

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

Marcela Padilha Longhi

**ESTUDO COMPARATIVO DA TOLERÂNCIA AO SOMBREAMENTO DE
Araucaria angustifolia E *Podocarpus lambertii*.**

Porto Alegre

2016

Marcela Padilha Longhi

ESTUDO COMPARATIVO DA TOLERÂNCIA AO SOMBREAMENTO DE
Araucaria angustifolia E *Podocarpus lambertii*.

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à
Universidade Federal do Rio Grande do Sul como
exigência para obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa. Lúcia Rebello Dillenburg

Porto Alegre

2016

RESUMO

Este estudo compara, em condições de canteiros experimentais, o desempenho de plantas juvenis de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. (Araucariaceae) e *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae), quanto ao grau e os mecanismos de tolerância ao sombreamento. Foram estabelecidos dois tratamentos de disponibilidade luminosa: irradiância plena (Tratamento 'Luz') e redução de cerca de 95% desta irradiância (Tratamento 'Sombra'). O sombreamento induziu aumento da área foliar em *P. lambertii* e redução em *A. angustifolia*; redução da massa foliar por área (MFA) de 60% (*P. lambertii*) e 45% (*A. angustifolia*); aumento na altura e no comprimento dos ramos em *A. angustifolia*; aumento na concentração de clorofila por unidade de massa de 3,1 vezes para *P. lambertii* e 2,5 vezes para *A. angustifolia*; e diminuição da razão clorofila *a*/clorofila *b* após quatro meses para *A. angustifolia* e após 12 meses para *P. lambertii*. Estas respostas indicam capacidade de aclimação à sombra em ambas as espécies. *Podocarpus lambertii* apresentou maior plasticidade nos parâmetros de MFA, área foliar e razão clorofila *a*/clorofila *b*, que apontam para uma maior tolerância ao sombreamento devido ao papel chave destes parâmetros na otimização da captação de luz. Além disso, o investimento em altura, somente observado em *A. angustifolia*, é frequentemente descrita como estratégia para 'escapar' do sombreamento, o que condiz com o seu caráter de espécie emergente do dossel da mata.

Palavras-chave: Araucariaceae, atributos foliares, coníferas, luz, Pinales, Podocarpaceae, sombra

ABSTRACT

This study compares, under conditions of experimental gardens, the performance of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. (Araucariaceae) e *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae) seedlings, regarding their degree and mechanisms of shade tolerance. Two treatments of light availability were established: full-irradiance ('Light' treatment) and about 95% reduction of that irradiance ('Shade' treatment). Shading resulted in an increase of leaf size in *P. lambertii* and in a reduction in *A. angustifolia*; reduction of leaf mass per area (LMA) of about 60 (*P. lambertii*) and 45% (*A. angustifolia*); increase of plant height and lateral branches in *A. angustifolia*; increase in chlorophyll concentration per unit of mass of 3,1 (*P. lambertii*) and 2,5 (*A. angustifolia*) times, compared to full-radiance; and reduction of the chlorophyll *a* / chlorophyll *b* ratio after four months for *A. angustifolia* and twelve months for *P. lambertii*. These responses indicate acclimation capacity to shade of both species. *Podocarpus lambertii* exhibited higher plasticity regarding LMA, leaf area and chlorophyll *a* / chlorophyll *b* ratio, which suggest a higher shade tolerance due to the key role of such parameter in optimizing light interception. Furthermore, the investment in height observed for *A. angustifolia* is commonly described as a strategy to 'escape' shading, which is consistent with the emergent nature of the species in the forest canopy.

Key words: Araucariaceae, conifers, leaf traits, light, Pinales, Podocarpaceae, shade

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	5
1.1 Resposta ao Sombreamento em Ambientes Florestais.....	5
1.2 Ecofisiologia das Espécies.....	5
1.3 Justificativas e Objetivos.....	7
2 METODOLOGIA.....	8
2.1 Condições do Experimento.....	8
2.2 Avaliações das Plantas.....	10
2.3 Análise Estatística.....	11
3 RESULTADOS.....	12
4 DISCUSSÃO.....	17
4.1 Massa Foliar por Área.....	17
4.2 Área Foliar, Altura e Comprimento dos Ramos Laterais.....	18
4.3 Teor e Razão de Clorofilas.....	19
5 CONCLUSÃO.....	20
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	22

1 INTRODUÇÃO

1.1 RESPOSTA AO SOMBREAMENTO EM AMBIENTES FLORESTAIS

Em ambientes florestais, ao longo do processo de sucessão e mesmo em estágios mais maduros, as plantas lidam com grandes variações espaciais e temporais na irradiância, fator considerado chave para sua regeneração e desenvolvimento (Oldeman 1990). Indivíduos podem responder a estas variações ambientais em diferentes escalas, através de aclimatações – plasticidade fenotípica – e adaptações – resposta evolutiva. Sabe-se que alguns atributos como maior área foliar, menor massa foliar por área (MFA), maior conteúdo de clorofila por unidade de massa na folha, menor razão clorofila *a*/ clorofila *b* e menor razão entre a massa da raiz e da parte aérea, tendem a estar presentes em plantas adaptadas ou aclimatadas a ambientes sombreados (Givnish 1988; Walters & Reich 1999; Duarte & Dillenburg 2000; Feng *et al.* 2004; Gratani *et al.* 2006; Franco & Dillenburg 2007). Essas respostas ao sombreamento se dão no sentido de incrementar a sobrevivência da planta sob baixa irradiância (Walters & Reich 1999). Duas principais hipóteses sobre os mecanismos que conferem tolerância às plantas foram propostas. A primeira, proposta por Givnish (1988), é a “Hipótese do Ganho de Carbono” que define tolerância ao sombreamento como a maximização da captura de luz e utilização desta na fotossíntese somada à minimização dos custos de respiração para manutenção. A segunda, a “Hipótese de Tolerância ao Estresse”, defende a priorização da resistência a estresses bióticos e abióticos no sub-bosque (Kitajima 1994; Walters & Reich 1999). Estas hipóteses podem representar respostas antagônicas para certos parâmetros, por exemplo, MFA. Enquanto a hipótese do ganho de carbono, propõe uma diminuição da MFA em resposta ao sombreamento, a hipótese de tolerância ao estresse defende um investimento em parede celular, e conseqüentemente MFA, como mecanismo de defesa contra herbívoros. Embora divergentes, as hipóteses não são excludentes, e a tolerância à sombra parece depender tanto da eficiência no ganho de carbono, quanto da tolerância a estresses diversos (Valladares & Niinemets 2008).

1.2 ECOFISIOLOGIA DAS ESPÉCIES

As florestas de coníferas sul-americanas são caracterizadas por espécies de afinidade neotropical e subantártica, representadas principalmente pelas famílias Araucariaceae, Cupressaceae e Podocarpaceae (Veblen 2005). Essas florestas se encontram em um processo de expansão recente, que teve início no Holoceno Superior, quando o clima se tornou úmido e sem período seco (Behling & Pillar 2007). *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. e *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. pertencem aos únicos dois gêneros nativos de coníferas no Brasil e co-ocorrem no sub-bosque da Floresta Ombrófila Mista.

Araucaria angustifolia (Araucariaceae: Pinales: Pinopsida), popularmente conhecida como “pinheiro-do-paraná”, “pinheiro-brasileiro”, ou simplesmente araucária, é uma árvore perenifólia de grande porte, exclusiva da Floresta Ombrófila Mista ou Floresta com Araucária do sul do país. Trata-se de uma espécie secundária de hábito pioneiro (Carvalho 1994), que, em estágio juvenil, é bastante plástica em relação à tolerância a diferentes níveis de irradiação, ocorrendo tanto em regiões campestres, onde seu papel como espécie pioneira e nucleadora na formação de capões é reconhecido (Duarte *et al.* 2006, 2010), quanto em sub-bosques florestais, onde estabelece um banco de plântulas (Inoue & Torres 1980; Duarte *et al.* 2002). Sabe-se que a araucária se ajusta à sombra diminuindo a MFA e aumentando a razão de massa entre a raiz e a parte aérea (Duarte & Dillenburg 2000; Franco & Dillenburg 2007).

Podocarpus lambertii (Podocarpaceae: Pinales: Pinopsida), popular “pinheirinho-bravo”, é uma espécie arbórea perenifólia, que habita preferencialmente a Floresta Ombrófila Mista, mas que também é encontrada em menores altitudes, nas formações Floresta Estacional Decidual, Campos e Estepegramíneo-Lenhosa (Carvalho, 1994). Esta espécie é descrita na literatura como sendo secundária tardia e tolerante ao sombreamento (Carvalho 2003; Garcia & Nogueira 2008; Longhi *et al.* 2010), mas as informações na literatura são muitas vezes contraditórias (Fontoura *et al.* 2006; Hadlich *et al.* 2009; Chiamolera *et al.* 2010) e pouco informam sobre possíveis mecanismos de tolerância. Segundo Chiamolera *et al.* (2010), *P. lambertii* responde ao sombreamento natural em capoeiras com uma maior área foliar, menor

densidade estomática e menor crescimento em altura do que plantas que crescem em área aberta.

1.3 JUSTIFICATIVAS E OBJETIVOS

Recentemente, foi realizado um estudo em condições de campo (Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS) que comparou plantas juvenis de *P. lambertii* e de *A. angustifolia* quanto à expressão de mecanismos de tolerância ao sombreamento (Fagundes 2010). Comparando plantas jovens das duas espécies, que cresciam no sub-bosque florestal, a MFA, importante indicador de tolerância ao sombreamento, foi significativamente maior em *P. lambertii* do que em *A. angustifolia*, enquanto que a razão clorofila *a*/clorofila *b* foi menor em *P. lambertii* do que *A. angustifolia*. Embora os resultados deste trabalho tenham apontado para uma maior tolerância ao sombreamento na primeira espécie, ele não avaliou a capacidade de aclimação à sombra de cada espécie e não explorou outros parâmetros indicativos de tolerância, como sobrevivência, crescimento e alocação de massa. Visando complementar este trabalho realizado a campo, o presente estudo tem como objetivo geral descrever e comparar respostas de *A. angustifolia* e *P. lambertii* ao sombreamento sob condições controladas de canteiros experimentais. De forma mais específica, ele se propões a explorar respostas morfológicas e fisiológicas de reconhecido valor adaptativo a variações na disponibilidade luminosa, incluindo atributos tanto foliares quanto da planta como um todo.

2 METODOLOGIA

2.1 CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS

O experimento foi conduzido em canteiros experimentais da casa de vegetação do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Em 9 de setembro de 2015, foram obtidas 20 mudas de *A. angustifolia* e 20 mudas de *P. lambertii*, com cerca de 1,5 anos de idade. As mudas, oriundas de sementes da Floresta Nacional de São Francisco de Paula (*A. angustifolia*) e do município de Chuvisco na Serra do Sudestes (*P. lambertii*), ambas localizadas no Rio Grande do Sul foram fornecidas pelo viveiro da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Uma semana depois, estas mudas foram transplantadas dos sacos plásticos para garrafas PET cortadas, com capacidade de 2 litros, sendo mantido o substrato de origem, acrescido de substrato orgânico Humosolo (Vida). Dez mudas de cada espécie foram selecionadas aleatoriamente para um de dois tratamentos de disponibilidade de luz: tratamento 'Luz', onde as plantas foram expostas a irradiância plena em canteiros ao ar livre, e tratamento 'Sombra', onde as plantas permaneceram no interior de gaiolas cúbicas de 2,25 m², cobertas por sombrite (Figura 1). Medidas da disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa nos canteiros ao ar livre e no interior das gaiolas, realizadas em torno do meio-dia de 23 de outubro de 2015 (através de um sensor de quanta de luz, LI-COR, USA, LI-190R), revelaram valores médios de 1.776 e 116 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, respectivamente, mostrando uma redução de cerca de 95% da irradiância no último em função do sombreamento imposto pelo sombrite. As plantas do tratamento 'Luz' foram dispostas em dois grupos (blocos) na área de canteiros e as do tratamento 'Sombra' em duas gaiolas. Foram assim estabelecidos quatro conjuntos amostrais, dois no 'Luz' e dois na 'Sombra', sendo cada conjunto amostral constituído por cinco mudas de *A. angustifolia* e cinco mudas de *P. lambertii*, totalizando 10 mudas de cada espécie por tratamento. As plantas foram regadas duas vezes por semana ao longo do experimento. No decorrer do estudo, dois indivíduos de *A. angustifolia* no tratamento 'Luz' morreram, provavelmente devido à predação por roedores e/ou estresse hídrico ou térmico, em decorrência do calor excessivo.



Figura 1. Tratamento 'Luz' (A) e detalhe das mudas de *Araucaria angustifolia* (B) e *Podocarpus lambertii* (C). Gaiolas com sombrite do tratamento 'Sombras' (D) e um dos seus conjuntos amostrais (E).

2.2 AVALIAÇÕES DAS PLANTAS

Na segunda quinzena de fevereiro de 2016, quatro meses após o início do experimento, foram realizadas avaliações parciais, de 24 indivíduos, seis por espécie, por tratamento, que incluíram medidas de massa foliar por área (MFA), área foliar e teor de clorofilas das folhas. Na primeira quinzena de outubro, um ano após o início do experimento, essas avaliações foram repetidas, com todos os 38 indivíduos. Foram realizadas duas coletas independentes, a primeira para obter medidas de teor de clorofilas e a segunda, para medidas de área foliar e MFA. De cada indivíduo, foram coletadas de duas a oito folhas (dependendo do tamanho das mesmas), recente e completamente expandidas, a fim de amostrar folhas que se desenvolveram sob as condições experimentais. Estas folhas tiveram suas áreas medidas no medidor automático de área foliar (LI-COR, USA,, LI3000) e em seguida foram imersas em cerca de 20 ml de etanol absoluto para extração das clorofilas (Knudson *et al.* 1977). Após a extração (que durou uma semana), a absorvância dos extratos a 649 e 665 nm foi medida em espectrofotômetro (Biospectro SP-220) para quantificação das clorofilas *a* e *b*, de acordo com Wintermans & DeMois (1965). As folhas usadas na extração foram então secas em estufa a 65 C para obtenção da massa seca. As concentrações das clorofilas foram expressas por unidade de massa seca. Para resultados de área foliar e MFA, os métodos já descritos para obtenção de área e massa seca, nesta ordem, foram aplicados. Dividindo-se a área das folhas coletadas pelo número destas, obteve-se o tamanho médio das folhas (medido em cm² de área). A partir da relação entre a massa das folhas e a área das mesmas, computou-se a massa foliar por área, MFA (medida em g.m⁻²). Na segunda quinzena de maio de 2016, sétimo mês após o início do experimento, foram realizadas medidas de altura (do topo do vaso ao ponto mais alto da planta em *P. lambertii* e ao ápice do ramo apical em *A. angustifolia*) de ambas as espécies e de comprimento dos ramos laterais apicais de *A. angustifolia*. Para estes, foram selecionados os ramos recente e completamente expandidos, com o intuito de amostrar ramos que se desenvolveram sob as condições impostas pelos tratamentos.

2.3 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os dados foram analisados no programa SigmaPlot 13.0, aplicando-se teste-t com nível de significância de 5%, para comparar diferenças entre tratamentos e períodos de amostragem, dentro de cada espécie.

3 RESULTADOS

O sombreamento induziu, em ambas as avaliações, aumento de mais de duas vezes da área foliar em *P. lambertii* e redução em *A. angustifolia* (Figura 2.A). Também houve redução na MFA de aproximadamente 60 e 45% (média das duas avaliações), em *P. lambertii* e *A. angustifolia*, respectivamente (Figura 2.B). Os oito meses de intervalo entre as avaliações também resultaram em aumento da MFA nos dois regimes de luz, em ambas as espécies. Para *A. angustifolia*, em particular, foi observado aumento na altura e no comprimento dos ramos (Figura 3). Em relação ao teor de clorofilas, houve aumento na concentração de clorofila por unidade de massa seca foliar de cerca de 3,1 vezes para *P. lambertii* e 2,5 vezes para *A. angustifolia* (Figuras 4 e 5) e diminuição da razão clorofila *a*/clorofila *b* em fevereiro para *A. angustifolia* (-24%) e outubro para *P. lambertii* (-37%) (Figura 4).

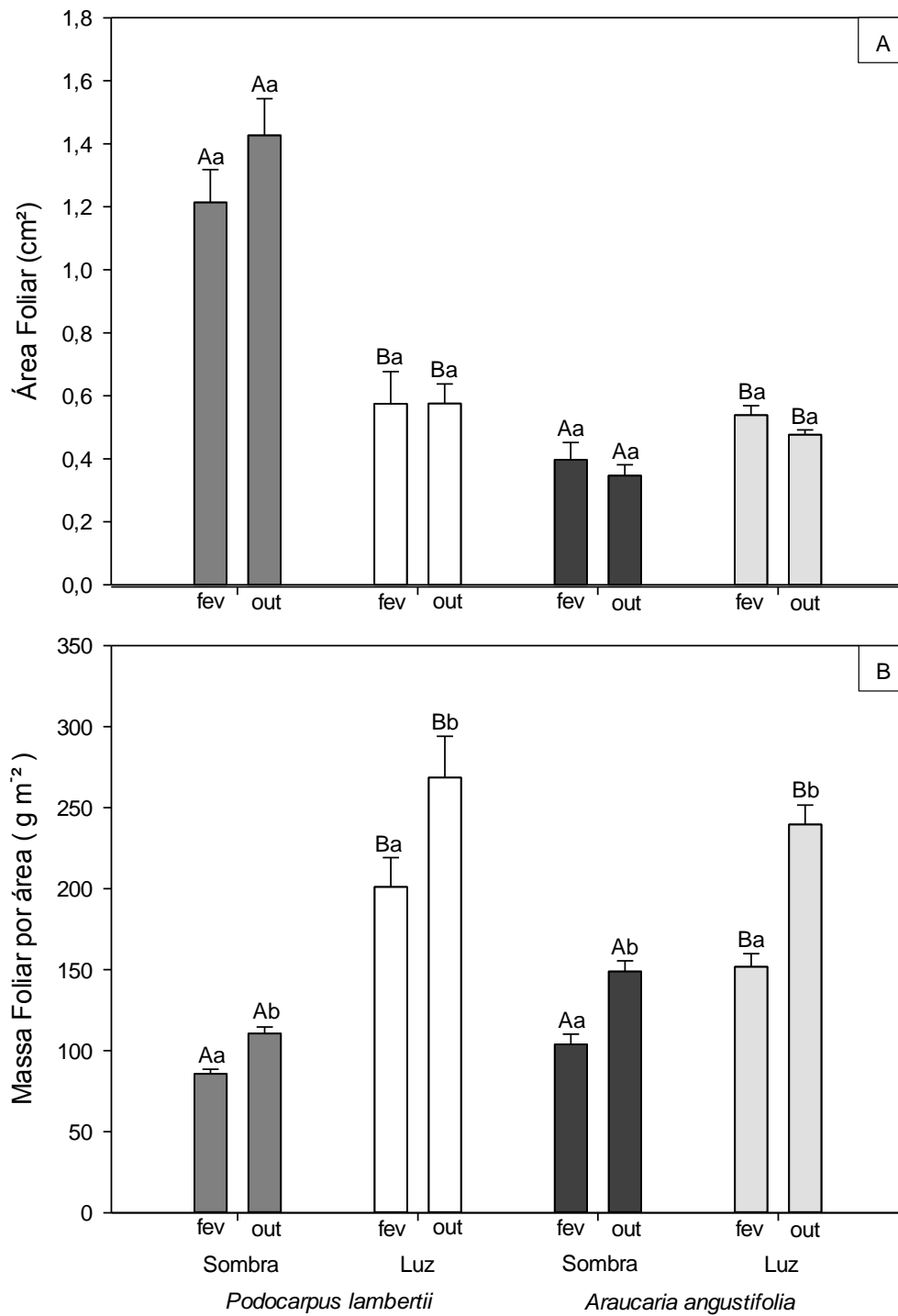


Figura 2. Área foliar (A) e massa foliar por área (MFA) (B) de *Podocarpus lambertii* e *Araucaria angustifolia* em fevereiro (quatro meses de aclimação) e outubro (12 meses). Diferentes letras maiúsculas sobre as barras indicam diferença significativa ($P \leq 0.05$) entre os tratamentos para a mesma espécie e período de amostragem. Diferentes letras minúsculas sobre as barras indicam diferença significativa entre a análise de fevereiro e de outubro para o mesmo tratamento e espécie.

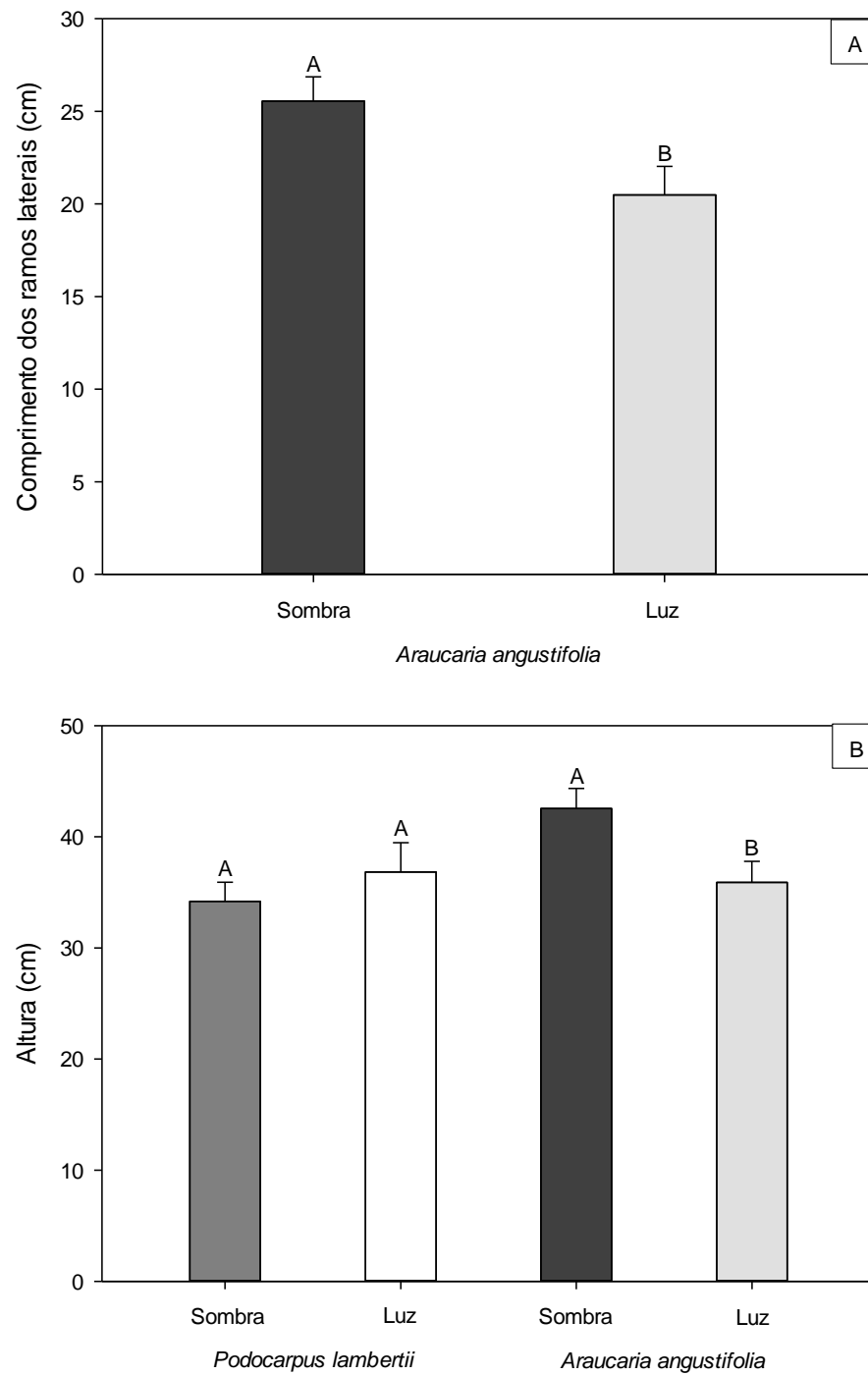


Figura 3. Comprimento dos ramos laterais (A) e Altura (B) de *Podocarpus lambertii* e *Araucaria angustifolia* após 7 meses de aclimação. Diferentes letras maiúsculas sobre as barras indicam diferença significativa ($P \leq 0.05$) entre os tratamentos para a mesma espécie e período de amostragem.

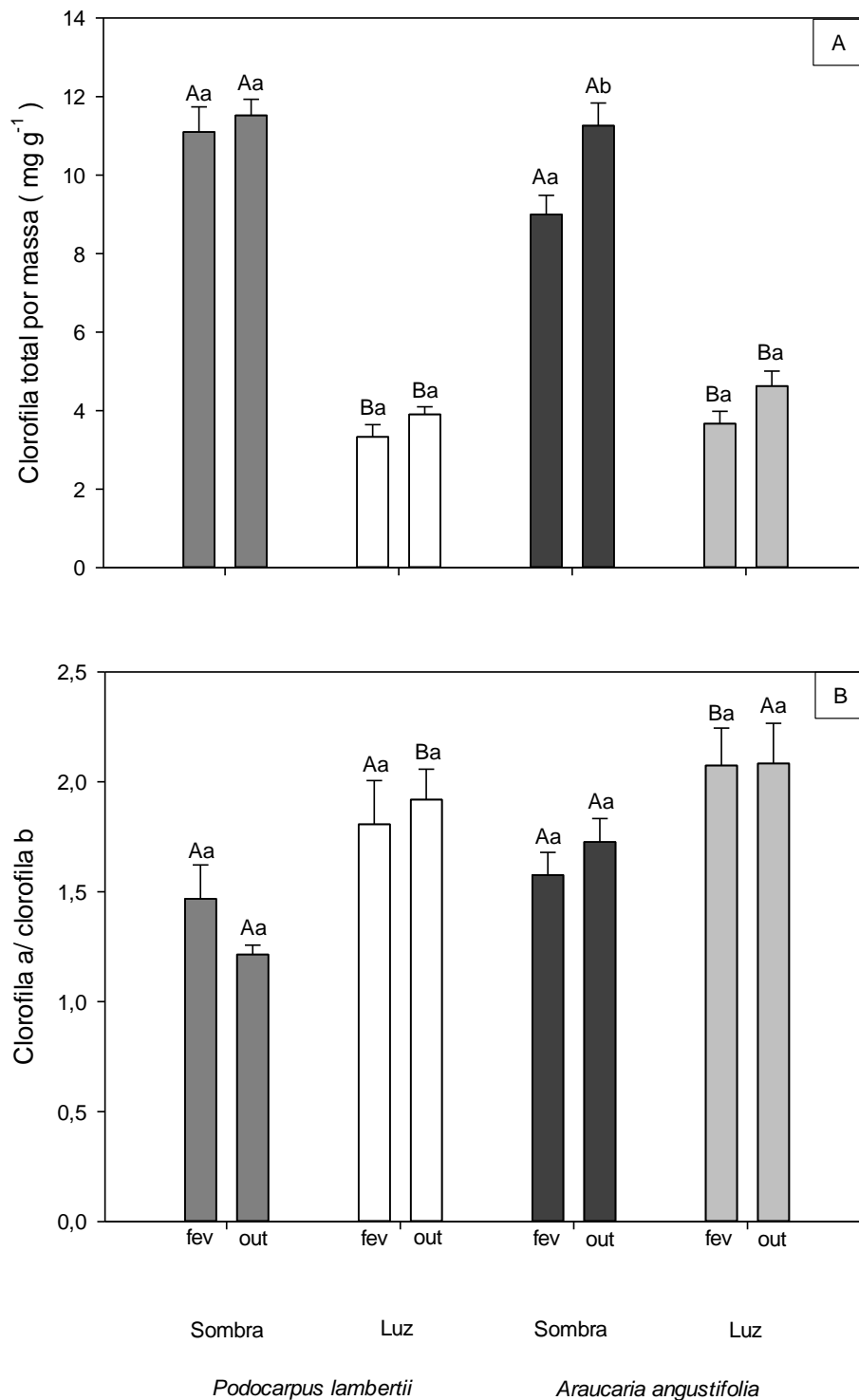


Figura 4. Concentração de clorofila total por unidade massa (A), e razão clorofila a/clorofila b (B) de *Podocarpus lambertii* e *Araucaria angustifolia* em fevereiro (quatro meses de aclimação) e outubro (12 meses). Diferentes letras maiúsculas sobre as barras indicam diferença significativa ($P \leq 0.05$) entre os tratamentos para a mesma espécie e período de amostragem. Diferentes letras minúsculas sobre as barras indicam diferença significativa entre a análise de fevereiro e de outubro para o mesmo tratamento e espécie.



Figura 5. Folhas de *Araucaria angustifolia* (A e B) e *Podocarpus lambertii* (C e D) expostas ao tratamento 'Sombra' e 'Luz', respectivamente.

4 DISCUSSÃO

Diversos parâmetros analisados neste estudo variaram em resposta à disponibilidade luminosa da forma esperada do ponto de vista do melhor aproveitamento da luz disponível. Desta forma, as plantas que se desenvolveram na sombra tiveram menor MFA, maior tamanho foliar em *P. lambertii*, maior altura e comprimento dos ramos laterais em *A. angustifolia*, maior concentração foliar de clorofilas. No entanto, alguns resultados não foram os esperados, como a diminuição da área foliar em *A. angustifolia* e a acentuação e atenuação na razão clorofila *a*/clorofila *b* em *P. lambertii* e *A. angustifolia*, respectivamente, no decorrer do experimento. A seguir, serão discutidas e interpretadas as respostas ao sombreamento para todos os parâmetros analisados.

4.1 MASSA FOLIAR POR ÁREA

Reduções na MFA em resposta à sombra são frequentemente relatadas em diferentes espécies arbóreas (Callaway 1992, Kitajima 1994, Valladares et al. 2000; Lusk et al., 2010), incluindo *A. angustifolia* (Duarte & Dillenburg 2000; Franco & Dillenburg 2007). Esta redução é comumente interpretada como um ajuste morfo-anatômico das folhas que visa maximizar a superfície de captura de fótons em detrimento do acúmulo de massa seca nas mesmas (Givnish 1988; Barret & Fox 1994; Valladares et al. 2005). Este ajuste tem claras vantagens do ponto de vista do balaço de curto prazo do carbono, devido aos menores custos de construção e manutenção da folha, que se tornam particularmente relevantes frente às menores taxas fotossintéticas que ocorrem quando há pouca luz disponível (Lusk et al. 2008). Lusk (2004) também chamou a atenção para vários estudos que apontam para um baixo potencial de ganho de carbono de plântulas de espécies arbóreas tolerantes à sombra devido ao valor tipicamente alto de MFA destas espécies. Segundo o autor, este tipo de comportamento se contrapõe à teoria de Givnish (1988), que propõe que a adaptação à sombra é determinada principalmente por características que aumentam a captura de luz. Assim, mais recentemente, tem sido sugerido que a sobrevivência de plântulas sob baixas irradiâncias é altamente dependente da

presença de tecidos duros e resistentes a estresses físicos e pouco atraentes a inimigos naturais (Walters & Reich 1999, Lusk et al., 2010). Isto, na verdade, implica em altos valores de MFA em espécies tolerantes à sombra. Este aparente paradoxo (espécies tolerantes à sombra exibindo maiores valores de MFA do que espécies intolerantes, mas ambas respondendo plasticamente ao sombreamento através de uma diminuição na MFA) tem sido explicado pelas características envolvidas nas variações deste atributo foliar em espécies perenifólias (Lusk and Warton 2007; Lusk et al. 2010): enquanto a alta MFA de espécies tolerantes à sombra envolve reforço estrutural das mesmas, resultando em importante aumento da longevidade foliar, a redução em MFA em resposta à sombra envolve uma redução na espessura do parênquima paliçádico, reduzindo os custos energéticos de manutenção deste tecido (Lusk et al. 2007, 2010). Quando comparados os valores médios de MFA das duas espécies (ao longo das duas avaliações e dos dois tratamentos de luz), *A. angustifolia* e *P. lambertii* expressaram valores de MFA muito próximos, de 160,5 e 165,5 g.m⁻², respectivamente. Considerando a correlação positiva entre tolerância à sombra e MFA fortemente expressa em espécies perenifólias (Lusk & Warton 2007) e comparando os valores de MFA dessas duas espécies, não é possível separá-las quanto ao grau de tolerância ao sombreamento. Por outro lado, *P. lambertii* mostrou-se mais plástica com relação a este parâmetro, por ter expressado uma redução proporcionalmente maior do que *A. angustifolia* em resposta ao sombreamento.

4.2 ÁREA FOLIAR, ALTURA E COMPRIMENTO DOS RAMOS LATERAIS

Reduções de MFA são comumente acompanhadas de um aumento na razão de área foliar (Lusk 2002;), parâmetro não avaliado neste estudo, que mede a razão entre a área foliar total da planta e sua massa. Um aumento nesta razão já foi relatado para *A. angustifolia* por Franco & Dillenburg (2007) em resposta a uma prolongada exposição à sombra. Para muitas espécies, o aumento nesta razão vem acompanhado de um aumento no número e/ou tamanho das folhas. No presente estudo, verificamos um aumento significativo no tamanho das folhas de *P. lambertii* quando cultivado na sombra, o mesmo não ocorrendo em *A. angustifolia*. Por outro lado, esta espécie, de arquitetura caracterizada pela emissão periódica de ramos laterais em verticilos, alongou mais seus ramos e provavelmente emitiu mais folhas

em respostas ao sombreamento. Considerando o fato de que esta espécie comumente exibe abscisão de ramos ao invés de folhas, podemos considerar esta expansão acentuada dos ramos análoga à extensão pronunciada das folhas de *P. lambertii*. Curiosamente essa expansão dos ramos em *A. angustifolia* foi acompanhada por uma redução na área foliar, o que aponta para um investimento no comprimento dos ramos em detrimento da área foliar individual, mas ainda priorizando uma maior superfície de exposição à luz. O aumento de altura observado em *A. angustifolia* em resposta ao sombreamento é condizente com esse cenário, entretanto, além de alongar os ramos foliosos, este maior crescimento vertical poderia indicar uma ‘tentativa’ da espécie de escapar do sombreamento (Franco & Dillenburg 2007). Em *P. lambertii*, este incremento em altura em resposta à sombra não foi observado, o que aponta para uma menor ‘necessidade’ de escapar da sombra. Resultados semelhantes foram relatados por Chiamolera et al. (2010), que observaram inclusive uma redução na altura de plantas crescendo em capoeiras, quando comparadas àquelas em campo aberto.

4.3 TEOR E RAZÃO DE CLOROFILAS

Na maioria das espécies, são relatados aumentos na concentração de clorofilas por unidade de massa em resposta ao sombreamento. Estes aumentos refletem o maior investimento da folha em moléculas responsáveis pela captura de fótons de luz para a fotossíntese (Boardman 1977; Barrett & Foz 1994; Malavasi & Malavasi 2001; Lichtenthaler et al. 1991, 2007). As duas espécies estudadas expressaram este aumento em resposta à sombra, embora, mais uma vez, *P. lambertii* mostrou-se mais plástica para este atributo. Uma redução na razão entre clorofila *a* e clorofila *b* em resposta à diminuição na disponibilidade de luz é uma resposta consistentemente apresentada pelas plantas (Chazdon et al. 1996; Lichtenthaler et al. 1991, 2007) e indica um maior investimento de pigmentos das antenas coletoras de luz (clorofilas *a* e *b*) por unidade de centros de reação (contendo apenas clorofila *a*) (Lichtenthaler 1991, 2007; Koike et al., 2001). Interessantemente, a redução nesta razão em resposta à sombra acentuou-se com o tempo em *P. lambertii* e foi atenuada em *A. angustifolia*, sugerindo que, nesta última,

outros ajustes foliares devem ter ocorrido de forma a tornar a alteração desta razão fisiologicamente desnecessária.

5 CONCLUSÃO

Além dos parâmetros foliares aqui relatados, outros deverão se somar a fim de que possamos melhor caracterizar as diferenças entre estas duas espécies no que diz respeito à tolerância ao sombreamento. Dentre eles, o acúmulo e partição de biomassa, a anatomia foliar e parâmetros de fluorescência das clorofilas. De toda forma, os resultados aqui apresentados já nos permitem uma análise preliminar das estratégias ecológicas das espécies com relação à disponibilidade de luz. Tanto *A. angustifolia* quanto *P. lambertii* são espécies características de florestas em avançado estágio sucessional. No entanto, enquanto a primeira é uma espécie emergente do dossel, sendo fortemente dependente da abertura de clareiras para atingir este status (Duarte et al. 2002), a segunda ocupa o sub-bosque florestal (Carvalho 2003; Longhi et al. 2009). Além disso, *A. angustifolia* tem a peculiaridade de também ser uma espécie pioneira no avanço da mata sobre o campo, apresentando grande plasticidade em relação à disponibilidade de luz em seu estágio juvenil (Duarte et al. 2002, 2006; Carvalho 1994).

A plasticidade fenotípica tende a ser inversamente proporcional à tolerância ao sombreamento, e isso se deve principalmente à correlação positiva entre plasticidade e custo energético (Valladares & Niinemets 2008). No entanto, a plasticidade para atributos específicos, principalmente os que resultam em otimização da captação de fótons de luz, tende a ser elevada em espécies tolerantes à sombra. *Podocarpus lambertii* apresentou algumas características que nos levam a sugerir ser uma espécie melhor adaptada a viver na sombra do que *A. angustifolia*: uma maior plasticidade nos parâmetros de MFA, área foliar e razão clorofila *a*/clorofila *b*, todos chave na otimização de captação de fótons, além da pouca responsividade no que diz respeito à altura das plantas. Como mencionado anteriormente, o investimento de crescimento em altura de plantas sombreadas, apesar dos custos energéticos, pode significar um ‘esforço’ desses indivíduos em emergir sobre outras plantas na procura de luz, sendo fortemente expressa em plantas menos tolerantes à sombra (Niinemets et al. 2006). Fagundes (2010) também apontou para uma maior tolerância ao sombreamento de *P. lambertii* do que *A. angustifolia* em estudo a campo, comparando atributos foliares de plantas jovens

de ambas as espécies crescendo na sombra de sub-bosque florestal. Estabelecer os requerimentos de luz das plantas e suas adaptações ecofisiológicas às condições de luz é particularmente difícil no caso de espécies longevas, as quais normalmente são expostas a regimes de luz bem contrastantes ao longo de seu ciclo de vida (Valladares et al. 2005). Assim, os dados do presente estudo não apenas precisam ser complementados com outros parâmetros relevantes, como também precisam ser avaliados em plantas de diferentes idades.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARRETT, D.R. & FOX, J.E.D. (1994) Early growth of *Santalum album* in relation to shade. *Australian Journal of Botany* 42: 83-93.
- BEHLING, H.; PILLAR V.D. (2007) Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria Forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of Royal Society B* 362: 243–251.
- BOARDMAN NK (1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* 28: 355-377
- CALLAWAY, R. M. (1992) Morphological and physiological responses of three California oak species to shade. *International Journal of Plant Sciences* 153: 434-441.
- CARVALHO, P.E.R. (1994) *Espécies Florestais Brasileiras: Recomendações Silviculturais, Potencialidades e Uso da Madeira*. Curitiba: EMBRAPA – PR.
- CARVALHO, P.E.R. (2003) *Espécies arbóreas brasileiras*. Brasília: EMBRAPA. 1039p.
- DUARTE, L.S.; DOS SANTOS, M.M.G.; HARTZ, S.M.; PILLAR, V.D. (2006) Role of nurse plants on Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31: 520-528.
- CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W.; LEE, D.W. & FETCHER, N. (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L.; SMITH, A.P. (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. 5-55p, Chapman & Hall, New York.
- CHIAMOLERA, L.D.B.; ÂNGELO, A.C.; BOEGER, M.R. (2010) Resposta morfoanatômica da folha de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl (Podocarpaceae) implantado em duas áreas com diferentes graus de sucessão às margens do Reservatório Iraí – PR. *Biotemas* 23: 1-11
- DUARTE, L.S.; DILLENBURG, L.R. (2000) Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. *Australian Journal of Botany* 48: 531-537.

- GIVNISH, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92
- DUARTE, L.S.; DILLENBURG, L.R.; ROSA, L.M.G. (2002) Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany* 50: 741–751.
- DUARTE, L. D. S., MACHADO, R. E., HARTZ, S. M., & PILLAR, V. D. (2006) What saplings can tell us about forest expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 799-808.
- DUARTE, L.D.S.; HOFMANN, G.S.; DOS SANTOS, M.M.G.; HARTZ, S.M.; PILLAR, V.D. (2010) Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 21: 462-471.
- FAGUNDES, P.B.; DILLENBURG, L.R. (2010) Estudo comparativo da tolerância ao sombreamento de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*. Monografia de bacharelado. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- FENG, Y.L.; CAO, K.F.; ZHANG, J.L. (2004) Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. *Photosynthetica* 42: 431–437.
- FONTOURA, S.B.; GANADE, G; LAROCCA, J. (2006) Changes in plant community diversity and composition across an edge between *Araucaria* forest and pasture in South Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 29:79–91.
- FRANCO, A.M.S.; DILLENBURG, L.R. (2007) Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. *Hoehnea* 34: 135-144.
- GARCIA, L.C.; NOGUEIRA, A.C. (2008) Resposta de sementes de *Podocarpus lambertii* e *Podocarpus sellowii* – (Podocarpaceae) à dessecação. *Ciência Florestal* 18: 347-352.
- GIVNISH, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92
- GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. (2006) Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees* 20: 549-558.

- HADLICH, H.L.; PACCIERI, M.R.A.; UTIMA, A.Y.; SANTOS, K.G.; ÂNGELO, A.C.; CHIAMOLERA, L.B. (2009) Crescimento e sobrevivência de *Podocarpus lambertii* e *Luehea divaricata* implantadas em uma área com dois diferentes graus de sucessão. In: Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil. São Lourenço-MG.
- INOUE, M.T.; TORRES, D.V. (1980) Comportamento do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em dependência da intensidade luminosa. Revista Floresta 11: 7-11.
- KITAJIMA, K. (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia 98: 419–28.
- KNUDSON, L.L., TIBBILIS, T.W. & EDWARDS, G.E. (1977) Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. Plant Physiology 60: 606-608.
- KOIKE, T., M. KITAO, Y. MARUYAMA, S. MORI AND T. T. LEI (2001) Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. Tree Physiology 21: 951–958.
- LICHTENTHALER, H.K.; BABANI, F.; LANGSDORF, G. (2007) Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees. Photosynthesis Research 98: 235-44.
- LICHTENTHALER, H.K.; BUSCHMANN, C.; DÖLL, M.; FIETZ, H. J.; BACH, T.; KOZEL, U.; MEIER, D.; RAHMSDORF, U. (1981) Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high0light and low-light plants and sun and shade leaves. Phototosynthesis Research 2:115-141.
- LONGHI, S.J.; BRENA, D.A.; RIBEIRO, S.B.; GRACIOLI, C.R.; LONGHI R.V.; MASTELLA, T. (2010) Fatores ecológicos determinantes na ocorrência de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*, na Floresta Ombrófila Mista da FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. Ciência Rural 40: 57-63.
- LUSK, C. H. (2002) Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. Oecologia 132: 188-196.

- LUSK, C. H. (2004) Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: Species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology* 18: 820-828.
- LUSK, C. H., & WARTON, D. I. (2007) Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny. *New Phytologist* 176: 764-774.
- LUSK, C.H.; REICH, P.B.; MONTGOMERY, R.A.; ACKERLY, D.D.; CAVENDER-BARES, J. (2008) Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology & Evolution* 6: 299-303.
- LUSK, C. H., ONODA, Y., KOOYMAN, R., & GUTIÉRREZ-GIRÓN, A. (2010) Reconciling species-level vs plastic responses of evergreen leaf structure to light gradients: shade leaves punch above their weight. *New Phytologist* 186: 429-438.
- KITAJIMA, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419–28.
- MALAVASI, UC; MALAVASI M.M. (2001) Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stilbocarpa* seedlings grown in different light regimes. *TreePhysiology* 21: 701-703
- OLDEMAN, R.A.A. (1990) *Forest elements of silvology*. Berlin: Springer-Verlag 624p
- VALLADARES F., HERNANDEZ LG, DOBARRO I, GARCIA-PÉREZ C., SÁNZ, R., PUGNAIRE R.I. (2003) The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green-stemmed leguminous shrub seedlings. *Annals of Botany* 91: 577-584.
- VALLADARES, F., S. ARRIETA, I. ARANDA, D. LORENZO, D. TENA, D. SANCHEZ-GOMEZ, F. SUAREZ, AND J. A. PARDOS. (2005) Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental-Mediterranean sites. *Tree Physiology* 25: 1041-1052.
- VALLADARES, F.; NIIMETS, Ü. (2008) Shade tolerance, a key plant trait of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Systematics and Evolution* 39: 237-257.

VEBLEN, T.T.; ARMESTO, J.J.; BURNS, B.R.; KITZBERGER, T.; LARA, A.; LEON, B.; YOUNG, K.R. (2005) The coniferous forests of South America. In: Andersson, F.A. (Eds.) *Ecosystems of the world*. New York: Elsevier 6: 701–725.

WALTERS, M. B. & REICH, P. B. (1999) Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ. *New Phytologist* 143: 143–154.

WINTERMANS, J.F.G.M.; DEMOIS, A. (1965) Spectrofotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochimica et Biophysica Acta* 109: 448-453.