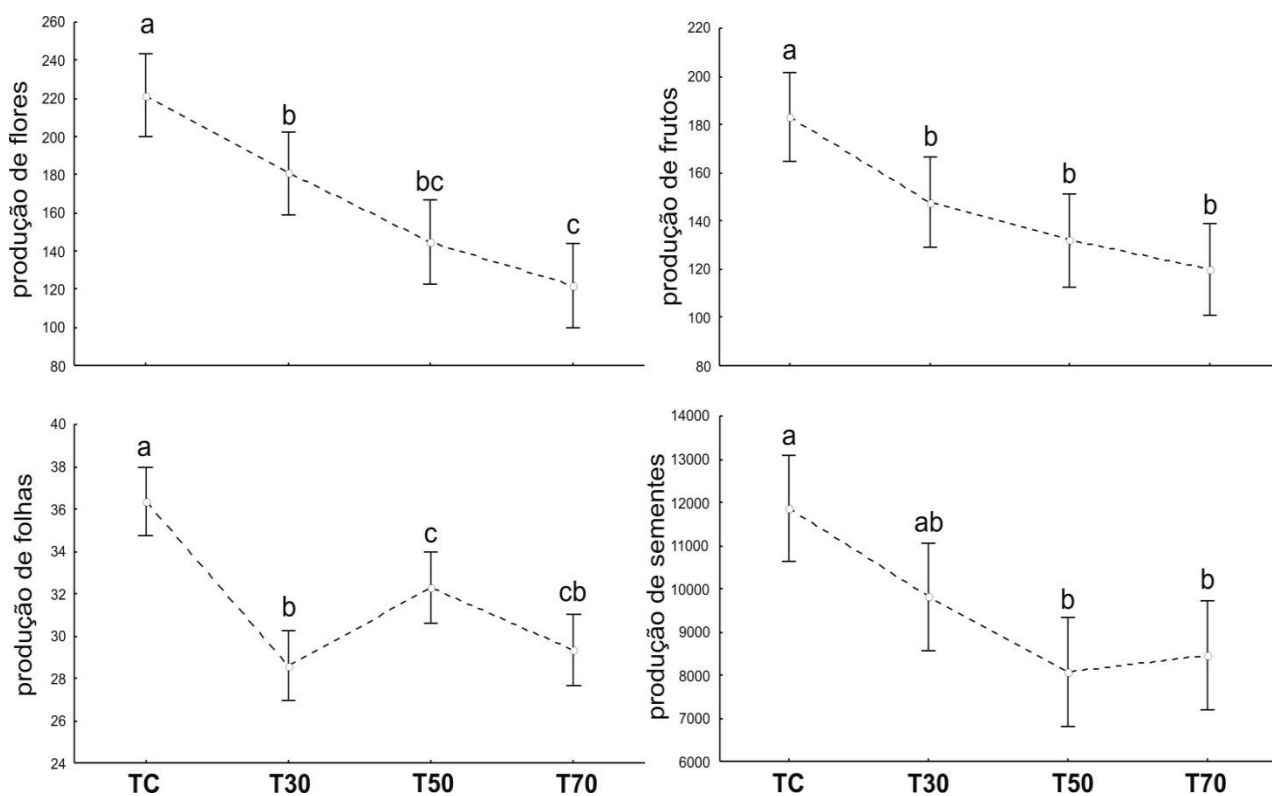


Figura 3. Produção de folha, flores, frutos e sementes de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. Tratamentos de sombreamento: TC =controle; T30 = 30%; T50 = 50%; T70=70%. Letras distintas entre as variações luminosas denotam diferenças significativas pelo teste de *Tukey a posteriori*.

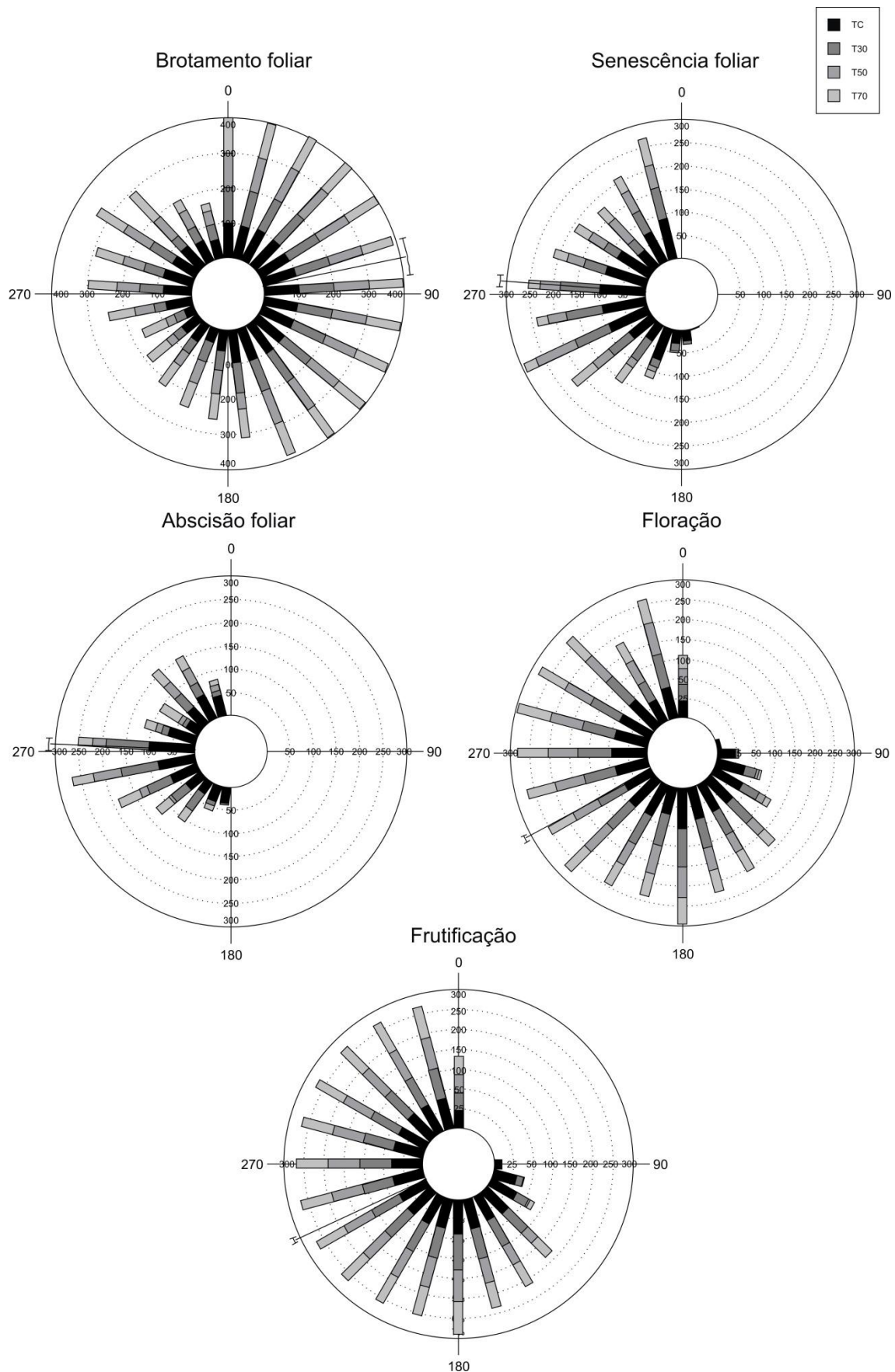


Figura 4. Gráficos circulares evidenciando o efeito do sombreamento na fenologia vegetativa e reprodutiva de *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. Tratamentos de sombreamento: TC = controle; T30 = 30%; T50 = 50%; T70=70%.

Considerações Finais

A espécie *Talinum triangulare* apresentou melhor desenvolvimento vegetativo aumentando em altura, diâmetro, número acumulado de folhas e biomassa em pleno sol. No entanto, apresentou menor área foliar, tendência esta registrada para espécies herbáceas de ambientes secos. No desenvolvimento reprodutivo as plantas apresentaram atrasos na floração, frutificação e redução no quantitativo de flores, frutos e sementes produzidos com o aumento do sombreamento. Assim, concluímos que a espécie possui ótimo desenvolvimento diante de altas intensidades de luminosidade. Embora o sombreamento limitando a sua reprodução a mesma possui ajustes para se desenvolver e reproduzir em condições de menor incidência de luz.

O presente estudo sugere que o crescimento e desenvolvimento vegetativo e reprodutivo desta espécie, assim como as que tenham comportamento similar, devam ser favorecidos pelo aumento da intensidade de luz nas florestas semiáridas. Considerando expectativas de mudanças climáticas e conseqüentemente aumento da intensidade de luz é possível que essas espécies tolerantes a alta incidência luminosa possam aumentar a mancha de vegetação herbácea, no solo de florestas secas como as de caatinga.

